

Über die Bewegungen der Seesterne.

Eine vergleichend physiologisch-psychologische Untersuchung.

Von

W. Preyer,

o. Professor der Physiologie a. d. Universität Jena.

Zweite Hälfte.

Mit Taf. 7.

Reflexbewegungen der Haarsterne.

Die außerordentliche Beweglichkeit, Empfindlichkeit und Zerbrechlichkeit der *Comatula mediterranea* (*Antedon rosaceus* der Neueren) fiel schon den ersten Beobachtern ihrer morphologischen Eigenthümlichkeiten auf. F. S. LEUCKART bemerkte bereits in seiner Abhandlung »Über das Asteroiden-Geschlecht *Comatula* Lam. überhaupt und über *Comat. mediterranea* insbesondere« (in der Zeitschrift für organische Physik für Oct. 1828, Eisenach 1829, p. 379), dass diese Thiere die Cirri oder strahlenförmig angeordneten Fortsätze als Füße gebrauchen. Sie befestigen sich damit, kriechen damit und mit Hilfe der größeren Strahlen weiter. C. F. HEUSINGER (»Anatomische Untersuchung der *Comatula mediterranea*.« Ebenda p. 367) fügt richtig hinzu, dass sie diese Haken auch z. Th. zwischen den Strahlen hindurch über die obere Fläche schlagen. Sie dienen jedoch nicht allein, wie er meint, zum Schutze, sondern auch, nach meinen Beobachtungen, zum Tasten und höchst wahrscheinlich zum Prüfen der Haftfläche.

Jedenfalls zeichnen sich sowohl diese Cirri als auch die Pinnulae der langen Strahlen durch ihre Reflexerregbarkeit aus.

Auch die Larven sind, wie JOH. WALTHER beobachtete (»Über

den Bau der Crinoiden«. Stuttgart 1886. p. 162), sehr empfindlich. »Bei der geringsten Erschütterung des Objectträgers schlagen sie ihre Embryonal-Pinnulae über der Munddecke zusammen und entfalten sie erst nach einiger Zeit zögernd und langsam.« Während diese große Reflexerregbarkeit der Pinnulae sich stets leicht schon an Embryonen constatiren ließ, konnte Dr. WALTHER niemals Bewegungen des Stiels beobachten. »Die Arme oder die Munddecke kann man beliebig reizen, ohne dass eine Reaction stattfände, aber sobald man die Pinnulae berührt, bewegen sie ihre umgeschlagenen Arme, wie eine große Spinne ihre Beine, auf und ab, und suchen der drohenden Gefahr zu entlaufen.«

Diese Befunde erfahren insofern eine Modification, als starke mechanische, elektrische, thermische oder chemische Reize, direct auf den Stiel applicirt, sehr leicht ein Abbrechen des distalen Strahlenstückes zur Folge haben, also eine starke Reaction, wovon weiter unten p. 210 ff. Auf alle jene Reize antwortet *Comatula* schnell.

Die mit oder ohne Basalansatz abgetrennten Strahlen behalten ihre Reflexerregbarkeit nicht nur, wie KRUKENBERG fand, mehrere Stunden, sondern, nach meinen Beobachtungen, mehrere Tage lang bei, wenn auch eine Herabsetzung derselben sich bald geltend macht. Diese Erregbarkeitsabnahme ist aber bei Weitem nicht so schnell, wie z. B. die der ohne Centrum isolirten *Ophioderma*-Strahlen, welche KRUKENBERG nach einigen Minuten gegen mechanische, elektrische, chemische Reize unempfindlich fand. Ich habe jedoch dieselben nach einer halben Stunde und mehr durch tetanisirende Reizung des Querschnitts mit Wechselströmen sowie durch Druck und Betupfen mit absolutem Alkohol noch zu windenden Bewegungen gebracht.

Ferner bemerkt KRUKENBERG, dass die frische *Comatula* in der »Localisation ihres Empfindungsvermögens« an Actinien erinnere. Er sah, dass bei vorsichtigem Abschneiden einer Pinnula nur der zugehörige Strahl reagierte; wurden dagegen mehrere Pinnulae oder die Strahlenspitze oder, an lädirten Exemplaren, das zu äußerst gelegene Brachiale entfernt, dann antworteten alle Radien mit Abwehrbewegungen.

Diese Angaben kann ich insofern bestätigen, als allerdings bei schwacher Reizung in der Regel nur der gereizte Strahl sich zurückzieht und nach oben convex biegt; bei stärkerer oder ausgehnter Reizung bewegen sich mehrere Radien oder alle mit, und

im letzteren Falle wird in der Regel eine Fluchtbewegung gemacht. Oft pflanzt sich die Reizwirkung centripetal und zugleich centrifugal fort, indem eine Berührung oder Compression der Mitte eines Strahles, einschließlich der Pinnulae daselbst, sowohl Bewegungen des Nachbarstrahles, als auch pendelnde Bewegungen der Pinnulae am peripheren Ende des gereizten Strahles zur Folge haben kann. Doch sind diese Befunde nicht constant, für elektrische Reizung — mit Wechselströmen — noch am häufigsten zutreffend. Die Reiz-Irradiation wird offenbar bei Crinoiden durch sehr geringe, oft nicht auffindbare Läsionen verhindert, sich geltend zu machen, und manchmal sah ich auch bei leiser Berührung frischer Haarsterne nicht den berührten Strahl, sondern den gegenüberliegenden sich bewegen. Einige Beispiele:

1) Einer frischen unversehrten, also zehnstrahligen *Comatula* comprimirte ich mit der Pincette leise einen Strahl; sie zog nur diesen, den berührten Strahl zurück, und zwar schnell nach oben. Bei Wiederholung und Verstärkung der Reizung blieb der gereizte Strahl vollkommen unbewegt, während fast alle anderen Strahlen sich nach oben bogen. Bei der dritten Reizung: Ruhe des berührten Strahles und Biegung zweier nicht gereizter Strahlen.

2) Einer frischen *Comatula* schnitt ich der Reihe nach, wenn das Thier ruhte, kürzere und längere Stücke der zehn Radien mit der Schere schnell ab und sah, dass auf jeden Schnitt zuerst die nicht getroffenen Strahlen alle oder zumeist sich bewegten, nämlich sich einzogen, wobei auch Fluchtbewegungen vorkamen; dann erst wurde der Stumpf zurückgezogen. Alle zehn amputirten Stücke machten übereinstimmende pendelnde Bewegungen und rollten sich dann kreisförmig oder, wenn sie lang genug waren, spiralgig zusammen und blieben so lange Zeit liegen. Der rückständige centrale Stern reagirte nach wie vor auf starke mechanische Reize.

3) Bringt man die frische *Comatula* in Brunnenwasser, so macht sie nach etwa fünf Secunden heftige Bewegungen mit allen Strahlen, dann nur locale, und ist schon nach 10 bis 30 Secunden fast bewegungslos. In derselben Zeit giebt sie ihren Farbstoff an das Wasser zum großen Theil ab. Letzteres wird dadurch gelb, wenn die *Comatula* gelb war, roth, wenn sie roth war.

4) Ungemein empfindlich sind die Crinoiden gegen Temperaturerhöhungen. Bringt man sie schnell aus dem kühlen Wasser in Seewasser von 35 bis 38° C., so ballen sie sich meist rasch symme-

trisch zusammen, geben ihren Farbstoff ab und zerbrechen (vgl. unten p. 211 unter »Autotomie«).

Derartige leicht zu variirende und zu vervielfältigende Versuche beweisen, dass *Comatula* gegen die verschiedensten Reize höchst empfindlich ist, und eine große Reflexerregbarkeit besitzt. Schon geringe Änderungen der Existenzbedingungen dieser größere Tiefen bevorzugenden zierlichen Thiere bringen sehr erhebliche Störungen mit sich. Denn eine Konzentrationsabnahme und Temperaturzunahme des Meerwassers hat bald eine Farbstoffabgabe, Starre, Brüchigkeit, den Tod zur Folge.

Doch haben meine Versuche nicht zur Erkenntnis einer Gesetzmäßigkeit der Reflexbewegungen bei *Comatula* geführt. Es lässt sich mit Sicherheit nicht vorhersagen, wie das Thier bei der Reizung sich verhalten werde. Eine genauere Messung der Reizstärke wird in erster Linie nöthig sein, um die Inconstanz der Resultate zu eliminieren.

Durch die zahlreichen neueren morphologischen Untersuchungen des Nervensystems der Crinoiden, ihre große Häufigkeit im Mittelmeer und ihre Beweglichkeit sind aber gerade diese Thiere vorzugsweise zu physiologischen Reizversuchen geeignet.

Fluchtbewegungen der Asteriden und Ophiuren.

Zu den nach künstlicher, starker Reizung regelmäßig eintretenden Bewegungen der eigentlichen See- und Schlangensterne gehören die Fluchtversuche, welche bei letzteren namentlich nach einem Schnitt durch einen Radius, möge derselbe auch noch so oft wiederholt werden, mit auffallender Präcision stattfinden, so lange die verstümmelten Thiere überhaupt noch einer Locomotion fähig sind. Bei Crinoiden bleibt hingegen unter denselben Umständen oft jede Ortsänderung aus, desgleichen bei Asteriden. Der von ROMANES und EWART aufgestellte Satz, dass die Echinodermen (sie beobachteten *Astropecten*, *Uraster*, Ophiuren, Echiniden) einer Schädigung von der Reizstelle aus geradlinig zu entfliehen suchen, hat sich mir nicht bestätigt, und die andere Angabe jener Forscher, dass bei Reizung zweier Stellen die Fluchtlinie durch die Diagonale bezeichnet werde, gleichfalls nicht. Auch ist mit dem Ausdruck »Diagonale« in diesem Falle keine bestimmte Richtung bezeichnet, da die geradlinige Bahn der Flucht nach jeder Richtung verlaufen kann. Es kommt bei diesen Versuchen sehr viel auf die Stärke der Reize und die Erreg-

barkeit, die Beschaffenheit des Bodens und die Thierart an. Ich finde auch nicht, dass Seesterne nach gleichzeitiger Reizung ihrer 5 Spitzen eine Neigung zu Rotationen um ihre verticale Achse zeigen.

Ein festes Umschnüren zweier Strahlen von *Astropecten pentacanthus* mit einem Kautschukring hatte kein Entweichen, sondern nach sechs Tagen Ablösung der Strahlen zur Folge, Durchbohrung der Scheibe ungeordnete, gleichsam tastende Bewegungen. Nach schneller und starker Compression eines Strahles von *Ophioderma* wird er nicht jedes Mal zurückgezogen, sondern öfters pendelförmig hin und her bewegt, ohne irgend welchen Fluchtversuch.

Die Antwortbewegungen der Echinodermen auf einfache Reize sind überhaupt viel verwickelter, als es auf den ersten Blick scheint. Es lässt sich nur annehmen, dass die britischen Forscher die Versuchsbedingungen nicht genügend variierten. Namentlich die von mir an vielen verschiedenen Arten angestellten elektrischen Reizversuche beweisen, dass die geradlinige Fluchtbahn nur ein Fall unter vielen ist. Man braucht nur eine frische *Luidia* irgendwo dorsal elektrisch zu reizen, um wahrzunehmen, dass sie bald im Bogen, bald im Zickzack, bald in gerader Linie entflieht, wobei diese letztere durchaus nicht jedes Mal durch den Reizpunkt und den Mittelpunkt der Mundöffnung geht. Dasselbe gilt für *Asterias* bei dorsaler Reizung. *Ophioderma* macht sogar unter denselben Umständen ganz unzweckmäßige Fluchtversuche. Ein Beispiel: Eine große, ganz frische *Ophioderma*, welche am Rande des Gefäßes z. Th. in der Luft kletterte, wurde einen Augenblick mit der elektrischen Pincette berührt; sie kroch zwar sogleich in das Wasser zurück, als das Thier aber centrodorsal, an der Grenze von Luft und Wasser, noch einmal einen Augenblick elektrisch gereizt wurde, kroch es ganz aus der flachen Schale heraus in die Luft über den Rand und fiel auf den Boden des Zimmers, wo es auf dem Rücken liegen blieb. Hier war also die Fluchtbewegung verfehlt.

Ferner hat bei *Asterias* oft eine starke Reizung, und dann noch eine, keine Ortsänderung zur Folge, und *Luidia*, so schnell sie auch zu fliehen vermag, antwortet häufig mit einer Selbstamputation auf grobe Insulte. *Asterias glacialis* kann sogar, statt geradlinig von der Reizstelle fort, nach ihr hin sich bewegen, d. h. die Scheibe dem Orte nähern, wo die getroffene Strahlenspitze sich befand. Isolirte Radien der *Asterias* kriechen zwar in der Regel fort von der Reizgegend, wie ROMANES und EWART auch für solche von *Uraster* fanden, aber ein z. B. mit Schwefelsäure local stark gereizter Radius kann nach jeder

beliebigen Richtung sich bewegen, und auch hier ist ebenso oft »krummlinig« statt »geradlinig« zu setzen. Hingegen trifft für *Asterias* und *Ophioglypha* zu, was die genannten Forscher für *Uraster* und den *Brittle-star* fanden, dass nämlich basale oder interradiale Nervendurchschneidung jede coordinirte Fluchtbewegung aufhebt.

Wenn *Asterias* oder *Luidia* auf dem glatten Marmorboden des Behälters kriechend mit den Saugfühlern die verticale Wand berühren, so klettern sie entweder hinauf oder kriechen horizontal weiter, wobei, wie ROMANES es für *Uraster* ebenfalls angiebt, sogar der ganze Umfang des Behälters tastend an der Wand durchmessen werden kann. Was das eine Mal die Kletterbewegung, das andere Mal die Wendung nach links oder rechts veranlasst, ist freilich im einzelnen Fall kaum zu ermitteln. Doch lässt sich vermuthen, dass da, wo die mechanische Reizung einen Fluchtversuch nach sich zieht, das Thier öfters einen Ausweg sucht und wenn es unten keinen findet, nach oben geht. Wenn man nämlich einen vorwärts kriechenden Seestern am vordersten Radius reizt, kehrt er die Progressionsrichtung um oder er wendet sich seitlich ab. Ähnliches gilt für die an der verticalen Wand haftenden Asteriden. Auch die weitere Beobachtung früherer Beobachter kann ich bestätigen, dass Ophiuren durch Berührung irgend einer Stelle ihrer Scheibe oder ihrer Radien nach allen Richtungen zu fliehen bewogen werden können.

Sehr eigenthümlich ist bei Asteriden und Ophiuren, welche in ungewöhnliche Lagen künstlich versetzt worden sind, dass sie oft nach einem erfolgreichen Fluchtversuch wieder die frühere Situation, der sie entflohen, aufsuchen. Wenn ich z. B. auf *Asterias* oder *Echinaster* in einer flachen Schale eine schwere Glasplatte lege, während der Rücken unten aufliegt, so kriechen beide ohne Selbstwendung am Rande hervor und wenden sich erst dann. *Echinaster* sah ich aber die ungewöhnliche Stellung unter der Glasplatte, mit der Ventralseite oben, bald darauf von selbst wieder einnehmen. *Asterina* kriecht auch mit Leichtigkeit aus schmalen Flaschen, Röhren und Blasen heraus und wieder hinein; *Asterias glacialis* bei Weitem nicht so geschickt. Doch sah ich sie nach basaler Ablösung aller Radien bis auf zwei ebenso wie *Luidia* aus Flaschen und Säckchen innerhalb einer Stunde herauskriechen, was ein basal oder zu $\frac{2}{3}$ abgetrennter Strahl für sich nicht jedes Mal vermag. Der unicentrisch isolirte Strahl der *Asterias* findet, wie der acentrische von *Luidia*, nur zufällig den Ausweg und Rückweg; er kann in einer Glasröhre (von 60 cm Länge und 3 cm Lichtung) 24 Stunden liegen bleiben wie in einem 20 cm

langen röhrenförmigen Sack aus Blase oder Darm. Der zwei- bis fünfcentrisch isolirte Strahl der *Asterias glacialis*, die ganze *Asterias tenuispina* u. a. hingegen finden aus beiden jedes Mal den Ausweg oft in 15 Minuten und kriechen bisweilen mit der Spitze vorn in die Glasröhre wieder hinein. Die Ophiuren zeigen in dieser Hinsicht ein fast launenhaft erscheinendes Verhalten. Eine *Ophioderma* verlässt z. B. die horizontal auf dem Boden liegende 60 cm lange Glasröhre 24 Stunden lang nicht, indem sie am geschlossenen Ende derselben liegen bleibt; ein anderes Mal kriecht sie sogleich heraus und verlässt einen röhrenförmigen Sack nach Verlust von 4 Radien in einer Viertelstunde, wie *Luidia*. Am geschicktesten verfährt aber *Ophiomyxa*, wenn sie enge Röhren verlässt, mit offener Arbeitstheilung der Radien, indem sie 1 vorschiebt und nach dem Ausweg tastet, 2 und 5 am Rande festhakt und mit den Zähnen die Scheibe nachzieht, während 3 und 4 von hinten stemmen. So wird der Reibungswiderstand bald überwunden.

Zu den merkwürdigsten Erscheinungen auf diesem Gebiete gehört die durch Luftscheu bedingte Flucht der Asteriden in enghalsige Flaschen, deren Lichtung einen so kleinen Durchmesser hat, dass nur durch Biegungen, Wendungen und Wälzbewegungen, somit durch coordinirte Contractionen von mehreren tausend Muskeln die erforderliche Streckung des ganzen Thieres, das nie vorher in solcher Lage sich befand, zu Stande kommen kann. Bringt man z. B. zwei Radien einer *Asterias glacialis* in eine mit Seewasser gefüllte enge Röhre, während die drei anderen in der Luft verbleiben, so können diese binnen zehn Minuten ebenfalls hineingezogen werden, obwohl es unmöglich war, ohne das Thier zu zerbrechen, es mit Gewalt ganz hineinzubringen. Legt man dann die Röhre mit dem Thier horizontal in Wasser, so kriecht es schnell wieder heraus. Ähnlich *Asterina*. Eine *Ophioderma* kroch dann in einem Falle von selbst hinein. In einen Glaskolben mit geradem 60 mm langem Halse von 24 mm Lichtung kroch innerhalb 15 Minuten eine *Asterias glacialis* hinein, deren Radien je 19 mm Breite an der Basis hatten. Folglich mussten die Radien sich so zusammenlegen, dass drei davon zusammen trotz der großen Breite einen geraden Cylinder von nur 24 mm ausfüllten. Möglich ist diese Volumverminderung nur durch eine Entleerung der Wassergefäße. Die Thiere werden dann auffallend weich und erst nachdem sie sich vollständig durchgezwängt haben, wieder hart.

Um zu erfahren, ob *Asterias*, auch mit Überwindung von Widerständen im Wasser, aus Luft in dieses in enge Gefäße kriecht, ließ

ich in letzteren schwimmende Korkstücke von unten gegen die vordringenden Radien drücken. In allen derartigen Versuchen kroch allemal das Thier an dem Kork vorbei, ohne ihn nach abwärts zu schieben. *Ophidiaster attenuatus* in einem lufthaltigen, oben geschlossenen verticalen Rohr, das unten im Seewasser steht und ein Korkstück enthält, drückt nicht diesen heraus, sondern kriecht mit großem Zeitaufwand an ihm vorbei. Ist das Korkstück so groß, dass der Seestern nicht daran vorbeikriechen kann, dann wird es nur so weit in der Röhre nach unten geschoben, dass das Thier ganz oder fast ganz vom Wasser bedeckt bleibt. Ein actives Fortstoßen selbst eines so leichten Gegenstandes habe ich dabei niemals wahrgenommen. *Ophidiaster* und *Asterias* verhalten sich darin gleich.

Trotz ihrer großen Luftscheu kommen übrigens diese Echinodermen, wie viele andere, oft in die Lage, aus dem Wasser in die Luft hinein einer submarinen Schädlichkeit zu entfliehen (vgl. p. 195), und manche strecken an der Oberfläche sehr oft, unter den günstigsten Bedingungen, einzelne Radien in die Atmosphäre hinein. So namentlich Ophiuren, *Ophidiaster attenuatus* und *Asterina gibbosa*, welche letztere sogar stundenlang auf feuchter Fläche außen am Behälter in der Luft verharret, nachdem sie über den Rand gekrochen. *Amphiura Chiajei* verlässt ebenfalls in flachen Tellern sehr oft das Wasser und geht an den Rand in die Luft, wo sie zwei oder drei Radien ganz in der Luft lässt, während die übrigen nur eben eingetaucht bleiben. Nach mehreren Minuten geht sie dann wieder in das Wasser zurück. Sie hat gleichsam ein Luftbad genommen; und da ganz frische Ophiuren, besonders die kleinen, in frischem Seewasser sehr oft diesen Wechsel zeigen, so ist es gerechtfertigt, anzunehmen, dass sie auch im Naturzustand sich wie Amphibien verhalten, welche ebenfalls einen Aufenthalt in der Luft nicht ausschließlich der Respiration wegen suchen.

Wenn man viele verschiedene Asteriden und Ophiuren in ein großes Glas voll Wasser bringt, sie sich oben anheften und dann langsam continuirlich das Wasserniveau durch einen Heber in dem Glase sinken lässt, so folgen *Asterias glacialis* und *Echinaster* stetig der Niveau-Änderung, *Asterina* bleibt aber noch lange in der Luft oben haften. Die Luftscheu ist bei diesen so wenig ausgeprägt, dass sie fast ganz den Charakter von Amphibien annehmen. Doch bleiben auch *Luidia* und die ebenso luftscheue *Asterias* nicht unter allen Umständen dem Wasser treu. Setzt man sie rittlings auf die an einander stoßenden Ränder zweier flacher Schalen, von denen die eine frisches Seewasser enthält, die andere leer ist, so zwar, dass

ein Radius in das Wasser taucht, so gehen sie in der Regel in das Wasser; wenn aber nun dieses durch einen Heber heraus in das leere Gefäß hineingebracht wird, verlassen sie die jetzt wasserleere, nur noch feuchte Schale nicht jedes Mal, um das Wasser wieder zu gewinnen, selbst dann nicht, wenn ein Theil des Thieres in das Wasser getaucht worden. Ich habe die Ursache für diese auffallende, abnorme, todbringende Trägheit nicht ermittelt. Das in der Luft größere Gewicht kann nicht die Schuld tragen, denn oft sah ich, dass, wenn während des Hinüberkriechens aus dem leeren Gefäß in das volle dieses geleert und jenes gefüllt wurde, eine lange Pause eintrat und dann die Progressionsrichtung umgekehrt wurde. Hier siegte also der Contact (auch nur einer Strahlenspitze) mit dem Wasser über die mächtige centrale Innervation zur Locomotion nach der zuerst eingeschlagenen Richtung.

Wenn ich hingegen in der einen Schale das Seewasser durch Brunnenwasser ersetzte, so dass die rittlings links und rechts mit einer Spitze eingetauchten Asteriden beide gleichzeitig berührten, dann gingen sie allemal in das Seewasser und zwar unter sofortiger Einziehung der Füßchen im Quellwasser und Extension derselben im Seewasser. Diese Flucht vor süßem Wasser ist somit unter allen Umständen viel energischer, als die aus der Luft in das Meerwasser. Sie kann sogar — bei *Luidia* und *Asterias* — mit Überwindung von Hindernissen, wie großen schwimmenden Korkstücken, stattfinden, welche dann durch die Masse des eilig vordringenden Thieres fortgeschoben werden.

Zu den hierher gehörigen, in vergleichend psychologischer Hinsicht besonders beachtenswerthen Thatsachen sind noch die Versuche der Asteriden zu rechnen, sich aus ungewöhnlichen, von ihnen niemals erlebten, verderbenbringenden Situationen zu befreien. Namentlich wünschte ich zu wissen, ob Echinodermen sich fallen lassen können, um künstlichen Zwangslagen zu entgehen; denn dieser stets auf einer Art Überlegung beruhende Act lässt immer eine gewisse, wenn auch nur primitive Intelligenz voraussetzen.

Ich habe in der That mit voller Sicherheit für einige Arten feststellen können, dass sie sich absichtlich fallen lassen. *Astropecten aurantiacus*, auf eine horizontal im Wasser an drei Schnüren schwebende Glasplatte oder eine schwimmende Korkplatte gelegt, turnt auf derselben förmlich am Rande, die Tulpenform annehmend, und lässt sich, nachdem eine dazu passende Stellung von ihm auffindig gemacht worden, fallen. Legt man ihn dann wieder auf

die Platte, so können viele Stunden vergehen, bevor ein neuer derartiger Fallversuch gemacht wird.

War der *Astropecten* mit dem Rücken nach unten auf die Platte gelegt worden, dann geschieht es leicht, dass während der Selbstwendung das Thier passiv herabfällt, was an der fehlenden Latenzzeit sofort erkannt wird. Auch *Luidia* und (nach ROMANES) *Uraster*, die an vertikaler Glaswand haften, können durch wiederholte Reizung bewogen werden, sich herabfallen zu lassen. *Luidia* lässt sich sogar aus der Luft, wenn zwei Radian in ein gefülltes Glas über dem Wasser des größeren Behälters getaucht worden, nach mehrere Minuten anhaltenden tastenden Bewegungen mit den Saugfühlern jener zwei Radian herabfallen, falls, so scheint es, der Raum zu klein befunden worden.

Hängt man eine *Luidia* rittlings, mit dem Munde oben, auf einen dicken Stab so über dem Wasser auf, dass drei Strahlen einer-, vier andererseits herabhängen, aber keine Spitze eintaucht, dann verliert sie viel Wasser, spritzt aus einigen Strahlenspitzen sogar das Wasser aus und bewegt die Füßchen lebhaft hin und her, außer denen im Centrum, bleibt jedoch in der unnatürlichen Lage. Wenn man aber ein Radiusende 1 bis 2 cm tief eintauchen lässt, dann gleitet das Thier, falls es noch frisch ist, unfehlbar nach der betreffenden Seite, wie ein geschickter Turner mit großer Kraft mittels der hakenförmig gebogenen Radian der anderen Seite sich an dem Stabe haltend, so lange das Gewicht des Körpers, das nach unten zieht, nicht zu groß wird. Schließlich lässt das Thier den Halt fahren und fällt hinab. In diesem Versuche liegt ein unzweideutiger Fall vor von einem höchst zweckmäßigen, lebensrettenden, erst nach langer Latenzzeit durch einen localen schwachen Reiz ausgelösten verwickelten Bewegungscomplex. Während der ganzen Dauer desselben bleibt das Thier auf dem Rücken liegen, bis es sich hat fallen lassen.

Auch Ophiuren lassen sich fallen, wenn man sie an einem sie lose umschlingenden Faden im Wasser aufhängt, oft noch die Schlinge mit einem Radius umwickelnd, wie ein Affe den Baumzweig mit seinem Greifschwanz, ehe gleichsam der Entschluss, sich fallen zu lassen, ausgeführt wird.

Anders verhält sich in dieser Hinsicht meistens *Asterias glacialis*. Sie lässt sich nur sehr selten fallen, haftet selbst unter den ungünstigsten Verhältnissen stundenlang an einem durch ein Korkstück flottierend erhaltenen Bindfaden, Holz u. dgl., sei auch die Haftfläche

noch so klein, so dass nur eine sehr geringe Anzahl von Saugfüßchen sich an ihr festsaugen kann.

Hierbei machte ich die Beobachtung, dass sogar die sonst regelmäßig eintretende Reflexirradiation eher unterdrückt wird, als dass sich das Thier aus seiner unbehaglichen Lage durch Loslassen des Haltes befreite. Ein Beispiel: Ich hielt eine *Asterias glacialis* unter der Wasseroberfläche centro-ventral an einen Kork, bis sie sich mit den circumoralen Pedicellen daran festgeheftet hatte. Nun schwebte sie frei an dem halb in die Luft ragenden Korke und extendirte alle Füßchen der fünf Strahlen. Ich berührte mit einem Stifftchen dieselben der Reihe nach alle und bemerkte, dass trotz der wohl eine Stunde lang immerzu wiederholten mechanischen Reizung der locale Reflex ausnahmslos eintrat, sogar oft bei stärkerer Reizung nicht allein Retraction der Füßchen, sondern auch Verschluss der Ambulacalfurche. Aber die Irradiation der Reizwirkung blieb aus, d. h. der Furchenschluss in den ungereizten Radien und die Einziehung der Pedicellen im Centrum traten nicht ein, wie es stets der Fall ist bei Reizung frei auf dem Rücken liegender Individuen. Erst als ich zwischen den Kork und die daran haftenden Füßchen mit dem Stäbchen eindrang, retrahirten sie sich in Folge des stärkeren directen mechanischen Reizes und ließen den Kork fahren. Nun kam das Thier in Gefahr herabzufallen, da es nur noch mit zwei oder drei Füßchen am Kork hing. Jetzt berührte ich nicht mehr und sah, wie das Thier, anstatt sich fallen zu lassen, mit der größten Vorsicht und Geschicklichkeit unter vielen Balancirungen und Gestaltänderungen sich wieder an den kleinen Kork festheftete. Wurde dann die Mitte einer Ambulacalfurche berührt, so retrahirten sich die unbeschäftigten Füßchen am Centrum mit, sowie sie aber zur Anheftung verwendet wurden, nicht mehr, sondern dann erst bei directer Reizung. Nach Herausnahme des Thieres und Entfernung des Korkes war die allgemeine Irradiation wieder da, indem alle centralen Pedicellen nach Reizung einer Furche sich mit einzogen.

Aus derartigen Versuchen folgt unabweisbar, dass Seesterne sich neuen Verhältnissen sehr zweckmäßig anpassen und Gewohnheiten unterlassen, welche, wenn sie in Gefahr kommen, ihnen schädlich werden oder ein Herabfallen in unbekannte Tiefen herbeiführen würden.

Trotz dieser, durch viele und in mannigfaltiger Weise abgeänderte Versuche bewiesenen, hartnäckigen Abneigung sich fallen zu lassen, habe ich jedoch eine Anordnung gefunden, welche *Asterias* gerade

so wie *Luidia*, nur nicht mit der gleichen Constanz, zum Hinabgleiten veranlasst. Legt man eine Stange unter spitzem Winkel über die Wasseroberfläche und darauf rittlings, mit der Ventralseite oben, eine *Asterias*, die mit 2 Radien einer-, 3 andererseits eben in das Wasser taucht, so lässt sich in der Regel das Thier nach der Seite der drei Radien langsam hinabgleiten und hält sich mit den Spitzen der zwei anderen, zuletzt nur des einen von beiden, an der Stange fest, so lange es nur irgend angeht, bis schließlich der Fall in das Wasser eintritt. Hier handelt es sich um ein actives Sich-fallen-lassen im Gegensatz zu dem passiven Abfallen von der Glaswand, wenn die Wassertemperatur erheblich steigt oder Stöße, Erschütterungen und andere Reizungen den Halt lockern. Doch kann hierbei ebenfalls das Fallen und schnelle Hinabgleiten als Fluchtbewegung vorkommen. Dem aufmerksamen Beobachter wird dieser Unterschied nicht entgehen. Nun ist es aber räthselhaft genug, dass trotz des Vermögens, sich fallen zu lassen und dadurch am Leben zu bleiben, welches *Luidia*, *Astropecten* (*aurantiacus*, *pentacanthus* und *bispinosus*), *Ophidiaster*, *Echinaster* u. a. leicht bethätigen, indem sie nicht von der Stange, wie von einer schiefen Ebene allmählich abwärts in das Wasser kriechen, sondern sich direkt in dasselbe fallen lassen, dennoch manche Individuen lieber die ihnen ertheilte, noch nie erlebte Stellung und Lage beibehalten und zu Grunde gehen, als den Halt aufgeben.

Wenn man eine *Asterias glacialis* rittlings so auf die Stange legt, dass ein Strahl ganz aufliegt und zwei links, zwei rechts eben eintauchen, so bewegen sich zwar die Füßchen unter Wasser lebhaft, aber es kommt vor, dass die Thiere, ohne sich sonst zu rühren, noch nach 24 Stunden z. Th. vertrocknet da hängen, wo man sie hingehängt hatte, und an einer Art Histolyse absterben. Diese Thatsache beweist, dass die einzelnen *Asterias*-Individuen von sehr ungleicher psychischer Begabung sein müssen. Einige gehen zu Grunde, während sie mit Leichtigkeit durch Hinabgleiten in das Wasser sich retten könnten, andere lassen sich ganz gegen ihre sonstigen Gewohnheiten in das Wasser fallen und bleiben am Leben. Allerdings benötigt dieser Act das Emporziehen von zwei eingetauchten Strahlen aus dem Wasser in die Luft, und diese ungewöhnliche Procedur mag bei besonders luftscheuen, trägeren Individuen großen centralen Widerstand finden und deshalb unterbleiben. Sie unterbleibt auch bei 4- und 3-strahligen *Asterias*-Exemplaren nicht selten.

Weitaus am merkwürdigsten sind die Befreiungsversuche der

Asteriden, welche mit großen Stecknadeln ohne irgend eine Verletzung gleichsam umzäunt und am Fortschreiten verhindert werden. Ich habe viele derartige Experimente ausgeführt, aber immer dasselbe Resultat erhalten, dass nämlich die Befreiung, wenn sie nicht mechanisch verhindert wird, in sehr zweckmäßiger Weise vor sich geht.

Legt man eine frische *Asterias glacialis* (mit der Dorsal- oder Ventralseite oben) auf eine schwimmende oder am Boden liegende beschwerte Korkplatte und befestigt man je eine 5 bis 7 cm hohe, dicke Nadel mit großem Knopf in den Scheitelpunkten der 5 Winkel interradial (wie es Fig. 1 der Tafel 7 von oben zeigt), so findet die Befreiung in der Weise statt, dass zuerst ein Strahl (1) so weit vorrückt wie möglich, dann die beiden Nachbarstrahlen (2 und 5) umgebogen, halb oder dreiviertel umgewälzt und zugleich emporgehoben werden (wie Fig. 2 ebenda andeutet). Ist dieses erste Stadium, welches eine Stunde und länger dauern kann, abgelaufen, dann wird einer von beiden (2) sehr schnell, in wenigen Secunden (so wie Fig. 3 es angeht), dem ersten Radius (1) nachgeschoben. Ist einmal dieses zweite Stadium erreicht, dann bietet das dritte und letzte (Fig. 4) kaum noch Schwierigkeiten. Denn nun wird für den fast hufeisenförmigen anderen Nachbarm (5) Raum zum Vorschieben gewonnen, und die beiden übrigen bisher fast ganz passiven Strahlen (3 und 4) legen sich z. Th. über einander und folgen nach. Oft dauern alle 3 Stadien zusammen nur 15 Minuten, öfter viele Stunden. Sind die Nadeln sehr kurz, dann werden einzelne Radien, z. Th. beim Umlegen, über dieselben gehoben. So befreite sich eine kleine *Asterias*, die ich mit 64 Nadeln umsteckt hatte, obgleich der Abstand zweier kleiner als die Dicke eines Radius war.

Sind die Nadeln zwar lang, aber sehr dünn (Insectennadeln), so findet die Befreiung wie beschrieben statt, indem trotz ihrer Nachgiebigkeit keine Nadel geneigt wird. Hier kommt also keine neue Anpassung zu Stande, vielmehr scheint mit der bloßen Berührung die Prüfung des Hindernisses beendet zu sein.

Dagegen liefert das ungleiche Verhalten eines und desselben Individuums in einem mit nahe neben einander stehenden Stecknadeln umfriedigten Viereck, Dreieck, Kreis oder Oval einen deutlichen Beweis für das psychische Anpassungsvermögen der Seesterne. Das eine Mal legt sich *Asterias* auf die Kante und schiebt sich, die Radien förmlich über einander thürmend, durch die nach langem tastendem Suchen ausfindig gemachte weiteste Öffnung der kleinen Palisaden, ein ander Mal verfährt es ähnlich wie oben beschrieben, ein

drittes Mal übersteigt es die Schranken. Ob ein Strahl vorher abgetrennt worden, macht keinen wesentlichen Unterschied.

Astropecten ist wegen der geringeren Beweglichkeit und geringeren Anzahl der Pedicellen nicht so leistungsfähig, legt aber unter ähnlichen Verhältnissen seine Strahlen meist paarweise um. Die Torsion ist jedoch niemals so vollkommen wie bei *Asterias*. Daher auch *Astropecten* sich aus dem Nadelfünfeck (Fig. 1, Taf. 7) nicht befreien kann, wenn die Nadeln lang sind. Andernfalls hebt er seine Scheibe über eine Nadel hinweg. Kommt dabei deren Kopf gerade in die Mundöffnung und den Magen zu liegen, so wird die Flucht unterbrochen. Ähnlich verfährt *Luidia*, wenn sie durch 7 interradianale, in den Scheiteln ihrer 7 Winkel vertical in den Boden eingelassene über 5 cm lange Nadeln gefangen ist. Das Thier dringt mit großer Wucht gegen eine der Nadeln an, so dass sie nur noch einen Winkel von 52° oder weniger mit dem Brett bildet, dann kriecht es über dieselbe hinweg, die Strahlen hebend und nach oben convex biegend. Manchmal wird eine Nadel ganz umgebogen, dann ist das Entweichen noch leichter.

Von anderen Asteriden ist namentlich *Asterias tenuispina* bemerkenswerth wegen der Geschwindigkeit, mit welcher sie durch dichtstehende Nadeln sich durchzwängt. Ein Individuum mit 7 fast gleich langen Strahlen von mehr als je 1 cm Dicke, drang, nach wenigen fruchtlosen Versuchen, durch einen Spalt von weniger als 1 cm durch, mit allen 7 Strahlen, und bei mehrfacher Wiederholung des Versuches dauerte das Tatonniren immer kürzer: wieder ein Beweis für die Anpassung an neue Verhältnisse, für das Vermögen auch dieser Art zu lernen. *Asterina* verhält sich ähnlich.

Ophiuren übertreffen aber darin noch die eigentlichen Seesterne. *Ophioderma* hebt sich ohne langes Besinnen mit zwei Radien so hoch, dass sie ihre Scheibe über die Nadeln schieben kann, und wenn sie zu hoch sind, legt sie sich, wie *Ophiomyxa*, auf die Seite und schiebt sich kräftig durch. Wie dabei die Nadeln stehen, ob im Fünfeck oder im Kreise, ist nicht von Belang und eine derartige Abwechs-



lung der Umfriedigungsweise nur von Interesse, weil man dadurch die Thiere auch zu Abänderungen ihres Befreiungsmodus bewegen kann. Bald suchen sie sich durchzuzwängen, bald hinüberzustei-

gen, bald sich durch Umlegen durchzuschieben. Wenn die eine Methode versagt, wird die andere angewendet, wie von intelligenten Wirbelthieren. In keinem Falle wird aber dabei auch nur eine Nadel umgebogen. Sogar in der Luft und aus der Dorsallage heraus kann *Ophiomyxa* diese Befreiung leicht bewerkstelligen.

Es ist überflüssig, noch weitere Versuche zu beschreiben, welche zeigen, wie zweckmäßig See- und Schlangensterne sich aus elastischen Ringen, vielfach verschlungenen Fäden, Netzen, dicht sie umwickelnden Strängen von Watte u. dgl. m. befreien. Immer aufs Neue fesselt die Sicherheit und, man könnte fast sagen, Eleganz, mit der alles Störende abgestreift wird, den Beobachter. Auch ist die Anzahl der überflüssigen Torsionen, Tastbewegungen, Locomotionen hierbei um so geringer, je öfter ein Individuum in solcher Weise in Verlegenheit gesetzt worden ist. Die Befreiung findet noch dazu kaum zweimal nach einander genau in derselben Weise statt und von den Gestalt- und Lageänderungen der Thiere kann man selbst durch viele Zeichnungen kein anschauliches Bild geben, weil sie zu sehr wechseln. Allein schon die Änderung des Winkels, den zwei Radien bilden, ist erstaunlich. Bei *Asterias glacialis* können zugleich 2 der Winkel je über 90° erreichen, 2 ganz spitz sein und der 5. an 170° betragen.

Diese secundären Veränderungen sind es aber nicht, welche mich bewogen, gerade den Flucht- und Befreiungsversuchen besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden, sondern der Wunsch, sichere Thatsachen für die selbständige psychische Action der Seesterne zu gewinnen. Dass diese nun vorliegen, somit die Ansicht, die Echinodermen seien lediglich Reflexthiere, falsch ist, kann nicht bezweifelt werden. Dabei ist die einheitliche Leitung, der »Consensus« aller Theile des fünf- oder siebenfachen Nerven- und Muskelsystems nicht weniger, als die Mechanik der Ausführung eines unverkennbar vorher gefassten Befreiungsentschlusses, vom größten physiologisch-psychologischen Interesse.

Die Autotomie oder Selbstamputation.

Die Thatsache, dass viele Thiere unter gewissen Umständen kleine und große Stücke von sich ablösen, ihren Magen auswerfen, sich förmlich selbst zu entleiben scheinen, enthält ein physiologisches Problem ersten Ranges. Namentlich die Frage, wodurch die Autotomie oder Selbstamputation eines Radius oder Radiusstückes eines Seesterns, welche ein Mensch mit den Händen allein in so kurzer

Zeit so glatt abzutrennen außer Stande wäre, bewerkstelligt wird, dann die Brüchigkeit der Ophiuren und die noch größere der Crinoiden, fordern den Scharfsinn des Experimentators heraus. Dass die Holothurien den größten Theil ihres Verdauungsapparates ausstoßen und fortreiben lassen, erscheint nicht weniger räthselhaft, als das Auseinanderfallen der *Comatula* in viele kleine Stücke, sowie sie nur wenige Secunden im Regen- oder Brunnen-Wasser verweilt.

Ich habe eine Anzahl von Beobachtungen über die natürliche und künstlich herbeigeführte Autotomie an Asteriden, Ophiuren und Crinoiden angestellt, welche wenigstens insofern etwas Licht in das Dunkel bringen, als sie beweisen, dass die Selbstamputation nicht einer Ursache allein zugeschrieben werden darf und durchaus nicht in allen Fällen dem betreffenden Thiere verderblich wird, vielmehr sehr häufig ihm das Leben erhält. Ich stelle hier einige von mir an den verschiedensten Arten wahrgenommene Fälle kurz zusammen und schicke nur die Bemerkung voraus, dass bei allen Arten die autotomirten Stücke sich stets in physiologischer Hinsicht genau so verhalten, wie die mit Schere oder Messer abgeschnittenen, so dass alles früher von diesen Berichtete auch für jene gilt.

Asteriden. Am leichtesten findet die Autotomie bei *Asterias tenuispina* statt, welche gewöhnlich 7-strahlig ist, aber nur selten 7 gleich lange Radien besitzt; gewöhnlich sind 3 oder 4 abgelöst, welche sich durch Regeneration zu 7 ergänzen, während der Rest ebenso neue Radien ansetzt. Doch habe ich oft auch nur 1 oder 2 Strahlen isolirt gefunden. Zahllose einzelne Strahlen und Strahlenpaare gehen durch die Todfeinde der Aquariumthiere, die Fäulnisbakterien, zu Grunde, und zwar meistens innerhalb einer Woche. Es ist daher schwer, die Regeneration vom Anfang an bis zu einer deutlichen Neubildung, die sich als Radius mit Ambulacralcanal und Pedicellen zu erkennen giebt, zu verfolgen. Da man aber bei diesem an der Küste bei Neapel ungemein häufigen Thiere alle Übergänge fast neben einander in derselben Jahreszeit antrifft, so kann es nicht zweifelhaft sein, dass die »Sprossung« unabhängig von äußeren Umständen vor sich geht, so lange nur der sich ergänzende Theil sich unter günstigen Lebensbedingungen befindet.

Asterias glacialis besitzt ebenfalls in hohem Grade das Vermögen der Selbstamputation. Ein großes Exemplar, welches ich in die Hand nahm, ohne es zu drücken, kroch von derselben fort und ließ einen Strahl zurück; ein kleineres trennte, als ich 2 seiner Radien mit einem Drahte durchbohrte, beide ab. Wenn diese Seesterne in Meerwasser

langsam über 34° hinaus nur wenig erwärmt und dadurch erweicht worden sind, dann brechen die Radien schon beim Anfassen leicht ab. Sie werden auch ohne Berührung häufig nach einem mehrstündigen Aufenthalte in der Luft autotomirt, namentlich wenn das Thier rittlings auf einer Stange dicht über dem Wasserspiegel mit eingetauchten Spitzen verharrt; anstatt sich auf einer Seite ganz in das Wasser fallen zu lassen, lässt es einen einzelnen Radius oder nach einander zwei Radien isolirt hinabfallen. Auch das Aufhängen der Thiere an Haken unter Wasser hat nicht selten eine Selbstamputation zur Folge.

Einer mittelgroßen *Asterias glacialis* theilte ich mit dem Messer einen Strahl der Länge nach radial-median von der Spitze an bis zu $\frac{2}{3}$ und nach einigen Tagen, da sie sich hielt, noch einen ebenso bis zu $\frac{4}{5}$ der Länge. Am 3. Tage nach dem letzteren Schnitt löste sich der zu $\frac{4}{5}$ getheilte Strahl mitsammt dem ihm zugehörigen Centraltheil ab, blieb aber noch lange reizbar. Der andere löste sich ab, als ich das Centrum elektrisch reizte, um zu erfahren, ob die Saugfüßchen noch reagirten, was an den beiden längsgetheilten Stücken nur noch wenig der Fall war.

Schon das Umspannen der *Asterias* mit enganschließenden Kautschukringen, das Anbinden derselben an Gläser unter Wasser bewirkt nach einigen Tagen dann leicht die autotomische Ablösung von 1 oder 2 Radien, wenn das Thier sich ohne diese Erleichterung nicht befreien kann. Schneller pflegt die Selbstamputation nach vorausgegangener Gewebsverflüssigung durch einen oder zwei Tropfen concentrirter Schwefelsäure herbeigeführt zu werden, welche freilich das Kalkskelett local zerstören. Auch wiederholte elektrische Reizung hat öfters eine Ablösung zur Folge, namentlich wenn ein einseitiger interradiärer Einschnitt vorher gemacht wurde. Ohne Schnitte und künstliche Reizung sah ich ferner mehrmals einen Strahl, seltener zwei, abgelöst werden, wenn ich die *Asterias* aus der Luft in eine enghalsige mit Seewasser gefüllte Flasche kriechen ließ. KRUKENBERG meint, die Ablösung einzelner Strahlen mit dem zugehörigen Scheibenstück trete ein, wenn die Wassermenge im Behälter unzureichend sei. Ich habe aber *Asterias glacialis* auch in sehr engen Behältern tagelang intact erhalten und vermuthe, dass eher faulige Beschaffenheit des Wassers zum Auseinanderbrechen der Radien führt.

Luidia ciliaris macht von ihrem Vermögen, ihre 7 Radien zu autotomiren, den ausgiebigsten Gebrauch, so dass man nur ausnahmsweise ein großes Exemplar ohne Spuren vorangegangener Selbst-

amputationen findet. Besonders leicht kann man durch wiederholte Stiche, sowie chemische und elektrische (tetanisierende) Reizung einer beliebigen Stelle des dorsalen Integumentes oder der Ambulacralfurcha eines der 7 Strahlen die Ablösung des distalen Stückes von der Reizstelle an herbeiführen, während es sehr schwer und in der gleichen Zeit oft unmöglich ist, ohne Instrumente mit den Händen allein einen ebensolchen Strahl so glatt abzuberechnen. Ein Tropfen concentrirter Schwefelsäure, in der Luft irgendwo am Radius angebracht, hat in der Regel baldige Ablösung desselben zur Folge; die starke elektrische Reizung mittels der in die Haut eingeführten Drahtenden der secundären Rolle des Schlittenapparates gestattet aber besser die merkwürdigen Einzelheiten, die Farbenveränderung (wahrscheinlich durch Chromatophorenreizung), das Durchbrechen der Hautdecke, die Zerreißung des Darmes, das Auseinanderbrechen des Skelettes etc. zu sehen. Fast immer findet man die Bruchstelle oberhalb der Reizstelle oder dicht an einem Pol, nicht unterhalb der intrapolaren Strecke. Entsprechendes gilt für andere Reizungsarten, z. B. Einschnürung mittels eines Kautschukringes, Eintauchen in Brunnenwasser, Auftröpfeln von heißem Seewasser auf eine beliebige Stelle eines Strahles: er bricht an der Reizstelle ab.

Durch besondere Versuche an vielen frisch autotomirten *Luidia*-Strahlen stellte ich ferner fest, dass auch diese durch starke elektrische Reizung in gehörigem Abstände von der Bruchstelle wieder in 2 oder auch 3 Stücke zerfallen können, somit der nervöse Centralring für die Selbstamputation nach starker Reizung keinesfalls erforderlich ist. Ist hingegen der autotomirte Strahl alt, fast unerregbar, dann wird er zwar noch brüchig an der Reizstelle, aber er bricht nicht oder nur schwer von selbst (nach mehreren Tagen) ab.

Astropecten aurantiacus habe ich ohne äußere Verletzungen sich niemals autotomiren gesehen, konnte ihn aber leicht dazu bringen durch einen ventralen Querschnitt an einem Strahl, welcher das dorsale Integument unversehrt lässt. Man findet dann am dritten Tage die Radien gerade an den Einschnittstellen abgelöst. Auch Quetschungen oder oberflächliche Reizungen mit concentrirten Säuren, welche schleunige Zerstörung des Kalkskelettes unter der Reizstelle bewirken, haben fast immer nach einigen Tagen Ablösung des Radius von der Reizstelle an zur Folge; desgleichen Durchbohrungen.

Ophidiaster ophidianus, welchen ich in großen Exemplaren nicht länger als einige Tage im Aquarium halten konnte, löste über Nacht, ohne angebbaren Grund, einen oder zwei von den hochrothen Ra-

dien dicht an der Scheibe ab. Mehrere Individuen hielten sich dann noch lange mit ihren beweglichen gelben Ambulacralfüßchen an den Wänden, gerade wie die autotomirten Radien.

Ophiuren. Geringfügige Reize, nicht allein Benetzung mit Säuren, elektrische Schläge, Stiche, Umschnürungen, sondern auch bloßes Anfassen hat besonders leicht bei der 6- oder 7strahligen *Ophiactis virens*, aber auch bei *Ophioderma*, *Ophiomyxa* und *Ophioglypha* ein rasches Abbrechen des betroffenen Strahles zur Folge. Entweder fällt derselbe ganz ab — mit der Bruchstelle oberhalb der Reizstelle — oder er zerfällt sogleich weiter in mehrere Stücke, letzteres namentlich, wenn die Autotomie in der Luft vor sich geht, das Thier z. B. vom Tische auf den Boden fällt oder auf Glas den directen Sonnenstrahlen ausgesetzt wird. *Ophiomyxa* ist in dieser Hinsicht besonders empfindlich. Bei einem chloroformirten Individuum sah ich, wie dadurch, dass ein Strahl den anderen fest umschlang, der letztere abbrach. Eine *Ophioderma*, welche sich von der Chloroformirung in frischem Seewasser erholte, schnürte sich dabei 14 Stücke ab, und zwar in schneller Folge innerhalb weniger Minuten. Schon das Überschieben eines kleinen Kautschukschlauches über den Radius einer normalen Ophiure kann dessen Selbstamputation bewirken, daher große Vorsicht zur Anstellung der damit ausgeführten Versuche (s. oben p. 124) erforderlich ist. Gelingt es zwar dem Experimentator, schnell und behutsam einen 5 cm langen engen Kautschukschlauch einer *Ophiomyxa* bis an die Scheibe über einen Radius zu stülpen, ohne ihn zu verletzen, nicht aber dem Thiere, ihn mit den Nachbararmen abzustreifen, dann wird von diesem schließlich der ganze Radius am proximalen Ende der Hülse abgelöst. Ich sah diese Abschnürung sogar dann stattfinden, wenn das Thier schon vorher auf anderem Wege $2\frac{1}{2}$ Strahlen eingebüßt hatte, so dass es nur $1\frac{1}{2}$ behielt. Für *Ophioglypha* gilt Ähnliches. Wenn die Hülse ohne Verletzung übergeschoben worden und durch pendelnde Bewegungen des betreffenden Strahles nicht abgeschleudert werden kann, dann wird dieser oberhalb des Schlauches autotomirt. Auch wenn man durch zwei Radien eine Nadel sticht, wird der eine durch Selbstamputation abgeschnürt (*Ophioderma*).

Dagegen wird die Autotomie bei Ophiuren erschwert, wenn durch Stiche an den 5 Mundwinkeln der Zusammenhang des Radialmarks mit dem Nervenfüßchen unterbrochen worden ist.

Crinoiden. *Antedon* eignet sich vorzüglich zur Beobachtung

der Autotomie nach künstlicher Reizung. Besonders die Anwendung von Induktionsströmen unter Wasser gab mir gute Resultate:

1) Eine *Comatula*, unter Wasser central elektrisch tetanisirt, lässt schnell einen Strahl nach dem andern abfallen, bis nur noch wenige, schließlich einer, übrig bleiben. Der Rumpf bewegt sich mit dem einen weiter. Wenn aber letzterer unter Wasser für sich elektrisch gereizt wird, fällt auch er ab.

2) Nach elektrischer Reizung eines Strahles einer *Comatula*, an beliebiger Stelle, fällt derselbe stets centropolar ab, d. h. dicht an der intrapolaren Strecke, meist etwas oberhalb derselben, und zwar total, wenn der Reiz nahe am Centrum applicirt worden war, manchmal an 2 Stellen. Alle abgelösten Stücke und das Centrum leben noch wenigstens einen Tag, wenn das Wasser auch nicht gewechselt wird, indem sie sich von selbst, z. Th. lebhaft, bewegen, sich aufrollen und strecken und auf mechanische Reize (Druck) antworten. Es ist für das Abfallen gleichgültig, ob die elektrische Reizung in der Luft oder im Wasser stattfindet; nur muss sie stark genug sein. Temp. 14 bis 15° C. Beim Rollenabstand 40 mm (des Schlittenapparates) hatte Berührung eines Strahles mit der elektrischen Pinette an beliebiger Stelle eine Bewegung aller Strahlen zur Folge; bei 45 mm traten nur schwache locale oder keine Reflexe ein; bei 23 mm aber löste sich der ganze Strahl von der Reizstelle an oder einige Millimeter oberhalb derselben schnell ab und bewegte sich dann für sich in lebhaften Windungen, um sich schließlich zusammenzurollen.

3) Die isolirten Radien brechen nach elektrischer Reizung ebenfalls entzwei, aber lange nicht so schnell und leicht, wie am ganzen Thier. Man kann jedoch dieses durch sehr häufige Wiederholung der elektrischen Reizung, welche zur Herbeiführung der Autotomie nicht hinreicht, fast reactionslos machen, indem auch die Fluchtversuche aufhören. Das Thier scheint — vielleicht durch die Wirkung der Elektrolyse — dem Absterben nahe gebracht zu werden.

4) Lässt man eine frische *Comatula* in warmes Seewasser von 37 bis 38° fallen, so bewegt sie sich zwar noch einige Secunden lang lebhaft, zerfällt aber dann in viele einzelne Stücke, nachdem sie sich vorher oft erst noch (wie in einer Wärmestarre) zusammengeballt hat. Welche Temperatur für die möglichst schnelle Zerklüftung der zehn Radien, die dabei oft viele Pinnulae verlieren, die geeignetste ist, lässt sich auf 1 bis 2° C. genau nicht angeben. Sicher aber ist nach meinen Bestimmungen die von JOH. FRENZEL

(PFLÜGER's Archiv für Physiologie, 1885: »Temperaturmaxima für Seethiere«) angewendete von 30° zu niedrig, wenn auch die individuellen Resistenzunterschiede groß sind. Eine frische rothe *Comatula* gab beim Hineinwerfen in Seewasser von 35,9° nur zwei Strahlenspitzen ab, in solchem von 29,1° eine andere keine; in solchem von 37° brachen fast alle Spitzen augenblicklich ab (bei einem scheckigen, braun und weiß gestreiften Exemplar). Schon bei 36,5° tritt die Autotomie oft schnell ein, und bei 37,4° zerfällt das Thier sofort in viele kleine Stücke. Eine große gelbe *Comatula* zog hingegen beim Eintauchen der Radien in Seewasser von 38° die Spitzen nicht jedes Mal schnell zurück, aber sie zerfiel doch auch sogleich in viele Stücke, als ich sie ganz in Seewasser von 37,1° fallen ließ. Nur der Rumpf mit den fünf Paar Ansätzen der zehn Radien blieb ungetheilt. Findet diese thermische Autotomie nicht sofort nach dem Hineinwerfen des Thieres in das 37° warme Seewasser statt, so geschieht das Auseinanderfallen bei der Berührung. Fasst man nämlich das symmetrisch zusammengeballte Thier mit der Pincette an, so behält man regelmäßig das erfasste Stück in derselben. Ebenso bei 36,5 und 37,5°. In diesem Intervall scheint die Brüchigkeit — auch die Farbstoffabgabe — ihr Maximum zu erreichen. Wenigstens geht in demselben die Beweglichkeit am schnellsten verloren. Bei 38 bis 39° ziehen sich zwar die Crinoiden auffallend schnell und symmetrisch melonenförmig zusammen, zerfallen aber nicht immer von selbst; bei 35 bis 36° ist zwar die Brüchigkeit enorm, aber das Zusammenballen weniger ausgesprochen. Doch sind wahrscheinlich diese Angaben nicht allgemein gültig.

Bei derartigen immer ungenauen Bestimmungen kommt viel darauf an, ob der Übergang von der gewöhnlichen zur hohen Temperatur plötzlich oder allmählich geschieht. *Comatula* wird beim langsamen Erwärmen bis gegen 37° nicht so brüchig, wie beim Hineinwerfen in Seewasser von 35°. Für die Erholung ist vor Allem außerdem maßgebend die Zeit, während welcher die Thiere in dem abnorm warmen Wasser verweilen, sowie die Verwendung von frischem, lufthaltigem, strömendem Seewasser gewöhnlicher Temperatur (12 bis 16°), wenn es gilt, die schädlichen Wirkungen der Erwärmung zu beseitigen.

Über alle diese Specialfragen müssen noch viele Versuche systematisch ausgeführt werden. Ich habe hier nur eine Anzahl von Beobachtungen über die Autotomie unter verschiedenen Umständen zusammengestellt, um zu zeigen, dass es sich um einen Vorgang eigenthümlicher Art handelt und namentlich die für Crustaceen von

FREDERICQ aufgestellte Ansicht, als wenn die Selbstamputation auf einem Reflexe beruhe, nicht überall zutrifft. Denn die plötzliche Zerklüftung der Ophiurenstrahlen in der Luft, der Crinoiden im warmen Wasser passt dazu ebensowenig wie die durch elektrische Reizung herbeigeführte wiederholte Theilung eines bereits autotomirten Stückes. Keinenfalls würde also hier ein Reflex mit Betheiligung des Centrum, sondern höchstens ein peripherer Reflex anzunehmen sein.

Wenn man aber von dieser Hypothese allein ausgehen wollte, dann erscheint es unverständlich, dass in vielen Fällen, namentlich bei Ophiuren, die Zerstörung der centralen Übergänge des Radialmarks in den Nervenring eine Erschwerung und Aufhebung der Selbstamputation bedingt, dass gerade in schwierigen Situationen, z. B. beim Hineinkriechen aus Luft in enge mit Seewasser gefüllte Gefäße, ein Radius central, wie nach kluger Berechnung, abgeschnürt wird, dass in fauliger Zersetzung befindliche, durch Schnitte, Stiche, Quetschungen, Ätzungen, Umschnürungen untauglich gemachte Strahlen oberhalb der schadhafte Stelle höchst zweckmäßig abgelöst werden u. dgl. m.

Das Auseinanderbrechen der *Comatula* im warmen Seewasser, im destillirten Wasser, die Autotomie der Asteriden, Ophiuren und Crinoiden nach starker circumscripiter Reizung einer Stelle eines Radius mag immerhin nur auf einer peripheren Reflexaction beruhen, obgleich dieselbe sehr schwer verständlich wäre; die energische Ablösung eines decimeterlangen *Luidia*-Strahles im Augenblick, da er die Flucht nach einer Reizung behindert, kann nicht wohl ohne Hinzuziehung des Centrums gedacht werden, ebenso die Spaltung der 7strahligen *Asterias tenuispina* in zwei Individuen von je 3 und 4 Radien.

Im letzteren Falle kann man sich kaum der Vorstellung verschließen, als wenn eine Art Uneinigkeit, z. B. in Betreff der Progressionsrichtung, die Ursache der Autotomie sei. Ein Theil der 7 Centromotorien »will« nach rechts oder nach oben, ein anderer nach links oder nach unten, und wenn keine Einigung erzielt wird, dann fällt eben das Thier auseinander und 4 Strahlen marschiren nach rechts, nach oben, 3 nach links, nach unten etc. Mehrere Monate später sind beide Stücke wieder 7strahlig und es lässt sich nicht angeben, wie oft eine *Asterias* eine solche Theilung und Neubildung erleben kann. Es ist denkbar, dass irgendwo auf dem Grunde des Meeres ein und derselbe Strahl einer *Asterias tenuispina*

seit Jahrhunderten in einförmigem Wechselspiel neue Strahlen ansetzt, ablöst, wieder ansetzt etc., bis ein Zufall ihn tödtet.

Die laienhafte Vorstellung, als wenn Seesterne durch Ablösung ihrer Radien einen Selbstmordversuch begingen, ist um so weniger discutabel, als thatsächlich gerade das Gegentheil einer Lebensverkürzung, nämlich unter günstigen äußeren Umständen eine erhebliche Lebensverlängerung durch eine wahre Verjüngung herbeigeführt wird. Denn je größere Dimensionen ein Seestern erreicht, um so schwerer ist es ihm, sich unversehrt zu erhalten, durch schnelle Flucht den Feinden im Meere zu entgehen und sich selbst genügende Nahrung zu verschaffen. Den sehr großen Asteriden, besonders der *Luidia*, muss es also vortheilhaft sein, in der Concurrenz um die wichtigsten Lebenserfordernisse sich gewissermaßen kleiner machen zu können durch Autotomie. Der vorübergehende Nachtheil, den der Verlust einer Anzahl von Saugfühlern mit sich bringt, wird durch die erstaunlich schnell vor sich gehende Regeneration der abgetrennten Strahlen und Spitzen bald wieder ausgeglichen, abgesehen davon, dass sehr häufig das Thier als Ganzes einzig der rechtzeitigen schleunigen Selbstamputation die Erhaltung seines Lebens dankt. Es handelt sich demnach vielleicht hier um eine uralte (paläophyletische) instinctive und sehr fest vererbte Schutzmaßregel.

Von dem an Asteriden ebenfalls oft zu beobachtenden Prolaps des Magens und Darmes kann dasselbe nicht behauptet werden.

Es giebt kaum eine Asteriden-Art, welche nicht dann und wann den leeren Magen ausstülpte und wieder einzöge. Fast macht diese Operation den Eindruck, als wenn der ganze Schlauch gründlich gewaschen werden sollte, aber weshalb manche, wie *Ophidiaster attenuatus* in Lebensgefahr, wenn man sie z. B. in der Luft auf den Rücken legt, wo sie rasch durch rapide Wasserabgabe zusammenschrumpfen, regelmäßig den vollen Magen mit den Anhängen und sogar oft noch Theile des Darmes aus besonderen, vorher nicht sichtbaren Spalten der Radien prolabiren lassen, ist nicht ersichtlich. Dabei muss noch zur Unterscheidung dieses Prolapses von dem obigen bemerkt werden, dass es mir trotz vieler Bemühungen nie gelang, die beim Eintrocknen eingetretene Magenausstülpung im frischen Seewasser rückgängig zu machen, wenn auch die normale Form, Erregbarkeit und Beweglichkeit sich wiederherstellten.

Auch *Chaetaster* wirft an der Luft den Magen aus. *O. ophidianus*, *Asterias tenuispina* und *glacialis*, sowie *Astropecten aurantiacus* habe

ich beim allmählichen Erwärmen des Seewassers, in welchem sie sich befanden, ebenfalls den Magen auswerfen sehen, ohne Wiedereinstülpung desselben. Es geschah zwischen 32 und 36°. Da über eine etwaige Regeneration der prolabirten Stücke des Verdauungsschlauches noch nichts bekannt ist, während sie bei Holothuriern constatirt wurde, so ist die Vermuthung, das Auswerfen des Magens sei, ähnlich der Autotomie, wenigstens in einzelnen Fällen einem Verjüngungsprocess gleich zu achten, noch keineswegs gerechtfertigt. Dass hungrige Seesterne den Magen ausstülpfen und einziehen, ist bekannt, aber daraus folgt nichts für die Erklärung des tödtlichen Magenauswerfens in den angeführten Fällen.

Über die Neubildung abgetrennter Theile.

Wiederholt ist die Regeneration der von Echinodermen durch Autotomie abgelösten Theile Gegenstand morphologischer Untersuchungen gewesen, ohne dass bis jetzt über diesen stark an das Wachstum der Pflanzen erinnernden Vorgang viel Licht verbreitet worden wäre. Nach den, wie KRUKENBERG hervorhebt, schon im vorigen Jahrhundert von BERNARD DE JUSSIEU und GUETTARD (1741), und in diesem von DUJARDIN und HUPE (1862) ausgeführten Versuchen ist ein einzelner Strahl im Stande, die ganze Centralscheibe nebst den übrigen vier Strahlen neu aus sich zu erzeugen. Wer etwa noch zweifeln sollte, dass es sich wirklich so verhält, braucht nur die von Prof. E. HAECKEL in seiner Abhandlung über »Die Kometenform der Seesterne« (in der Zeitschr. f. wissenschaftl. Zoologie, 30. Bd., Suppl. 1878) beschriebenen und genau nach der Natur abgebildeten, äußerst merkwürdigen Formen im zoologischen Museum zu Jena anzusehen, um sich zu überzeugen, dass sogar ein acentrisch, ohne das kleinste Stück der Scheibe abgelöster Strahl von der Bruchstelle aus die letztere mitsammt den vier übrigen Radien regeneriren kann.

In physiologischer Hinsicht ist diese Thatsache deshalb besonders beachtenswerth, weil nach meinen Erfahrungen (s. p. 230) dem centralen Nervenpentagon der Echinodermen, oder wenigstens den fünf Ecken desselben, von welchen das Radialmark seinen Anfang nimmt, in functioneller, und zwar namentlich coordinatorischer Beziehung ein höherer Rang zukommt, als dem Radialmark selbst, letzteres aber im vorliegenden Falle allein ausreicht zur Reproduction des Centralorgans. Somit ist hier eine Art der Neubildung in einem

einzigem Körper verwirklicht, wie sie sonst nur phylogenetisch über viele Generationen vertheilt angenommen wird. Denn dass bei Wirbeltieren zuerst das Rückenmark und dann erst das Gehirn, mit der gesteigerten Thätigkeit des ersteren, sich bildete, ist gewiss. Hier bildet sich aber innerhalb eines Jahres ein nervöses Centralorgan höherer Ordnung vollständig neu aus einem peripheren Theile niederer Ordnung.

Das physiologische Experiment hat sich dieser Frage, wie die Regeneration im Besonderen bei Asteriden zu Stande kommt, noch nicht bemächtigt, obgleich kaum eine der Species des Mittelmeeres unfähig wäre, abgetrennte Radien zu ergänzen. Vor Allem ist die häufige *Asterias tenuispina* geeignet, die Bedingungen der Regeneration kennen zu lehren. Meistens hat sie sieben Radien und wirft drei ab, die sich, wie erwähnt, wieder zu sieben ergänzen. Ich habe aber auch achtstrahlige Exemplare lebend beobachtet, welche fünf junge (kleine) und drei alte (große) Strahlen hatten, oder vier neue und vier alte. Auch neunstrahlige Individuen mit vier jungen und fünf alten Strahlen, sowie sechsstrahlige mit vier jungen und zwei alten Strahlen haben mir im unverletzten Zustande lebend vorgelegen, nachdem sie kurz vorher dem Golfe entnommen worden waren. Es sind mir aber keine Untersuchungen über die für die Regeneration günstigsten Bedingungen und über die physiologischen Verschiedenheiten der neugebildeten Theile von den alten, denen sie aufsitzen, bekannt geworden. In letzterer Beziehung sei jedoch eine an Ophiuren von mir beiläufig gemachte Beobachtung erwähnt, welche ein nicht geringes physiologisches Interesse hat.

Eine ganz frische *Ophiomyxa*, welche sich in 17 Secunden selbst wendete, mit einem in der Regeneration begriffenen Radius, fand ich an der neu angewachsenen zierlichen Radienspitze viel empfindlicher, als an anderen Theilen. Denn wenn ich sie ganz leicht mit der Pincette comprimirte oder nur berührte, zog sich sogleich der ganze Strahl, und nur dieser, energisch zurück, während die vier anderen Strahlen auf stärkeren Druck noch gar nicht reagirten. So groß war der Unterschied, dass er kaum auf die größere Dicke des alten Integumentes, im Vergleiche zum jungen, allein bezogen werden kann. Die Thatsache erinnert an die Empfindlichkeit vernarbender Wunden bei höheren Thieren.

Im Allgemeinen sind Ophiuren, wie es scheint, bezüglich der Regeneration abgelöster Strahlen insofern von den Asteriden verschieden, als bei ihnen ein ohne ein Stück der Centralseibe abgetrennter Radius außer Stande ist, erstere neu zu bilden, während

Asteriden es, wie HAECKEL bewies und ich mich auf das Bestimmteste an seinen Präparaten überzeugt habe, vermögen. Auch die sich sehr leicht regenerirende *Ophiactis virens* ersetzt nur ihre Radien, und zwar meistens nur die peripheren Theile derselben. Zwar geschieht dasselbe in der Mehrzahl der Fälle auch bei *Luidia*, *Asterias glacialis* und *Uraster*, aber letzterer, und namentlich *Asterias tenuispina*, können nachgewiesenermaßen die ganze Scheibe aus einem Radius neu bilden.

Hierin liegt wieder ein Beweis dafür, dass bei Ophiuren das nervöse Centrum eine erheblich höhere physiologische Dignität als bei Asteriden hat. Bei Ophiuren bedarf die Regeneration einer Strahlenspitze der Betheiligung des Centrum oder wenigstens eines Theiles desselben, bei *Uraster* nicht. *Luidia* bildet eine Art Übergang zwischen beiden in physiologischer Hinsicht. Deshalb wäre es interessant zu wissen, ob bei ihr ein Radius im Stande ist, nicht allein seine Spitze oder sich selbst von der Basis an ganz neu anzusetzen, sondern auch sein Centrum neu zu bilden, wie *Uraster rubens*.

Die functionelle Gleichwerthigkeit der Strahlen.

Wenn auch in morphologischer Beziehung, abgesehen etwa von der Lage der Madreporenplatte und der ungleichen Länge der Strahlen, ein Grund für die Bevorzugung eines derselben in irgend welcher Weise nicht vorliegt, so schien es mir doch nothwendig zu ermitteln, ob Seesterne bei ihren Locomotionen, namentlich Fluchtversuchen, mit einem Radius öfter als mit den anderen vorangehen, weil dann ein Radialmark mit seinem Centrum physiologisch entschieden höher stehen und ein Radius gleichsam die Führung der anderen übernehmen würde. Da aber viele Seesterne lange Zeit in geradliniger Richtung ohne Drehung um ihre Verticalachse fortzukriechen, so lässt sich, ebenso wie eine Majorisirung der 4 oder 5 oder 6 Radien durch den vordersten, ein coordinatorischer Majoritätsbeschluss annehmen.

Es könnte auch eine vollständige, sich von Fall zu Fall immer wieder herstellende Synergie oder Harmonie angenommen werden. Diese ist aber wegen der bei manchen Fluchtbewegungen schnell erfolgenden Autotomie eines Strahles sehr unwahrscheinlich.

Deshalb stellte ich viele Versuche an zur Prüfung der Frage, ob eine Majorisirung oder ein Majoritätsbeschluss — ich finde zur kurzen Bezeichnung keine besseren Ausdrücke — die Richtung der Fortbewegung bestimmt.

Um für alle Radien des völlig frischen und unversehrten Seesterns möglichst gleichartige Bedingungen und, ohne künstliche Reizung, die Nothwendigkeit einer Fluchtbewegung herbeizuführen, legte ich das Thier so auf eine kleine, oben halbkugelige hohle Glassäule im Behälter, dass die Scheibe mit den Basalthteilen der Radien in der Luft, die Radien selbst sich im Wasser befanden. Durch eine Luftblase im Inneren des sonst Wasser enthaltenden Glassäulchens ließ ich deren Kuppe wie eine Wasserwage sich genau horizontal stellen. Wegen seiner Luftscheu musste nun das Thier bald in das Wasser gehen, und es fragte sich: mit welchem Radius zuerst? in mehreren Proben und bei theils gleicher, theils wechselnder Orientirung. Um die Radien consequent zu bezeichnen, nenne ich den, der an seiner Basis links die Madreporenplatte hat, wenn die Spitze desselben vom Beschauer wegweist, 1, den rechts daneben 2, die rechts in der Richtung des Uhrzeigers weiter sich anschließenden 3, 4, 5, und (bei *Luidia*) 6, 7. Die Orientirung wurde vor der Probe geändert, indem ich den quadratischen Wasserspiegel stets in derselben Weise verwendete und den Radius 1 gegen eine seiner vier Seiten, die mit N, O, S, W bezeichnet waren, richtete.

Wenn nicht gerade die erste von diesen sehr zeitraubenden Versuchsreihen eine auffallende Bevorzugung eines Strahles beim Eintauchen ergeben hätte, würde ich sie nicht fortgesetzt haben und nicht für mittheilenswerth erachten. Es ist aber nothwendig, wenigstens einige Einzelsummen zusammenzustellen, um ein Urtheil zu gewinnen darüber, ob hier nur der Zufall gewaltet habe oder nicht.

Da öfters die Seesterne nicht mit einem Strahl, sondern gleichzeitig mit zwei benachbarten Strahlen in das Wasser gehen, so dass in einem solchen Versuch jeder nur zur Hälfte bei der »Führung« betheiligt ist, musste dieses durch die Bezeichnung » $\frac{1}{2}$ mal« für jeden von beiden ausgedrückt werden.

1) *Luidia*, 3 Exemplare *a*, *b*, *c*. 39 Proben mit *a*, 28 mit *b* und 8 mit *c* ergaben Folgendes:

Es ging vor der Radius	bei <i>a</i>	bei <i>b</i>	bei <i>c</i>	zusammen
1	$1\frac{1}{2}$	11	$2\frac{1}{2}$ mal	15 mal
2	$1\frac{1}{2}$	1	$3\frac{1}{2}$ -	6 -
3	$\frac{1}{2}$	3	2 -	$5\frac{1}{2}$ -
4	$2\frac{1}{2}$	2	0 -	$4\frac{1}{2}$ -
5	$13\frac{1}{2}$	3	0 -	$16\frac{1}{2}$ -
6	10	4	0 -	14 -
7	$9\frac{1}{2}$	4	0 -	$13\frac{1}{2}$ -
Zu erwarten war ca.	$5\frac{1}{2}$	4	ca. 1 mal	$10\frac{1}{2}$ mal

- 2)
- Astropecten bispinosus*
- . 6 Exemplare. 54 Versuche.

Es ging vor
Radius

1	16 $\frac{1}{2}$ mal	} statt je 10 bis 11 mal.
2	14 $\frac{1}{2}$ -	
3	4 -	
4	9 $\frac{1}{2}$ -	
5	9 $\frac{1}{2}$ -	

- 3)
- Astropecten pentacanthus*
- . 4 Exemplare. 50 Versuche.

Es ging vor
Radius

1	7 $\frac{1}{2}$ mal	} statt je 10 mal.
2	3 $\frac{1}{2}$ -	
3	7 -	
4	14 -	
5	18 -	

- 4)
- Astropecten aurantiacus*
- . 3 Exemplare. 56 Versuche.

Es ging vor
Radius

1	18 $\frac{1}{2}$ mal	} statt je 11 bis 12 mal.
2	8 -	
3	9 -	
4	12 $\frac{1}{2}$ -	
5	8 -	

- 5)
- Asterias glacialis*
- . 1 Exemplar. 25 Versuche.

Es ging vor
Radius

1	5 mal	} statt je 5 mal.
2	4 $\frac{1}{2}$ -	
3	5 -	
4	4 -	
5	5 $\frac{1}{2}$ -	

Ophiuren (*Ophiomyxa* und *Ophioderma*) zeigten ebensowenig eine entschiedene Bevorzugung eines Strahles, und bei *Ophioglypha* kann man schon durch Berührungen während der Ortsänderung sich leicht überzeugen, dass es gleichgültig ist, welches Strahlenpaar zum Stützen, welches zum Vorschieben benutzt wird.

Der einzige Fall, welcher es zweifelhaft erscheinen ließ, ob nicht bei Asteriden dennoch ein Strahl bevorzugt, gleichsam mit der Ober-

leitung betraut sei, war der eines *Astropecten pentacanthus*, welcher in 20 Proben 15 mal den vierten Strahl vorschob. Diese Beobachtung war für mich die Veranlassung, auch die anderen Versuche anzustellen.

Dass deren Resultat negativ ausgefallen ist, somit die physiologische Gleichwerthigkeit der Strahlen gleichstrahliger Seesterne, falls sie unversehrt sind, als im höchsten Grade wahrscheinlich angesehen werden kann, möchte kaum zu bezweifeln sein. Aus inneren Gründen überwiegt keines der 5 oder 7 nervösen Centren.

Von anderen Thatsachen, welche durch diese zeitraubenden Versuche ermittelt wurden, sind folgende von physiologischem Interesse.

Nicht selten scheinen die Thiere zu schwanken, mit welchem Radius sie vorgehen sollen. So ging ein *Ophidiaster attenuatus* zuerst mit Nr. 2 und 3 vor, dann mit 3 allein, wieder zurück und mit 5 schließlich definitiv vor.

Oft heben die Asteriden in der beschriebenen Stellung einzelne Strahlen vertical wie suchend in die Luft empor, ehe sie vorgehen, oft drehen sie sich um ihre verticale Achse und verändern dadurch die zuerst eingeschlagene Richtung. Die Drehung geschieht bald wie die des Uhrzeigers, bald umgekehrt. Doch kann natürlich daraus auf das Vorhandensein einer Willkür nicht geschlossen werden.

Auch die auffallend ungleiche Dauer der Latenzzeit, d. h. der Zeit vom Auflegen (so dass alle Strahlen eintauchen) bis zum entschiedenen Vorgehen einer Spitze, giebt noch keinen Beweis für eine Willkür. Diese Zeit wechselt bei einem Individuum zwischen wenigen Secunden und etwa einer Stunde. Zum Beispiel brauchte, um gleichsam den Entschluss zu fassen, aus der ungewohnten Lage in die natürliche im Wasser zurückzukehren:

- Ophidiaster attenuatus* 4, 5, 7, 8, 9, 43 Minuten,
- Astropecten bispinosus* 1 bis 39 Min. (in 37 Versuchen),
- *aurantiacus* 1 bis 12 Min. (meistens 2),
- *pentacanthus* 1 bis 40 Min. (meist 2 bis 6).

Im Allgemeinen wurden die sehr großen Latenzzeiten nach vielen vorhergegangenen Versuchen mit demselben Individuum beobachtet.

Nach Verstümmelung der Asteriden durch Abschneiden von 1, 2, 3 oder 4 Strahlen wurde häufig die Latenzzeit noch länger, und einstrahlige Asteriden gingen überhaupt nicht mehr jedes Mal in das Wasser, vermuthlich wegen zu weitgehender Schädigung durch die ausgedehnte Bloßlegung.

Ich stellte mehrere Versuche auch so an, dass die 5-strahligen Seesterne zwischen zwei dicht neben einander stehende flache Schalen

rittlings mit 2 Radienspitzen links, 2 rechts im Wasser und dem 5. vorn auf die Grenze gelegt wurden. Sie gehen dann nicht immer nach derselben Seite in das Wasser, brauchen 1 bis 60, meistens mehr als 10 Minuten, ehe sie sich aus der Luft in das Wasser begeben und können nicht einmal (p. 199) durch Entleerung einer Schale nach begonnener Locomotion in die andere zu gehen jedes Mal veranlasst werden. Dasselbe gilt für *Luidia*.

Da bei diesen Versuchen zu viele veränderliche Factoren mitwirken, habe ich sie nicht vervielfältigt. Dass es sich dabei nicht um einen einfachen Majoritätsbeschluss handelt, ist gewiss. Licht, die Dicke des Glases, kleine Rauigkeiten etc. können das Vorgehen bald des einen, bald des anderen Strahles bedingen.

Eine *Luidia*, welche rittlings auf eine Stange so über dem Wasser gesetzt wurde, dass links und rechts je 3 Strahlen in dasselbe tauchten und der 7., der längste von allen, oben auf der Stange lag, ließ letzteren auch bald auf der Seite der kürzeren Strahlen eintauchen, löste die Hälfte von einem der letzteren autotomisch ab und blieb so über eine Stunde hängen. Erst als ich eine Majorität von 5 zu 2 oder 6 zu 1 herstellte, durch Überlegen von 1 bis 2 Radien von rechts nach links oder umgekehrt, ließ sich das Thier geschickt hinabgleiten, mit dem letzten Radius förmlich wie mit einem Greifschwanz sich an der Stange haltend, so lange es möglich war (vgl. p. 200).

Die Abhängigkeit der Bewegungen von Sinneseindrücken.

Alle bisher erwähnten Bewegungsreize, chemische, thermische, elektrische Eingriffe, ebenso wie Berührungen, Stiche, Stöße, Schnitte, Quetschungen u. s. w. wurden ohne Rücksicht auf die Frage angewendet, ob Seesterne specifisch verschiedene Sinnesnerven besitzen. Ich will daher jetzt diese Frage auf Grund einiger Beobachtungen und Versuche erörtern.

a. Lichtsinn.

Dass einige Seesterne lichtempfindlich sind, vermuthete schon FRIEDRICH TIEDEMANN, nachdem er wahrgenommen hatte, wie sie sich im belichteten Theile eines halb bedeckten Behälters ansammelten und, nachdem er ihnen da das Licht entzogen, in den früheren nun unbedeckten und helleren Theil desselben zurückwanderten.

Da er aber nichts von Augen oder lichtempfindlichen Pigmentflecken wusste, so war er irrthümlicherweise anzunehmen geneigt, die Haut der Thiere sei lichtempfindlich.

Nachdem die an den Strahlenspitzen befindlichen Augen der Seesterne durch EHRENBURG und HAECKEL entdeckt und von letzterem ein stark lichtbrechender Körper, eine Art Linse in ihnen gefunden worden war, ließ sich erwarten, dass nach Exstirpation derselben die Thiere das Vermögen, Hell und Dunkel zu unterscheiden, verlieren würden.

VULPIAN schnitt zwar dem *Uraster* die augentragenden Strahlenspitzen ab, constatirte aber nur, dass dann die Selbstwendung ebenso vor sich ging, wie vorher.

ROMANES hingegen beobachtete die geblendeten Seesterne genauer und fand, dass dieselben nicht, wie die unversehrten, im helleren Theile ihres Behälters sich ansammeln. Den gewöhnlichen *Uraster* fand er im intacten Zustande, wie *Echinus*, sehr empfindlich für geringe Lichtstärken, die intacten Ophiuren (*brittle-stars*) unempfindlich gegen Licht. Isolirte Strahlen von *Uraster* sah er zum Lichte hinkriechen, desgleichen ganze Individuen, denen von ihren fünf Augen vier ausgeschnitten worden waren.

Diese Befunde gelten für den gewöhnlichen Seestern (*Uraster rubens*) der Britischen Küsten.

Ich habe ähnliche Versuche mit mehreren anderen Arten in Neapel angestellt und ebenfalls gefunden, dass *Asterias glacialis*, *Echinaster sepositus* und *Asterina gibbosa* sich stets innerhalb 24 Stunden, wenn sie in normalem Zustande sich befinden und sich selbst überlassen bleiben, an der heller belichteten Glaswand ihres Behälters ansammeln. Diejenigen Individuen der *Asterias glacialis*, welchen ich die Augen exstirpirte oder die die letzteren tragende Strahlenspitze amputirte, verharrten dagegen entweder auf dem Boden im dunkeln Theile des Aquarium oder kamen offenbar nur zufällig vereinzelt mit den anderen in hellere Stellen. Durch länger fortgesetzte tägliche Beobachtung habe ich diesen Unterschied sicher feststellen und die von ROMANES erhaltenen Resultate an den Asteriden des Mittelmeeres vollkommen bestätigen können.

Es ist dabei besonders beachtenswerth, dass sehr geringe Unterschiede in der Belichtung der Wände eines etwa einen Cubikmeter großen Behälters genügen, um eine Wanderung der meisten Asteriden (niemals der Ophiuren) von der weniger hellen Stelle zu der helleren zu veranlassen.

Versuche zur Prüfung des Farbensinnes hatten ein völlig negatives Resultat. Als ich eine große Anzahl kleiner Exemplare von *Asterina gibbosa* in einer flachen Schale auf ein Blatt weißes Papier

brachte, auf dem rothe, gelbe, grüne, blaue und schwarze vier-eckige Felder mit breiten weißen Zwischenräumen gleichmäßig vertheilt waren, fand ich nach mehreren Stunden fast jedes Mal alle Asterinen nur auf den weißen Stellen am Glase haftend oder am Rande, nicht aber an den farbigen Stellen. Hier war es also überhaupt nur der Unterschied von Licht und Dunkel, welcher die Ortsänderung bestimmte; denn die farbigen Felder hatten sämmtlich eine viel geringere Lichtstärke als das Weiß zwischen ihnen.

Trotz dieser — übrigens nicht zahlreichen — Versuche ist es nicht unwahrscheinlich, dass Licht verschiedener Wellenlänge ungleich auf Seesterne einwirkt. Es wäre wünschenswerth ultraroth (dunkle Wärme-) Strahlen und ultraviolette Strahlen für sich darauf hin zu prüfen.

Die photochemische Empfindlichkeit der Haut mancher Asteriden ist mir wiederholt aufgefallen. Der oben rothe *Palmipes membranaceus* bleibt nach dem Trocknen im Dunkeln roth und wird im diffusen Tageslichte bald weiß. Der gelbe *Chaetaster longipes* wird nach dem Trocknen im Tageslichte violett.

Lichtempfindliche Farbstoffe sind also vorhanden, und wenn auch diese mit dem Sehaect nichts zu thun haben, machen sie immerhin die Vermuthung wahrscheinlich, dass kurzwellige Lichtstrahlen auf manche Seesterne anders als langwellige einwirken. In großen Tiefen werden letztere jedenfalls nur wenig wirksam sein können, und es ist möglich, dass die Asteriden beim Aufsuchen der ihnen zusagenden Meerestiefe durch die Qualität und Quantität des Lichtes vermöge ihrer Ocellen mit geleitet werden. Nachgewiesen ist, dass die Richtung der Locomotion oft direct durch die Lichtempfindung bestimmt wird. Soviel beweisen die Versuche eindeutig. Also müssen die Asteriden spezifische licht-empfindliche Nerven besitzen, Sehnervenfasern, welche mit den Coordinationscentren in organischem Zusammenhang stehen.

b. Geschmacksinn.

Dass den Seesternen ein Geschmacksinn zukomme, folgerte TIEDEMANN aus ihrem Verhalten bei der Nahrungsaufnahme. Da sie beim Aufsuchen der Nahrung ihren Magen ausstülpen — jedoch nur wenn er leer ist — und die ihn berührenden Dinge zu prüfen scheinen, einige aufnehmen, andere nicht, so muss ihnen ein Unterscheidungsvermögen für verschiedene Stoffe zukommen.

Gewiss ist, dass schon die große Empfindlichkeit aller Seesterne

gegen Änderungen der Concentration und chemischen Zusammensetzung des Meerwassers, z. B. Zusatz von äußerst verdünnten Säuren, von Brunnenwasser, eine große Unterschiedsempfindlichkeit für nicht flüchtige chemisch differente Substanzen darthut, aber der Umstand, dass jeder beliebige Theil jedes See-, Schlangen- oder Haarsterns diese chemische Empfindlichkeit besitzt, macht die Annahme, dass es sich dabei um einen specifischen Geschmacksinn handle, unwahrscheinlich; unterscheiden doch auch höhere Thiere mit nackter Haut vermöge der sensorischen Hautnerven mancherlei chemische Reize.

Die Wahl der zur Ernährung tauglichen Thiere und Thiertheile wird jedenfalls viel mehr durch die Unterscheidung flüchtiger chemisch differenter Stoffe, d. h. durch einen Geruchsinn ermöglicht. Jedoch ist die Existenz specifischer Geschmacksnerven an der Mundöffnung nicht ausgeschlossen.

c. Geruchsinn.

Hungernde Seesterne (wahrscheinlich *Uraster rubens*) konnte ROMANES (1884) dadurch, dass er 1 bis 2 Zoll vom Ende eines ihrer Radian ein Stückchen einer Krabbe hielt, sich in jeder beliebigen Richtung bewegen lassen, indem er die Lockspeise stetig fortzog. So gelang es ihm auch die Richtung der Locomotion umzukehren, indem er den Köder nahe an die Spitze des gegenüberstehenden Strahles brachte. Daraus schließt ROMANES, dass die Seesterne einen wohl ausgebildeten Geruchsinn besitzen. Da auch Seesterne ohne Augen, mit amputirten Strahlenspitzen und immer weiter gekürzten Radian dem Futter nachgingen, so müsse der Sitz des Riechsinnes über die ganze Länge der Strahlen hin verbreitet sein, jedoch nur an der ventralen Fläche, da die Seesterne die Krabbenstücke öfters auf dem Rücken mit sich herumtrugen, auch oben gefirnisste, wie ungefirnisste dem Futter vor den Spitzen nachfolgten. Isolirte Radian verhielten sich in dieser Hinsicht wie das ganze Thier. Wurde aber der centrale Nervenring zwischen je zwei Radian durchtrennt, dann folgte das Thier der Nahrung nicht mehr so präcise wegen Beeinträchtigung der Coordination.

Ich habe ähnliche Versuche an anderen Arten angestellt und, wie sich erwarten ließ, ganz constante Resultate nicht erhalten. Einige Individuen der *Asterias glacialis* und des *Astropecten pentacanthus* krochen fort von den noch ganz frischen Krabbenstückchen, welche den charakteristischen Geruch hatten. Mehrere Individuen von *Astropecten aurantiacus* und *bispinosus* blieben unbewegt in

nächster Nähe der Lockspeise; *Luidia* desgleichen. Wahrscheinlich waren alle diese Thiere gesättigt. Zu meiner Verwunderung aber kam eine mittelgroße *Ophioderma* aus mehr als sechs Zoll Entfernung herangeeilt und fiel förmlich über das anderen Thieren dargebotene Krabbenbein her. Als ich es fortnahm und anders placirte, kam dasselbe Thier aus drei Zoll Entfernung herbei und schlang einen Radius wie eine Schlange um das Stück. Nachdem dieses zum zweiten Mal fortgenommen worden, formte es den »Arm« zum Haken und langte sich mit ihm das Krabbenfragment, welches damit zur Mundöffnung gebracht wurde, ähnlich wie von einem *Octopus*.

Auch eine große *Asterias glacialis*, der ich ein Krabbenstück an eine Ambulacralfurche setzte, führte dasselbe mit dem berührten Radius, diesen wie ein Elephant seinen Rüssel biegend, geradezu in den Mund, drückte dann, die umgekehrte Tulpenform annehmend das ganze Stück mit den Basalansätzen aller fünf Strahlen in den Magen, sog es aus und stieß die hartschaligen Stücke aus. Ehe jedoch dieses — am folgenden Tage — zu Stande gebracht war, bemächtigte sich das Thier eines neuen Crustaceenstückes ebenso.

Ein merkwürdiges Schauspiel gewährt auch die langstrahlige ungemein geschickte *Ophiomyxa* beim Ergreifen der schon vorher — ohne Zweifel durch den Geruch — erkannten Nahrung. Kleine todte Fische umspannt und umschlingt sie und führt dieselben dann, wie *Ophioderma*, an den Mund. Andere ähnlich gestaltete Gegenstände werden zwar auch so berührt, umspannt und bewegt, z. B. kleine Stücke einer Glasröhre, Radian lebender Seesterne, aber schnell wieder losgelassen, wenn sie sich nicht zur Nahrung eignen. Also ist wahrscheinlich der Tastsinn nicht weniger wichtig zur Unterscheidung des zur Einführung in den Magen Tauglichen und Untauglichen, wie der Geruchsinn. In Bezug auf letzteren ist es überhaupt schwer zu sagen, ob die im Wasser aufgelösten Gase durch andere Nervenenden, als die chemisch differente, im Wasser aufgelöste feste und flüssige Stoffe unterscheidenden, percipirt werden. Es könnten auch, gerade bei den Krabben- und Fischfragmenten, die sich um sie herum im Wasser vertheilenden, z. Th. sichtbaren, festen Theilchen der zerrissenen Gewebe und die Gewebssäfte selbst sein, welche noch in einer Entfernung von mehreren Zoll die Erkennung der Nahrung möglich machten.

Jedenfalls ist nicht bewiesen, dass der vorausgesetzte Geruchsinn an allen Theilen der ventralen Seite der Asteriden seinen Sitz habe. Denn wenn auch isolirte Strahlen durch Krab-

benstücke angelockt wurden, so ist nicht gesagt, dass ihnen gar nichts vom Magen oder der Mundöffnung verblieb. Ophiuren können nach meinen Versuchen unzweifelhaft riechen und zwar muss sich bei ihnen das Geruchsorgan in der Nähe des Mundes befinden.

Ist einmal von einem unversehrten Seestern mit leerem Magen passende Nahrung durch den Geruch, den noch problematischen Geschmack und den Tastsinn, oder alle drei Sinne zusammen, gefunden worden, dann pflegt er, mit ungeheurer Gier, so viel wie möglich an den Mund zu bringen, und so schnell wie möglich die Einführung in den Magen zu bewerkstelligen.

Einmal sah ich, wie eine kleine *Asterias glacialis* nicht weniger als fünf verschiedene Stücke, die ich um sie herum ganz getrennt auf den Boden des Behälters gelegt hatte, nämlich einen Fischkopf, einen Fischschwanz, einen halben Fisch, einen ganzen todten Fisch, und einen noch zuckenden halb zerquetschten *Amphioxus*, schnell nach einander, mit ihren Ambulacralfüßchen sich daran fest heftend, an sich nahm, gegen die Mundöffnung hin transportirte (durch das Spiel der Füßchen) und dann aussog und, so weit es anging, in den Magen drückte. Die Gefräßigkeit ist also groß, und der Schaden, welchen die sehr zahlreichen Asteriden der Fischerei zufügen, jedenfalls ein erheblicher.

Hat einmal ein Seestern seine Beute halb verschlungen, so lässt er sie nicht einmal dann fahren, wenn man ihn umwendet. Er pausirt nur, bis er sich in die gewohnte Lage zurückversetzt hat, und frisst dann ruhig weiter.

Endlich liefert noch folgende Beobachtung einen guten Beweis für den festen Zusammenhang zwischen den auf die Nahrungsaufnahme bezüglichen Sinneseindrücken und den entsprechenden Bewegungen.

Wenn eine *Asterias glacialis* schnell nach einander mehrere Fisch-, Krabben-, Mollusken-Stücke an sich genommen hat, um sie der Reihe nach auszusaugen oder ganz in den Magen einzuführen, dann hält sie mit vielen Ambulacralfüßchen die nicht im Augenblick in der Mundöffnung oder dicht an derselben befindlichen Stücke fest, und dabei kann sogar z. B. die linke Füßchenreihe eines Strahles und die rechte des Nachbarstrahles sich über dem Objecte kreuzen, so dass dieses nun von zwei Strahlen sehr fest gehalten wird. Ist das Object schmal genug, etwa ein *Amphioxus*, so wird es auch öfters in der sich verengernden Ambulacralfurche festgehalten, bis der Mund wieder frei ist, und dann dahin gerückt. Hierauf steigt *Asterias*

nicht selten, vielleicht um ungestört den Aussaugungsprocess zu beendigen, an der verticalen Glaswand des Behälters empor und drückt die Beute gegen dieselbe. In dieser Weise zerquetscht *Asterias glacialis* auch Seeigel und Ophioglyphen und verschlingt sie nicht weniger gierig als große Stücke von Fischen, Crustaceen, ja sogar von *Asterias tenuispina*, *Astropecten bispinosus*, von *Luidia*-Radien und *Ophioderma*-Scheiben. Ich sah, wie *Asterias glacialis* auch bereits in Fäulnis übergegangene *Ophioglyph*a-Scheiben verzehrte und große Bivalven angriff.

Übrigens sollen diese beiläufigen Beobachtungen und Experimente mehr zur methodischen Untersuchung der Sinnesthätigkeit der Asteriden und Ophiuren anregen, als neue Thatsachen beweisen. Es wäre zweckmäßig, dabei von der Nahrungsaufnahme auszugehen, weil hierbei das Unterscheidungsvermögen sich unmittelbar dem aufmerksamen Beobachter zu erkennen giebt.

Die erwähnten, zum Theil sehr complicirten und erblichen Bewegungen lassen es nicht mehr zweifelhaft erscheinen, dass wenigstens im Zustande der Inanition eine große Erregbarkeit spezifischer Geruchsnerven und eine feste Verbindung der letzteren mit coordinirenden Centren vorhanden sein muss. Denn gewisse Geruchseindrücke veranlassen eine schnelle geradlinige Ortsänderung des ganzen Thieres nach der Stelle hin, von wo sie herkommen.

d) Tastsinn.

Die feine Ausbildung des Tastsinnes bei den Seesternen, Ophiuren und Crinoiden findet fast auf jeder Seite dieser Abhandlung Belege. Auch sind die schon beschriebenen Bewegungen mannigfaltigster Art zum weitaus größten Theile durch periphere Erregung von Tastnerven (theils vom dorsalen Integument aus, theils von den Saugfüßchen her) veranlasst. Es bedarf also keiner besonderen Beweise mehr für die hochgradige Sensibilität.

Hingegen ist bezüglich des Zusammenhangs reflectorischer Muskelcontractionen mit ausgedehnten peripheren Hautnervenerregungen noch einer merkwürdigen Thatsache zu gedenken, welche ich aber nicht näher untersucht, wenn auch oft constatirt habe.

Es stellte sich nämlich heraus, dass unsanftes Anfassen größerer Ophiuren, auch Streichen und Fallenlassen derselben (in der Luft auf den Tisch oder Fußboden) sehr oft eine wahre Starre zur Folge hatte, welche mehrere Minuten anhalten und im Seewasser, wie in der Luft, durch eine abnorme Stellung der dabei oft gerade ausge-

streckten Strahlen und eine allgemeine Bewegungslosigkeit der Thiere sich zu erkennen geben kann. Auch einzelne Radien der *Ophiomyxa* und *Ophioderma* gerathen, wie durch Schock, beim Anfassen manchmal in diesen Spasmus, von dem ich nicht zu sagen weiß, ob er tetanisch sei oder nicht. Die Erscheinungen, welche ich nach starker tetanisirender elektrischer Reizung der Luidien und Ophiuren, auch der *Asterias glacialis*, sah, sind nicht so prägnant, die tetanoiden Contractionen von Seesternstrahlen, welche ROMANES nach Durchschneidung des Radialmarks oder völliger Abtrennung der Radien wahrnahm, offenbar verwandt, aber alle diese sonderbaren Verkrümmungen und Streckungen einzelner oder aller Radien nach starken Eingriffen, wie ihr Starrwerden, so wenig constant, dass sie vorderhand noch ganz räthselhaft bleiben. Bisweilen, wenn ich es am wenigsten beabsichtigte, wurde die frischeste *Ophiomyxa* beim Anfassen hart und unbeweglich und andere Male, wenn ich vermeinte, sie eben so zu berühren, um die Schreckstarre zu erzielen, blieb sie weich und beweglich. Wahrscheinlich handelt es sich hierbei um eine reflectorische allgemeine Muskelzusammenziehung, welche einer Contractur gleichen kann, aber nur bei großer Erregbarkeit eintritt.

Einige Schlussfolgerungen.

Nachdem ich den größten Theil meiner Beobachtungen und Versuche an Asteriden, Ophiuren und Crinoiden vorstehend möglichst klar und kurz darzustellen versucht habe, wäre es vielleicht zweckmäßig, die aus ihnen zu ziehenden allgemeinen physiologischen und psychologischen Schlussfolgerungen in eingehender Analyse hier anzufügen. Aus zwei Gründen muss ich es mir jedoch versagen, an dieser Stelle eine derartige theoretische Untersuchung vorzutragen. Erstens bedarf es dazu sehr umfassender Darlegungen der gegenwärtig herrschenden Ansichten über fundamentale psychologische Begriffe, wie z. B. Instinct, sowie einer Kritik der Hypothesen, was beides hier nicht am Platze wäre, zweitens fehlt es noch zu sehr an physiologischem Material zur Vergleichung der Thatsachen.

Eine ähnliche Untersuchung der Bewegungserscheinungen, wie ich sie an Seesternen ausführte, wäre zunächst an anderen Echinodermen durchzuführen, z. B. an Holothuriern, wozu bereits durch die wichtige Arbeit von ROMANES und EWART über die Echiniden (s. oben p. 33) der Grund gelegt ist und welche in der Zoologischen Station zu Neapel sich auf eine größere Anzahl von Arten, als im Norden, würde er-

strecken können. Gerade von hier aus erwartet die vergleichende Physiologie und die experimentelle Psychologie die wesentlichste Förderung.

Wer aufmerksam meinen obigen Auseinandersetzungen gefolgt ist, wird übrigens auch ohne einen ausführlichen theoretischen Anhang erkannt haben, worauf ich am meisten Werth lege. Es ist in erster Linie der Nachweis, dass die Strahlthiere, wenigstens die Asteriden, Ophiuren und Crinoiden, eine ganze Reihe von Bewegungen ausführen, welche nicht rein reflectorischer Natur sein können, sondern eine gewisse Intelligenz voraussetzen lassen, während bis jetzt ausdrücklich hervorgehoben wurde, andere als Reflexbewegungen seien bei Echinodermen nicht zur Beobachtung gekommen.

Ferner habe ich gezeigt, dass die centralen und peripheren Abschnitte des Nervensystems functionell ungleichwerthig sind, während man bisher alle Theile für gleichwerthig ansah.

Sodann gelang es zu beweisen, dass ein einzelner Seesternstrahl um so höherer Leistungen fähig ist, je mehr von seinem centralen Nervenring ihm belassen wird.

Endlich konnte eine völlig mit den Thatfachen stimmende Formel für die Bewegungen, die Retraction und Extension der Saugfühler, aufgestellt werden, ein *Ambulacralgesetz*, durch dessen Kenntniss man im Stande ist vorherzusagen, wie sich ein beliebiger Seestern nach starker und schwacher, centraler und peripherer, dorsaler und ventraler mechanischer, chemischer, elektrischer und thermischer Reizung mit seinen Pedicellen verhalten wird, wann und wie die Reizwirkung irradiirt, wann nicht.

Wenn diese und andere Regeln und Specialthatfachen nur die Physiologie der Echinodermen betreffen, sogar nur die eines Theiles derselben, so beziehen sich dagegen die bei der Feststellung dieser und mehrerer anderer vorstehend mitgetheilte neuer Thatfachen angewandten Methoden auf die Untersuchung pelagischer Thiere überhaupt. Und in dieser Hinsicht möchte ich hervorheben, dass z. B. die Art, wie ich große Seesterne unter Wasser reizte und schwebend hielt, um u. a. zu ermitteln, ob sie auch unter diesen Umständen sich umwenden, falls die Ventralseite oben hin versetzt wurde, auf sehr viele andere physiologisch wichtige Seethiere angewendet werden kann.

Überhaupt ist das Problem der Selbstwendung für sich allein schon in mehr als einer Hinsicht werth, an anderen Thiergruppen experimentell eingehend studirt zu werden. Einstweilen habe ich

bestimmt nachgewiesen, dass Seesterne schwebend, ohne neue periphere Reize, aus inneren Gründen zur gewohnten Haltung (mit den Pedicellen nach unten) zurückkehren, wenn sie daran nicht gewaltsam gehindert werden.

Ebenfalls einer vergleichenden Untersuchung dringend bedürftig ist das Verhalten der verschiedensten pelagischen Thiere gegen anderes als Seewasser, z. B. Regen- und Brunnenwasser und gegen wärmeres und kälteres Seewasser als sie gewohnt sind.

Sehr viel versprechen auch Vergiftungsversuche an Seethieren, welche z. B. gegen Nicotin, wie die Seesterne, eine außerordentliche Empfindlichkeit zeigen.

Aber ebenso wichtig für die Erforschung des Zusammenhanges der physischen und psychischen Functionen sind lange fortgesetzte Beobachtungen der unversehrten Thiere. Im Aquarium zu Neapel könnte man in einigen Monaten auf diesem Wege allein mehr Neues finden zum Beweise der psychischen Leistungen des Nervensystems sogenannter niederer Thiere, als in ebensoviel Jahren im Nordischen Binnenlande. Ich erinnere in dieser Hinsicht nur an die beschriebenen verschiedenartigen Abwehr- und Flucht-Bewegungen vieler Asteriden und Ophiuren.

Zur Beobachtung lebender Seesterne im durchfallenden Licht empfehle ich das von mir zur Beobachtung des Vogelembryo im intacten Ei verwendete Embryoskop. Die von der Neapolitanischen Sonne durchleuchteten Thiere gewähren durch die Pracht ihrer Erscheinung einen wahren intellectuellen Genuss und eine große Erleichterung bei der Untersuchung im lebenden Zustande, auch in morphologischer Hinsicht.

Ist es erlaubt, zum Schlusse diejenigen Anforderungen zu nennen, welche durch die wichtigeren Ergebnisse der vorstehenden Untersuchungen von Seiten der Physiologie an künftige genauere morphologische Detailforschungen zu stellen sind, so würde ich vor Allem den Nachweis getrennter motorischer und sensorischer Bahnen im Radialmark und im peristomalen Nervenring verlangen, welcher letzteren nur zu sehen sogar einem JOHANNES MÜLLER nicht glückte. Diese Trennung im radialen und centralen Nervensystem muss vorhanden sein, und es müssen die in beiden nachgewiesenen zahlreichen kleinen Ganglienzellen in jedem Querschnitt zum Theil motorisch, zum Theil sensorisch sein, da es Reflexe auch sehr dünner reservirter Scheiben der Asteridenstrahlen giebt, welche ohne irgend welche Theiligung der Centralscheibe ablaufen. Folglich wird die morpho-

logische Untersuchung den Reflexbogen aufzudecken haben, nämlich für die reflectorische Retraction der Saugfüßler:

- 1) sensorische Nervenfasern von den Pedicellen in sensorische Ganglienzellen des Radialmarks,
 - 2) Verbindungsfasern zwischen diesen und benachbarten motorischen Ganglienzellen,
 - 3) motorische Fasern von letzteren in die Muskelfasern der Pedicellen,
 - 4) sensorische Nervenfasern vom dorsalen Integument in sensorische Ganglienzellen des Radialmarks,
 - 5) Verbindungsfasern zwischen letzteren und den motorischen Ganglienzellen des Marks;
- und für die reflectorische Extension:

- 6) sensorische Nervenfasern von der Rückenhaut in andere sensorische Ganglienzellen des Radialmarks,
- 7) Verbindungsfasern von diesen zu motorischen Ganglienzellen,
- 8) motorische Nervenfasern von diesen in die Wand der Ampullen, da dorsale Reizung nach der vorübergehenden Retraction der Pedicellen unmittelbar unter der Reizstelle eine Extension derselben (durch Entleerung der Ampullen) bewirkt.

Auch die Musculatur der Saugfüßchen und Ampullen selbst bedarf noch eingehender mikroskopischer Untersuchung, ehe die physiologische Mechanik ihrer antagonistischen Wirkungsweise (s. oben p. 35) als gesichert angesehen werden kann.

Ferner muss es als wahrscheinlich bezeichnet werden, dass — trotz der beiläufigen negativen Befunde von HAMANN u. A. — das centrale Nervenfünfleck an seinen Ecken, da wo das Radialmark entspringt, eine andere Beschaffenheit hat, als in den Commissuren, sei es auch nur, dass daselbst mehr Ganglienzellen vorhanden seien. Denn diese Stellen sind physiologisch ausgezeichnet, der Sitz höherer psychischer Functionen, als das Radialmark.

Wenn das lateinische Ψ symbolisch den Zusammenhang des Radialmarks mit dem Centrum andeutet, so dass die beiden Schenkel links und rechts zwei centrale Commissuren bezeichnen (die jedoch ebenfalls viele Ganglienzellen enthalten) und der Fuß den Beginn des Radialmarks, so entspricht der Vereinigungspunkt der drei Linien der wichtigsten Stelle des ganzen Nervensystems der Asteriden und Ophiuren. Alle coordinirte Bewegung hört auf, wenn sie durchstochen wird, und der mit ihr isolirte Strahl ist leistungsfähiger, als der acentrische, der mit zwei solchen Stellen isolirte (bicentrische)

Strahl leistet noch mehr u.s.w. (s. oben p. 100), folglich ist eine complicirtere Structur dieser Vereinigungsstellen von drei Nervensträngen gemischter Natur wahrscheinlich.

Bezüglich der Sinnesthätigkeit ist hervorzuheben, dass außer den Hautnerven und Sehnerven, oder wenigstens Lichtempfindungsnerven (bei mehreren Asteriden, nicht aber Ophiuren), noch kein specifischer Sinnesnerv bei Seesternen direct nachgewiesen wurde. Es ist aber sehr wahrscheinlich, dass sie schmecken und sicher, dass sie riechen können. Man könnte nun folgern: Entweder haben sie also specifische Schmeck- und Riech-Nerven, von denen die ersteren im Magen und am Schlunde und Munde, die letzteren vielleicht ebenda endigen würden, oder die ganze ventrale Seite, die Ambulacralfurchen- und Saugfühleroberfläche ist Schmeck- und Riech-Fläche, d. h. die nachgewiesenen sensibeln Nerven daselbst, welche, wie ich zeigte, auch für sehr geringe Differenzen der chemischen Beschaffenheit des umgebenden Wassers ungemein empfindlich sind, wären zugleich die Vermittler von Geruchs- und Geschmacks-Empfindungen.

In diesem Falle wären die Nervenfasern der Pedicellen noch nicht zu specifischen Sinnesnerven differenzirt (sie reagiren auf Berührung, Erwärmung und einige chemische Reize in der That in ähnlicher Weise wie auf elektrische); daraus würde folgen, dass auch die Empfindungen fast dieselben wären, also nicht Empfindungen chemischer Differenzen.

Diese Folgerung kann aber nicht richtig sein, weil die Nahrung von Asteriden und Ophiuren in einer Entfernung von mehreren Centimetern erkannt und unterschieden wird, somit eine specifische Energie, verschieden von der der Temperatur und Druck empfindenden Nerven, da sein muss. Die Histologie wird demnach specifische Nerven für chemische Differenzen mit besonderen Endapparaten nachzuweisen haben.

Wenn auch die Geruchsreize ausschließlich durch die im Wasser diffundirten flüchtigen Stoffe (Gase), dagegen die Geschmacksreize ausschließlich durch die im Wasser aufgelösten festen und tropfbarflüssigen chemischen Verbindungen zu Stande kommen, so wäre deshalb eine Trennung der gesuchten Endapparate in zwei Classen bei Asteriden noch nicht erforderlich, weil es in beiden Fällen sich um chemische Reizung handelt.

Auch werden vermuthlich alle Schallreize nur als Erschütterungen empfunden. Ich habe wenigstens trotz vieler Versuche nicht

den geringsten Anhaltspunkt für das Vorhandensein von Schallempfindungen bei Asteriden, Ophiuren und Crinoiden gewonnen.

Was schließlich die räthselhafte Synergie oder Harmonie der fünf, sechs, sieben oder noch zahlreicheren Strahlen betrifft, die einheitliche Directive der Bewegungen, welche man auch als »Consensus« bezeichnet hat, so ist durch die Thatsache der entschiedenen, unter Umständen sogar schleunigen, geradlinigen Locomotion allein schon, viel mehr aber durch die akrobatischen Leistungen und völlig coordinirten Fluchtbewegungen gefangener Seesterne bewiesen, dass trotz des fünffachen (vielfachen) sehr fein differenzirten Nervensystems ein einziger Impuls, ein Centromotorium in jedem Augenblick allein die Bewegungen der Ambulacralfüßchen, ihre Retraction und Extension, die Ebene ihrer Pendelbewegungen und deren Änderungen bestimmt.

Es wäre jedoch nicht allein überflüssig, sondern auch unzulässig, anzunehmen, dass deshalb eine permanente Oberleitung, eine gleichsam über den fünf Einzelseelen schwebende Centralseele existire. Vielmehr entspricht es allen bekannten Thatsachen vorauszusetzen, dass je nach den Umständen in dem einen Augenblick die eine, in dem folgenden die andere centrale Nervenregung die Oberhand habe, weil bald von jener, bald von dieser Seite periphere Reize einwirken und wechselnde Bewegungen nach verschiedenen Richtungen veranlassen.

Ein Gleichnis wird diese Vorstellungsweise verdeutlichen. Man denke sich fünf gute Jagdhunde von gleichem Alter, gleicher Muskel- und Willenskraft und auch sonst von möglichst ähnlicher Constitution durch ein Seil ohne Ende in gleichen Abständen nahe an einander gebunden, so werden diese fünf Individuen ganz sich selbst überlassen, ohne jede Oberleitung, dennoch viele coordinirte, associirte, synergische, harmonische Bewegungen ausführen, welche doch einer einheitlichen Willensbestimmung entsprungen zu sein den Anschein haben. Sind z. B. alle fünf Thiere hungrig und sehen einige Fleisch vor sich, welches vielleicht auch die anderen, ohne es zu sehen, wittern, dann werden alle zugleich in der Richtung auf die begehrte Nahrung hin laufen. Oder man bringe ein lebendes Rebhuhn in ihre Nähe: sofort werden alle fünf ihre Bewegungen einstellen und wie angewurzelt gleichzeitig stehen bleiben. Wirft man die Fünflinge in einen Teich, so werden sie gleichzeitig schwimmend das Ufer zu erreichen suchen. Verhindert man sie durch allerlei Geräusche und andere Reize am Einschlafen, so werden alle fünf nach-

her zugleich einschlafen u.s.w. Wie die Siamesischen Zwillinge werden diese zusammengekoppelten Hunde in sehr vielen Fällen scheinbar nur einen Willen haben; in Wirklichkeit aber hat jeder seinen eigenen und bald ist der eine, bald der andere der dirigierende, je nach den Eindrücken der Außenwelt. Unvermeidlich sind dabei selbstverständlich Conflicte zwischen zwei und drei, einem und vier Willen, d. h. Erregungsinterferenzen der Coordinationscentren. Wenn dann — etwa wegen der augenblicklichen Schwäche des bei Stim-mengleichheit zur Entscheidung erforderlichen Willens — eine Majorität nicht zu Stande kommt, kann die Locomotion ausbleiben. Bei Seesternen könnte in diesem Falle eine Trennung (besonders bei *Asterias tenuispina*), ein wahres Auseinanderfalleneintreten (Autotomie). Kurz, ich brauche das Bild nicht weiter auszuführen, um die Vorstellung von der fünffachen (6-, 7-, n -fachen) Psyche der Asteriden plausibel zu machen. Nachdem einmal nachgewiesen worden, dass ihnen eine gewisse Intelligenz zukommt (da sie sich an vorher nie erlebte Verhältnisse anpassen lernen und aus schwierigen Situationen in der zweckmäßigsten Weise befreien), muss man ihnen auch das Vermögen zu wählen, d. h. einen Willen, zuerkennen. Somit kommen die fundamentalen Attribute dessen, was gewöhnlich Seelenthätigkeit genannt wird, Empfindung, Wille und Verstand, den Asteriden und Ophiuren zu. Aber sie bieten die Eigenthümlichkeit dar, dass ihre Seele fünffach (siebenfach u.s.w.) ist, fünf gleichartige Substrate hat, die mit einander in fester organischer Verbindung stehen.

Nur so lange dieses nervöse Substrat unversehrt ist, kann die psychische Thätigkeit sich coordinirend harmonisch bethätigen.

Erklärung der Abbildungen.

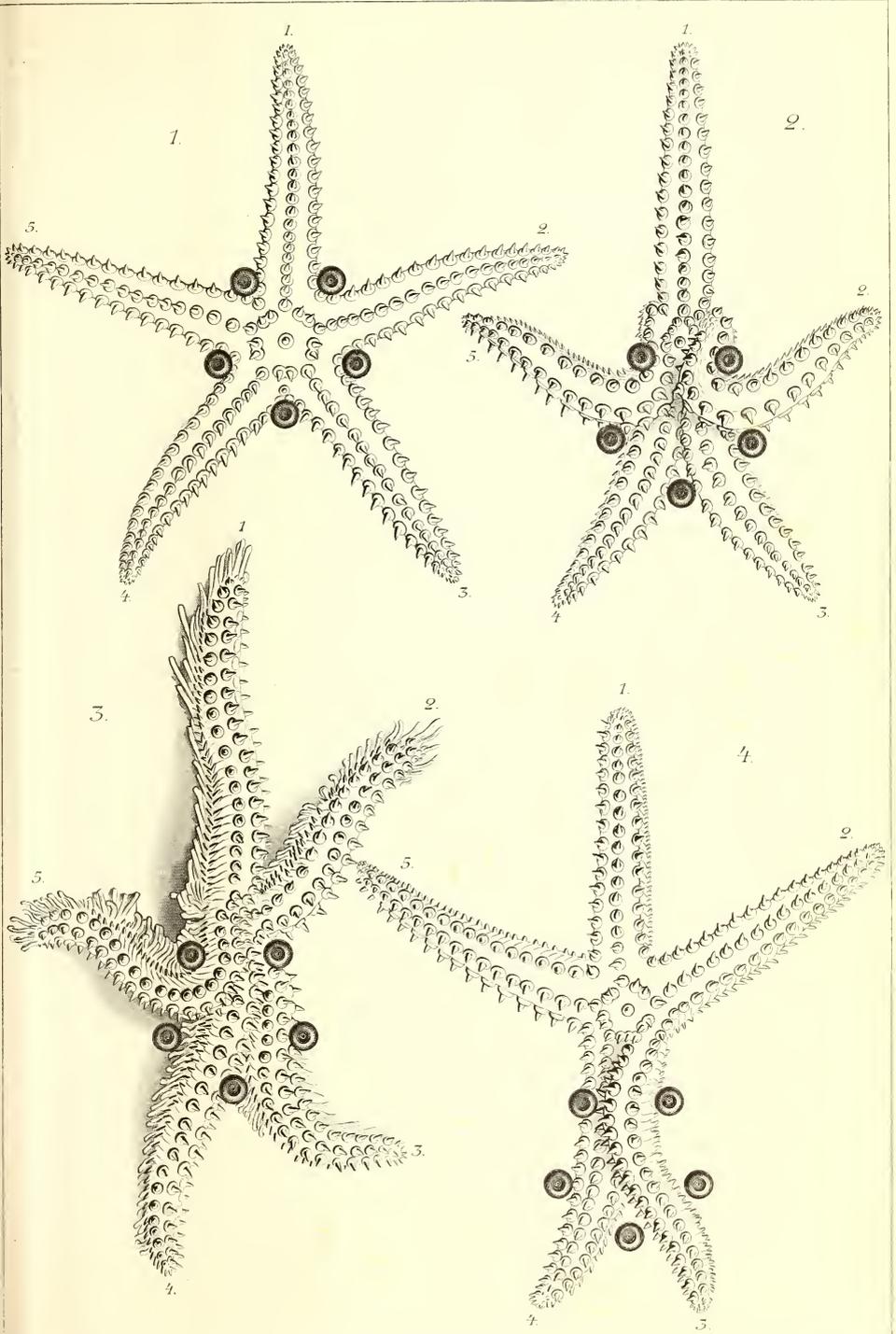
Tafel 7.

Fig. 28. Interradial mit Nadeln gefangene *Asterias*.

Fig. 29. Erstes Stadium der Befreiung.

Fig. 30. Zweites Stadium der Befreiung.

Fig. 31. Drittes und letztes Stadium derselben.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Mitteilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel](#)

Jahr/Year: 1886/87

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Preyer William

Artikel/Article: [Über die Bewegungen der Seesterne. Eine vergleichend physiologisch-psychologische Untersuchung. 191-233](#)