

Zur Kenntnis der Symbiose von *Eupagurus* mit *Adamsia palliata*.

Von

Dr. C. SCHÄFFER.

Mit 1 Tafel.

Einen Teil meines einmonatlichen Aufenthalts an der Zoologischen Station in Neapel (im Mai des Jahres 1906), für den mir der Arbeitsplatz des Hamburgischen Staates zur Verfügung gestellt war, habe ich benutzt, um mich über Bau und Lebensweise der Paguriden, besonders über die seit langem bekannte Symbiose mit gewissen Coelenteraten eingehender zu unterrichten. Mein Hauptaugenmerk richtete ich auf die Symbiose der *Adamsia palliata* BOHADSCH mit *Eupagurus Prideauxi* (LEACH) und *Eupagurus excavatus* (HBST.) [= *Eupagurus meticulous* (ROUX)]¹⁾, die im Golfe von Neapel so häufig ist. Mit diesem Zusammenleben haben sich schon so viele Autoren beschäftigt, daß es vermessen erscheint, zu dem in der Literatur bereits niedergelegten Material noch irgend etwas Wesentliches hinzufügen zu wollen. Ich glaube aber, zeigen zu können, daß selbst die besten bisherigen Darstellungen noch ergänzungsbedürftig sind. In der Mehrzahl der neueren referierenden Schilderungen sind sogar so viele wichtige Punkte übersehen worden, daß man vielfach ein ganz unzulängliches Bild dieser »klassischen« Symbiose erhält.

¹⁾ Über diesen Gegenstand habe ich schon in einem am 7. Novbr. 1906 im Naturwissenschaftlichen Verein zu Hamburg gehaltenen Vortrage kurz berichtet. Der vorliegende Aufsatz enthält die ausführliche Begründung für das damals Vorgetragene.

Zuerst seien im folgenden diejenigen Werke und Aufsätze zusammengestellt, welche weiterhin zitiert werden. Es sind:

ANDRES, ANGELO, Die Actinien. In: Fauna und Flora des Golfes von Neapel. IX. 1884.

AURIVILLIUS, CARL W. S., Über Symbiose als Grund accessorischer Bildungen bei marinen Gastropodengehäusen. In: Kongl. Svenska Akad. Handl. 24. Bd. No. 9. 1891.

DELAGE, YVES, et HÉROUARD, EDGARD, Traité de zoologie concrète. Tome II. 2me Partie. Paris 1901.

EISIG, Zum Verständnis des Kommensalismus der Einsiedlerkrebse und Seeanemonen. Das Ausland. 1882. p. 681.

FORBES, EDW., On the British Actiniadae. In: Ann. and Mag. of Nat. Hist. vol. V. 1840. p. 180.

GOSSE, PHILIP HENRY, On the nature of the sub-basal membrane of *Adamsia palliata*. In: Ann. and Mag. of Nat. Hist. 1858. p. 107.

GOSSE, PHILIP HENRY, Actinologia Britannica. London 1860.

HERTWIG, OSCAR, Die Symbiose oder das Genossenschaftsleben im Tierreich. Vortrag. Jena 1883.

HERTWIG, RICHARD, Lehrbuch der Zoologie. 7. Aufl. 1905.

KELLER, C., Das Leben des Meeres. Leipzig 1895.

ORTMANN, A. E., Decapoden. In: Bronn, Klassen u. Ordn. d. Tierreichs.

SCHMIDT, OSKAR, Niedere Tiere. In: Brehms Tierleben, Bd. X. p. 39 und 582.

SCHWARZE, W., Beiträge zur Kenntnis der Symbiose im Tierreiche. Beilage zum Berichte über das 68. Schuljahr des Realg. d. Joh. zu Hamburg. 1902.

THOMPSON, WM., The Crustacea of Ireland. Decapoda anomoura. In: Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. 11. 1843. p. 102.

THOMPSON, WM., Note on *Pagurus Prideauxii*. In: Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. 11. 1843. p. 238.

WEISMANN, A., Vorlesungen über Descendenztheorie. Jena 1902. p. 183.

WORTLEY, On the habits of *Pagurus Prideauxii* and *Adamsia palliata*. In: Ann. and Mag. of Nat. Hist. Vol. 12. 1863. p. 388.

Die besten und eingehendsten Beobachtungen über unseren Gegenstand verdanken wir EISIG (1882) und GOSSE (1858 und 1860). — GOSSE hat schon recht genau die Art und Weise, wie *Adamsia palliata* an dem Schneckengehäuse des Paguriden befestigt ist, beobachtet, genauer als z. B. ANDRES. Aber er kam noch nicht dazu, die von ihm festgestellten Tatsachen im Sinne einer symbiotischen Vereinigung zu deuten. Die Aufstellung des Begriffes »Symbiose« war DE BARY (1878) vorbehalten, der ihn zunächst für gewisse Verhältnisse im Pflanzenreich (Flechten etc.) prägte, obwohl, wie im folgenden gezeigt werden soll, eine allseitige Untersuchung der *Adamsia*-Symbiose einen mindestens ebenso typischen Fall aus dem Tierreich ans Tageslicht gefördert hätte. Als nun EISIG seine schönen Experimente mit *Eupagurus* anstellte, da waren ihm anscheinend die Beobachtungen von GOSSE nicht bekannt. Da er sich nach einer ganz anderen Richtung mit dem Gegenstande beschäftigte, mehr experimentell als anatomisch, so fielen ihm auch die von GOSSE festgestellten Tatsachen (Vergrößerung des Gehäuses durch *Adamsia* etc.) nicht auf. Es gelang ihm zwar, nachzuweisen, daß beide Partner aus ihrem Verhältnis Nutzen ziehen — und so war der Fall unter den Begriff Symbiose eingeordnet —, aber die Anpassung der *Adamsia* an dieses Zusammenleben war damit noch nicht ausreichend erkannt. Als Beweis führe ich an, daß WEISMANN (l. c. p. 183), der sich ausdrücklich auf EISIG's Beobachtungen bezieht, als Anpassungsmerkmal der Aktinie nur die starke Entwicklung der Akontien nennt. Ein wenig vervollständigt wird das Bild durch die Schilderung in BREHM's »Tierleben« (OSKAR SCHMIDT). Da wird die besondere Stellung, welche die *Adamsia* an der Schneckenschale und zum Krebse einnimmt (an der Unterseite), als »ein Schritt weiter in der gegenseitigen Angewöhnung« gedeutet (l. c. p. 582). Auf ähnlicher Stufe steht auch KELLER's Darstellung (1895, p. 72—73), während OSCAR

HERTWIG (1883) von diesem Verhältnis eine ungenauere Darstellung gibt. SCHWARZE (1902) referiert über den Gegenstand nach BREHM's »Tierleben«. DELAGE und HÉROUARD (1901, p. 514) sprechen auch nur von der charakteristischen Befestigungsstelle der Aktinie. Die Einzigen, welche wieder auf die Vergrößerung der Krebswohnung durch *Adamsia* hinweisen, sind AURIVILLIUS (1891) und ORTMANN (in »Bronn« p. 1255), letzterer, indem er AURIVILLIUS als Autorität anführt. AURIVILLIUS selbst aber scheint seine Kenntnis der Sache wesentlich aus der Literatur (GOSSE) zu schöpfen und dabei die wichtige Tatsache der Hornausscheidung durch *Adamsia* übersehen zu haben. Auch ist seine Darstellung, wie aus den Schriften von WEISMANN (1902) und SCHWARZE (1902) hervorgeht, nicht sehr bekannt geworden.

Das Ergebnis dieses historischen Überblicks rechtfertigt, wie ich glaube, das nochmalige Eingehen auf die anscheinend schon allerseits so gut gekannte *Adamsia*-Symbiose. Zur Schaffung eines klaren Bildes kann ich mich aber nicht mit der Lieferung einiger Ergänzungen begnügen, sondern muß noch einmal die Gesamtheit der Erscheinungen schildern.

Die Gattung *Adamsia* ist im Golf von Neapel hauptsächlich durch 2 Arten vertreten: *Adamsia Rondeletii* (D. CH.) und *Adamsia palliata* (BOHADSCH).¹⁾ Beide Arten haben die Eigentümlichkeit, daß sie fast ausschließlich auf den von Paguriden bewohnten Schneckenschalen vorkommen, nur ausnahmsweise auf leeren Schalen, an Felsen, auf Echinodermen und Krebsen (ANDRES). Errichtet ist die Gattung *Adamsia* von FORBES für die Art *palliata* (BOHADSCH)²⁾ und zwar deshalb, weil sie in entwickeltem Zustande durch ihre Körperform von allen anderen Actinien in der auffallendsten Weise abweicht. Das beste Bild

¹⁾ ANDRES führt noch *Ad. decorata* DANA auf, hält es aber für möglich, daß diese Form mit *Ad. Rondeletii* zu vereinigen ist.

²⁾ Sie hieß damals *Actinia maculata* ADAMS.

davon erhält man durch Verfolgung ihrer Entwicklung. Die Ansiedlung auf der vom Paguriden bewohnten Schale erfolgt fast immer nahe der Schalenöffnung an der Unterseite, d. h. derjenigen Seite, welche, wenn die Schale vom Krebs bewohnt ist, dem Boden zugekehrt wird, also an der »Innenlippe« (Fig. 1). Ich habe die Aktinie nur ganz vereinzelt — und zwar nur junge Tiere — an anderen Stellen der Schale angetroffen. Auffallend ist, daß man von großen Exemplaren der Aktinie fast immer nur eines mit einem *Eupagurus* vereinigt findet, während junge Tiere nicht selten zu zweien¹⁾ auf einer Schale vorkommen. Man wird daraus schließen dürfen, daß das eine der Tiere durch das andere verdrängt wird. Die Ursache hierfür kann in einer verschiedenen Konstitution der Tiere liegen oder darin, daß diejenige Aktinie, welche die Normalstellung an der Schale einnimmt (an der Unterseite), welche also am besten befähigt ist, an den Mahlzeiten des Krebses teilzunehmen, schneller wächst. Die junge, eben angesiedelte *Adamsia palliata* unterscheidet sich von anderen Aktinien, auch von ihrer Verwandten *Adamsia Rondelii*, nun durch ihre auffallend flache Gestalt. Der Körper bildet nicht, wie bei den meisten Aktinien, eine Säule, sondern hat mehr die Form einer fast kreisrunden Scheibe (Fig. 1) mit dem kreisförmigen Tentakelkranz (Fig. 2) in der Mitte. Aber bald tritt eine noch viel merkwürdigere Veränderung ein. Das Tier wächst quer zur Achse des Gehäuses stärker als nach den anderen Richtungen (Fig. 2, 3, 4) und bildet so, an der Öffnung der Schneckenschale entlang wachsend, 2 »Fußlappen« aus, welche schließlich an der Oberseite zusammenstoßen (Fig. 8). Das Tier bildet so, wie das schon FORBES (1849), GOSSE (1860) und einige andere ältere Autoren schildern, einen Ring um das Schneckengehäuse.²⁾ Der Tentakelkranz hat bei dieser Veränderung des Körpers auch seine Kreisform verloren, er ist quer

1) ANDRES sah auch 3 (erwachsene?)

2) Gute Abbildungen nach dem lebenden Objekt bietet ANDRES Taf. III, Fig. 2, 3 und BREHM's Tierleben Bd. X. O. HERTWIG's Fig. II aber erweckt unrichtige Vorstellungen von der Sache.

zur Achse des Gehäuses stark gestreckt (Fig. 9). Untersucht man nun große Exemplare von *Adamsia palliata* (Fig. 5), während sie auf der Schneckenschale eines Einsiedlerkrebsses sitzen, so fällt auf, daß die *Adamsia* am Vorderrande einem Drucke, der etwa mit der Pinzette ausgeübt wird, nachgibt, daß hier offenbar die feste Grundlage, das Schneckengehäuse, fehlt. Die Aktinie ist also anscheinend nach vorn über den Rand der Schale hinausgewachsen und hat so das Gehäuse um ein manchmal recht beträchtliches Stück vergrößert. Das ist die wichtige Tatsache, die von fast allen neueren Autoren übersehen worden ist, auf die aber schon GOSSE und (in neuerer Zeit) AURIVILLIUS hingewiesen haben. Veranlaßt man eine solche *Adamsia*, ihren Sitz zu verlassen (etwa in der auf S. 141 zu besprechenden Weise), so erkennt man eine andere merkwürdige Tatsache. Man sieht, daß die Schneckenschale durch eine an ihrem Rande angeklebte dünne Hornmembran vergrößert ist (Fig. 7). Diese Hornmembran ist von derselben Breite wie derjenige Teil der *Adamsia*, der über den Rand der Schale hinausragt. Es erhebt sich nun die Frage, woher die Hornmembran stammt. Vier Möglichkeiten sind zu berücksichtigen. Es kann ein Überrest der Schneckenschale selbst sein, die äußere Hornschicht der Schale, während der Kalk eine Strecke weit aufgelöst ist. Dem widerspricht aber der in vielen Fällen deutlich unveränderte Rand der Kalkschale sowie der Umstand, daß die Form der Erweiterung des Gehäuses nicht zu der Form der Schneckenschale paßt, also durch einen anderen Faktor als das Wachstum der ehemals hier hausenden Schnecke bedingt wird. Ohne Zweifel ist dieser Faktor in der Körperform und den Bewegungen des Krebses zu suchen.¹⁾ Eine zweite Möglichkeit ist die, daß es sich in der Hornmembran um einen Überrest eines anderen ehemaligen Bewohners der Schale handelt. Dieser Ansicht war FORBES. Sie wird widerlegt durch

¹⁾ AURIVILLIUS schildert Ähnliches von der Erweiterung der Schnecken-
schalen durch *Hydractinia*-Kolonien und bildet Beispiele solcher erweiterter
Schalen ab (Taf. I u. II). Ich sah noch weit auffallendere Formen an japanischen
Stücken im Naturhistorischen Museum in Hamburg.

die nachher anzuführenden Tatsachen. Drittens kann der Krebs die Hornschicht ausgeschieden und so zu sagen der *Adamsia* angeklebt haben. AURIVILLIUS schreibt eine ähnliche Tätigkeit dem *Eupagurus Bernhardus* zu, wenn er in einem von *Hydractinia* erweiterten Gehäuse lebt. Endlich kann es sich um ein Ausscheidungsprodukt der *Adamsia* handeln. GOSSE (1858) hat sich schon für die letztere Ansicht entschieden. Er hat auch schon festgestellt, daß es sich um eine hornige Substanz handelt. Die Abstammung der Hornschicht von der Aktinie wird nun mit Sicherheit dadurch erwiesen, daß in der Membran eine dem freien Rande annähernd parallel laufende Streifung (Fig. 7) (durch Ausbildung dünnerer und dickerer Streifen), ähnlich den »Anwachsstreifen« einer Schneckenschale, vorhanden ist. Wo an der Oberseite die Fußlappen der *Adamsia* aneinanderstoßen, biegen die Streifen vom freien Rande ab, um hier der gemeinsamen Grenzlinie der beiden Fußlappen parallel zu laufen. Diese ganze Erscheinung ist in keiner Weise mit irgend einer der ersten drei Erklärungsmöglichkeiten zu vereinigen. Sie erklärt sich aber ohne weiteres, wenn die Hornschicht von der Aktinie ausgeschieden wird und wenn man ein periodisches Wachstum nach vorn oder ein periodisches Vorrücken des Tieres über den Rand der selbst ausgeschiedenen Hornschicht annimmt. Nun habe ich aber mehrere Exemplare von Adamsien (auf Schneckenschalen) gefunden, welche nicht nur mit ihrem Vorderande die Schneckenschale verlassen hatten, sondern auch mit einem Teile des Hinterrandes. Nimmt man aus einer solchen Schale den *Eupagurus* heraus und hält die Schale mit der *Adamsia* gegen das Licht, so erscheint zwischen *Adamsia* und Schalenrand eine allein von der Hornschicht ausgefüllte, das Licht durchlassende Lücke (Figur 6). Derartige Schalen sind dann durch die *Adamsia* nebst ihrer Hornmembran so stark vergrößert, daß der Hohlraum, der von dem Anbau umschlossen wird, den ursprünglichen Hohlraum der Schneckenschale um ein Vielfaches übertrifft, sodaß der größte Teil des Krebses nur von der weichen *Adamsia* (nebst ihrer Hornschicht) umhüllt wird.

Nachdem durch diese Beobachtung erwiesen ist, daß die *Adamsia* auf der von ihr abgeschiedenen Hornmembran sich vorwärts schiebt, ergibt sich als natürlichste Erklärung für die »Anwachsstreifen« der Hornschicht die Annahme, daß das Vorwärtücken der Aktinie und die Abscheidung des Hornstoffes periodisch — gleichsam ruckweise — erfolgt.

Bemerkenswert ist noch, daß die Abscheidung des Hornes anscheinend nur an demjenigen Teile des *Adamsia*-Fußes erfolgt, der die Schneckenschale bei dem Vorwärtswandern verlassen hat. Die kräftig braun gefärbte und dadurch leicht kenntliche Hornmasse setzt sich nicht auf die Oberfläche der Schale fort, wie man an hell gefärbten Schneckenschalen leicht feststellen kann. Auch jüngere Tiere, die noch nicht über den Schalenrand vorgerückt sind, haben dementsprechend keine Hornschicht ausgeschieden. Es ist zwar die Möglichkeit noch zu beachten, daß man eine vielleicht sehr dünne farblose Fortsetzung der braunen Hornschicht übersehen kann. Wäre sie aber vorhanden, so müßten doch bei der Ablösung der dickeren Hornmembran von dem Schneckengehäuse mindestens kleine Fetzen dieser hypothetischen Membran sich mit ablösen lassen. Das ist mir nie gelungen. ANDRES sagt in seinem Aktinien-Werk in der Diagnose der Gattung *Adamsia* p. 152: »secernente una membrana«, in der Diagnose von *Ad. Rondeletii* p. 154: »secernente un muco che si solidifica in membranella piu o meno grossa friabile«, in der Diagnose von *Ad. palliata* p. 157: »secernente un muco che si solidifica in membranella«. Es ist mir aber sehr unwahrscheinlich, daß damit die soeben geschilderten Verhältnisse gemeint sind. Ich habe allerdings, als mir lebende Adamsien beider Arten zur Verfügung standen, nicht darauf geachtet, ob am Fuße vielleicht bei beiden eine Schleimabsonderung stattfindet, die zur Bildung einer Art »Membran« führt. Nach ANDRES' Worten muß man das annehmen. Jedenfalls sind doch damit in keiner Weise die von mir geschilderten Verhältnisse bei *Adamsia palliata* gekennzeichnet. So bleibt kaum etwas anderes übrig, als die Annahme, daß ANDRES die Hornmembran der

Adamsia palliata übersehen oder bei der Niederschrift seiner Diagnosen vergessen hat.¹⁾ Damit ist dann aber auch ein wichtiger Unterschied zwischen *Ad. palliata* und *Ad. Rondeletii* ausgelassen, denn *Ad. Rondeletii* rückt nach meiner Erfahrung nicht über den Rand der Schale vor und scheidet keine Hornschicht aus.²⁾ Der säulenförmige Körper dieses Tieres mit dem wenig ausgebreiteten Fuße erscheint auch von vornherein für die Lebensweise der *Ad. palliata* ganz ungeeignet.

Mit Rücksicht auf die bedeutenden Unterschiede beider Arten erscheint es mir nicht gerade als glückliche Neuerung, wenn ANDRES *Calliactis Rondeletii* D. CH. mit in die eben wegen der Eigentümlichkeiten der Art *palliata* errichtete Gattung *Adamsia* aufnahm. Er sagt allerdings (p. 152) von beiden Arten: «La differenza loro proviene più che altro dal modo diverso di abbracciare la conchiglia e di essere portate dai rispettivi granchi; presi infatti due esemplari, uno di ciascuna, staccatili della conchiglia e lasciatè aderire ad una pietra, si vede che prescindendo dalla grandezza e dal colore non diversificano molto.» Nach dieser Richtung fehlen mir Erfahrungen. Aber das Eine ist doch sicher: der typische, ausgebildete Zustand der *Ad. palliata* ist so verschieden von *Ad. Rondeletii*, daß eine Verteilung auf 2 verschiedene Gattungen berechtigt wäre.

Ich gehe nun zur **Deutung der vorliegenden Tatsachen** — einschließlich der noch zu erwähnenden Instinkte — über.

¹⁾ Ich kann in diesem Zusammenhange nicht unerwähnt lassen, daß FORBES, wie er auf S. 183 seiner zitierten Arbeit mitteilt, unter zahlreichen im Jahre 1840 an der Britischen Küste gefangenen Exemplaren der *Adamsia* kein einziges Exemplar mit Hornmembran und Paguriden fand. THOMPSON macht ferner darauf aufmerksam, daß LEACH die Symbiose in seinem Krebswerk nicht erwähnt. THOMPSON selbst hat zwar an der irischen Küste die *Adamsia* immer auch mit *Eupagurns Prideauxii* zusammenlebend gefunden. Es scheint ihm aber nach den erwähnten Tatsachen, als ob die merkwürdige Vergesellschaftung an den verschiedenen Teilen der Britischen Küsten verschieden konstant ist.

²⁾ DELAGE und HÉROUARD geben allerdings für die ganze Gattung an: «le pied sécrète une membrane cuticulaire.» Die Autoren scheinen sich aber dabei auf die oben zitierten Worte von ANDRES zu stützen.

Zunächst will ich durch ein Zitat die Notwendigkeit einer eingehenden Behandlung auch für diese Betrachtungen erweisen. In der neuesten Auflage seines Lehrbuchs der Zoologie (1905) sagt RICHARD HERTWIG (p. 192), nachdem er die Vorteile, welche der Aktinie aus dem Zusammenleben erwachsen, angedeutet hat: »Weniger klar ist es, warum der Krebs auf das Zusammenleben so großen Wert legt.¹⁾ Vielleicht ist die Aktinie ihm von Vorteil, indem sie mit ihren Nesselbatterien den Eingang in die Schale verteidigt und somit Eindringlinge abhält, welche in das Innere der Schale hineinschleichen und dem weichen Hinterleib des Krebses gefährlich werden könnten.« ORTMANN (in: Bronns Kl. u. Ordn. d. Tierreichs) meint auch: »Weniger klar ist der Nutzen, den der Krebs aus der Gemeinschaft zieht.« Er zitiert dann allerdings die Angabe von AURIVILLIUS über Wohnungsvergrößerung durch *Adamsia*, ohne aber selbst dafür einzutreten. Man sieht hieraus, daß beiden Autoren diejenigen Tatsachen, die bisher in weitere Kreise gedrungen sind, nicht ausreichend für das volle Verständnis dieser Symbiose erscheinen. — So mögen also nun die sämtlichen mir bekannten Tatsachen diskutiert werden. Ich beginne mit der *Adamsia*.

Anpassungserscheinungen bei *Adamsia palliata*.

Wie bekannt, gehören die Adamsien zu einer Gruppe von Aktinien, welche an den Septen unterhalb der Mesenterialfilamente Akontien besitzen, also Fäden, welche dicht mit Nesselkapseln besetzt sind. Bei *Adamsia palliata* werden diese Akontien durch Poren des Mauerblattes herausgeschleudert, sobald das Tier gereizt wird. Ich habe oft diese Reaktion durch Berührung mit der Pinzette oder dem Finger hervorgerufen. Nicht alle Aktinien mit Akontien leben in Symbiose mit anderen Tieren, aber man kann umgekehrt sagen, daß alle einzeln lebenden Aktinien, welche sich einer anderen Tierart (Paguriden) ange-

¹⁾ Im Original nicht gesperrt.

schlossen haben, Akontien besitzen. WEISMANN ist der Meinung, daß die Akontien bei den symbiotisch lebenden Arten stärker entwickelt sind, als bei den anderen. Mir fehlen darüber vergleichende Beobachtungen. Aber soviel ist auch mir sicher: die Akontien der *Adamsia palliata* haben eine im Vergleich mit der geringen Größe der Tiere auffallende Länge. Ferner ist durch die Experimente von EISIG festgestellt, daß viele Räuber des Meeres die Akontien der *Adamsia* scheuen. So fressen *Octopus* und *Scorpaena* keinen der Schale beraubten Paguriden, wenn an ihm Akontien haften. Von Wichtigkeit ist auch die folgende Beobachtung von EISIG. Einem hungrigen *Octopus* wurde ein *Eupagurus* (im Gehäuse) mit Aktinien zugeworfen. Sofort fuhr er zum Angriff darauf los, um gleich darauf zurückzufahren. Als ihm dann nach einiger Zeit ein zweiter Krebs ohne *Adamsia* und ohne Akontien vorgeworfen wurde, betastete er das Opfer erst vorsichtig, ehe er es fraß. Der *Octopus* hatte also durch die üble Erfahrung gelernt. Man erkennt hieraus sehr deutlich den Respekt, den selbst große Räuber des Meeres vor den mikroskopischen Nesselkapseln haben, wenn sie deren Bekanntschaft einmal machten. Andererseits sind ohne Frage die Octopoden gefährliche Feinde der Paguriden, die sie mit Hilfe ihrer Saugnäpfe aus ihren Gehäusen herauszuziehen vermögen. Man braucht deshalb gar nicht, wie RICHARD HERTWIG, an kleine, in das Gehäuse sich einschleichende Feinde zu denken, obwohl es keinem Zweifel unterliegt, daß auch solche abgeschreckt werden können. Daß keineswegs alle Kleintiere abgeschreckt werden, geht aus mehreren von EISIG zusammengestellten Tatsachen hervor. So beherbergt z. B. *Eupagurus Prideauxii* in der Schale sehr häufig eine *Nereis*. Von 24 untersuchten Exemplaren hatten einmal 19 den Ringelwurm zu Gäste. Ob dieser Wurm nur geduldeter Mitesser ist oder auch eine Gegenleistung liefert, ist unbekannt.

Sicherer noch als die starke Ausbildung der Akontien läßt sich der **Ansiedelungsinstinkt** der *Adamsia palliata* als eine Anpassung an das Zusammenleben mit *Eupagurus* deuten. Es

ist doch recht auffallend, daß die frei schwimmende Larve so sicher den passendsten Ort für ihre Ansiedlung (nahe den Krebsmundwerkzeugen) zu finden weiß. Oder sollte vielleicht die Ansiedlung regellos erfolgen und das schon festsitzende Tier erst an die Unterseite wandern? Diesen Gedanken, der mir erst beim Niederschreiben dieser Zeilen kommt, kann ich nicht mehr auf seine Richtigkeit prüfen. Aber selbst, wenn es so wäre, der Ansiedlungsinstinkt wäre dennoch vorhanden, wenn er auch erst in einem späteren Stadium sich äußerte.

Mit dem Ansiedlungsinstinkt hängt eng zusammen die **Flachheit des Körpers**. Hier an der Unterseite des Gehäuses ist kein Raum für die Entwicklung einer Aktinie, deren Körper säulenförmig von der Schale absteht.

Wenn aber OSKAR SCHMIDT die **Ringform des Körpers**, die durch Ausbildung der Fußklappen entsteht, nur als ein Mittel ansieht, die »unbequeme« Art der Befestigung (an der Unterseite) erträglicher zu machen und eine sichere Art der Anheftung zu gewährleisten, so hat er meiner Meinung nach den wesentlichsten Punkt übersehen. Die »Fußklappen« stoßen, wie man leicht feststellen kann, auch Akontien aus. So sind also durch die Umwachsung der Schalenöffnung dem Krebse auch an der Oberseite Verteidigungsorgane zur Verfügung gestellt. Dem Bedürfnis der *Adamsia* nach einer größeren Haftfläche würde auch ohne Ringbildung, etwa durch Ausdehnung des Körpers nach hinten (an der Unterseite des Gehäuses) genügt werden. So erscheint mir auch die Ringform des Körpers von Anfang an als eine symbiotische Anpassung.

Noch deutlicher trifft diese Art der Anpassung in dem nun auftretenden **Verschiebungsinstinkt** der *Adamsia* hervor. Dem *Eupagurus* wird die Behausung allmählich zu klein. Entweder er muß eine neue, größere Schneckenschale suchen oder die alte Wohnung muß vergrößert werden. Da tritt die Aktinie helfend ein. Sie wächst stark in die Breite und schiebt dabei ihren Körperrand über den Rand der Schale vor. Zwar kann sie ihm die Festigkeit der Schneckenschale nicht ersetzen. Sie stellt

ihn aber unter den noch weit wirksameren Schutz ihrer Nesselkapseln. Bald wäre jedoch der Schalenvergrößerung ein Ziel gesetzt, — da die *Adamsia* den »festen Boden« nicht ganz preisgeben kann — wenn sie nicht die Fähigkeit erlangt hätte, sich für die verlassene Schale in Gestalt der selbst erzeugten Hornmembran Ersatz zu schaffen. Jetzt ist es ihr sogar ermöglicht, mit dem Hinterrande ihrer Fußlappen die Schale zu verlassen. Die dünne Hornmembran, die dann stellenweise den Krebs nur noch deckt, ist zwar kein genügender Schutz, aber die furchtbaren Waffen in nächster Nähe dieser schwachen Stelle lassen diesen Defekt unwesentlich erscheinen. Hier ist noch einmal die merkwürdige Beobachtung von THOMPSON zu erwähnen, daß im Jahre 1840 die von ihm beobachteten Adamsien weder mit einem *Eupagurus* zusammenlebten, noch eine Hornmembran gebildet hatten. Warum der *Eupagurus* fehlte, teilt THOMPSON nicht mit. Nehmen wir aber die Tatsache als solche hin, so ist das gleichzeitige Fehlen der Hornmembran von hohem Interesse. Es scheint uns zu zeigen, daß der Verschiebungsinstinkt der *Adamsia*, der ja die Vorbedingung für die Bildung der Hornmembran ist, nur durch die Gegenwart des Krebses ausgelöst wird.

Endlich kommt aber doch ein Zeitpunkt, wo eine weitere Vergrößerung der Paguridenwohnung durch die Aktinie nicht mehr möglich ist. So gut wie die von *Suberites domuncula* umwachsenen Eupaguren des Nordens hat es unser *Eupagurus* nicht. Jene nördlichen Eupaguren können den Schalenwechsel ganz vermeiden, der *Suberites* wächst immer mit dem Krebse weiter. Durchschneiden wir den rundlichen Schwamm, so finden wir in seinem Innern das winzige Schneckengehäuse, das der nun ansehnlich große Krebs in seiner frühesten Jugend bewohnte. Für den *Eupagurus* des Golfes von Neapel aber naht nun die Zeit des Umzuges. Sobald er eine ihm zusagende Schale gefunden hat, zieht er den weichen Hinterleib aus der alten Schale heraus, um ihn schleunigst in der neuen zu bergen. Noch fehlt ihm aber die Genossin. Die Art und Weise, wie er sich ihrer,

wieder versichert, ist seit langem wohlbekannt und hat dieser Symbiose ganz besonders zu ihrer Berühmtheit verholfen. Die beste Schilderung rührt von EISIG her und bezieht sich auf ein Experiment, das ich mit genau demselben Erfolge wiederholt habe. EISIG nahm einen *Eupagurus* aus seiner mit *Adamsia* besetzten Schale heraus, verstopfte die Schale mit Leinwand und brachte den Krebs, die alte Schale und eine neue leere Schale ohne Aktinie in das Aquarium zurück. Zuerst bemühte sich der Krebs, die Leinwand aus der alten Schale zu entfernen. Als ihm das nicht gelang, bezog er die neue Schale und betastete die Aktinie mit seinen Scheren. Hier zeigen sich nun an der *Adamsia* drei auffallende **Hemmungserscheinungen**. Während sie bei unsanfter Berührung durch die Pinzette die Akontien auszustoßen pflegt, antwortet sie auf den »Angriff« des Krebses durch keinerlei feindliches Zeichen. Während sie ferner sonst bei leisester Berührung den Tentakeikranz einzieht, pflegt sie dem Krebse gegenüber diesen Fluchtinstinkt oder -reflex zu hemmen. Und drittens: es gelingt dem Krebs mit Leichtigkeit, seine Genossin von der Schale loszulösen, sie hat also auch den Haftreflex unterdrückt, der dem experimentierenden Zoologen gegenüber so stark sich äußert, daß es kaum gelingt, eine *Adamsia* unverletzt von ihrer Schale abzulösen. ANDRES hat beobachtet, daß Aktinien, die des Krebses beraubt sind, das Schneckenhaus, auf dem sie sitzen, verlassen. So ist es also auch sehr wahrscheinlich, daß bei der Ablösung der *Adamsia* durch den Krebs die veränderten Verhältnisse einen **Wanderungsinstinkt** auslösen, der dem Krebse seine Arbeit erleichtert.

Anpassungserscheinungen bei *Eupagurus*.

Während wir bei der *Adamsia* zahlreiche sichtbare Umbildungen des Körpers mit einer Reihe von Trieben verbunden sahen, die auf uns zunächst unbekanntem körperlichen Grundlagen beruhen müssen, sind sichtbare körperliche Anpassungen des *Eupagurus* an das Genossenschaftsleben nicht bekannt. Bei ihm beschränkt sich die Anpassung also auf »geistige« Eigentümlich-

keiten, auf Instinkte. Wir sahen schon, daß er den deutlichen Trieb hat, sich, wenn er von seiner Lebensgefährtin getrennt ist, wieder mit ihr zu vereinigen. Dieser **Vereinigungsinstinkt**, der auch bei der *Adamsia* in Gestalt des Wanderungstriebes zu erkennen ist, liegt einmal dem Versuche, die verstopfte Schale zu entleeren, zu Grunde. Er äußert sich auch ferner in der Ablösung der *Adamsia*¹⁾ und darin, daß der Paguride nach gelungener Ablösung seine Genossin so lange mit den Beinen gegen die Unterseite der Schale drückt, bis sie sich genügend befestigt und die anfangs schlaff herunterhängenden Fußlappen an die neue Schale angelegt hat. Das war bei dem von mir ausgeführten Experimente nach einer Stunde geschehen. Allmählich schoben sich nun die Fußlappen an der Oberseite der Schale gegeneinander vor, bis sie sich berührten. In dieser selbsttätigen Befestigung der Aktinie braucht keine Anpassung an das Zusammenleben gesehen zu werden. Zur Erklärung genügt der allen Aktinien eigene Trieb, sich an festen Unterlagen anzuheften. Auch das zweckmäßige Herumlegen der Fußlappen um die Schalenöffnung läßt sich vielleicht als Folge des schon vorhandenen Körperbaues und der Art, wie der Krebs die *Adamsia* gegen die Schale drückt, begreifen. Nach dieser Auffassung legt die Tätigkeit des Krebses auch nach Loslösung der Genossin von der alten Schale die Frage nahe, ob wir es hier nicht mit Äußerungen einer gewissen Einsicht in den Zusammenhang der Dinge (Intelligenz) zu tun haben. Hierauf soll im nächsten Abschnitt eingegangen werden.

Hier sei nur noch erwähnt, daß WORTLEY (1863) von *Eupagurus* behauptet hat, daß er die *Adamsia* füttere, nachdem er selbst gesättigt sei. Das würde, wenn nicht eine individuelle Variation vorlag, auf einen Fütterungsinstinkt schließen lassen. Doch ist die Feststellung einer solchen Fütterung so schwierig, daß man wohl gut tut, die mehrfache Bestätigung der Beobachtung

¹⁾ Es braucht kaum noch bemerkt zu werden, daß die Hornmembran, wenn eine solche schon ausgebildet war, bei der Ablösung der *Adamsia* stets am alten Gehäuse verbleibt.

abzuwarten. Das Gleiche gilt von WORTLEY's Angabe, daß der Krebs, wenn sich seine Genossin auf dem neuen Gehäuse nicht wohl fühlt, eine andere Schale sucht. Ich will die Richtigkeit nicht bestreiten, halte aber die Angabe doch für bestätigungsbedürftig.

Zusammenfassung. Psychologisches.

Aus der genauen Analyse der Erscheinungen im Zusammenleben von *Adamsia palliata* und *Eupagurus* hat sich ergeben, daß bei *Adamsia palliata* eine weit größere Zahl von Anpassungen an das Zusammenleben vorhanden ist, als bisher angenommen wurde. Teilen wir die Anpassungen in körperliche Anpassungen und Instinkte, so erhalten wir etwa die folgende Übersicht.

1. Körperliche Anpassungen: starke Ausbildung der Akontien,
Flachheit des Körpers,
Ringform des Körpers,
Ausscheidung der Hornmembran.
2. Instinkte: Ansiedlungsinstinkt,
Verschiebungsinstinkt,
Hemmungsinstinkte,
Wanderungsinstinkt.

Bei dem *Eupagurus* ist mit Sicherheit nur der Vereinigungsinstinkt nachgewiesen. Es scheint allerdings, als ob sich auch noch einige Pflegeinstinkte gegenüber der *Adamsia* entwickelt haben.

In dieser Darstellung der Anpassungserscheinungen spielen die Instinkte eine bedeutende Rolle. Es wird notwendig sein, noch den Nachweis zu führen, daß es berechtigt ist, die beobachteten Tätigkeiten auf Instinkte zurückzuführen. EISIG hat im Jahre 1882 anscheinend einen anderen Standpunkt vertreten. Er hält das Verhältnis von *Eupagurus* und *Adamsia* für ein gegenwärtig »gegenseitig bewußtes« und zwar nicht nur instinktives. Er sieht »ein klares, von Fall zu Fall nach entsprechender Überlegung sich in entsprechend vernünftige Handlungen umsetzendes« Bewußtsein. Untersuchen wir den

Unterschied beider Auffassungen etwas genauer. Zu diesem Zwecke ist es nötig, sich über den Umfang der anzuwendenden Begriffe »Instinkt«, »Intelligenz« etc. zu verständigen. Ich habe meinen Standpunkt in 2 Vorträgen dargelegt, über welche im 13. Bande dieser »Verhandlungen« (1906) auf S. LXVI. (Die Instinkte und ihre Entwicklung) und S. LXXX. (Über Tier-Psychologie, insbesondere über Tier-Intelligenz) berichtet wurde. Danach nenne ich mit WEISMANN, H. E. ZIEGLER und anderen solche Tätigkeiten instinktiv, welche ohne jede persönliche Erfahrung und Übung ausgeführt oder begonnen werden können, die also auf ererbter Organisation beruhen müssen. Handlungen, die erst auf Grund der Erfahrungen des individuellen Lebens, also infolge von Assoziationen zustande kommen, nenne ich Erfahrungshandlungen. Die instinktiven Tätigkeiten kann man zusammen mit den Reflexen den Erfahrungshandlungen als »Erbhandlungen« gegenüberstellen. Durch Einführung des Ausdrucks Erfahrungshandlungen wird zunächst das Wort »Intelligenz« vermieden. Dieser Ausdruck hat seit langem in der subjektiven Menschenpsychologie eine feststehende Bedeutung, und zwar die der »Einsicht in die Zweckmäßigkeit des Handelns«, und diesen dort wohlberechtigten Begriff ignoriert man, wenn man auch die niedersten Stufen der Erfahrungshandlungen als »intelligent« bezeichnet. Intelligent im Sinne der subjektiven Psychologie sind sie zweifellos nicht. Ein weiterer Vorteil ist, daß sowohl das Bewußtsein im allgemeinen, wie das Zweckbewußtsein im besonderen aus der Definition ausgeschaltet wurde. Das ist, wie in neuerer Zeit besonders BEER, BETHE, UEXKÜLL und H. E. ZIEGLER betont haben, unbedingt notwendig, da wir über Bewußtsein und Zweckbewußtsein beim Tiere nicht empirisch entscheiden können. Wir müssen uns deshalb bei der ersten Klassifizierung der Tätigkeiten zunächst damit begnügen, festzustellen, ob eine Tätigkeit auf ererbter oder auf »erworbener« Grundlage vorliegt. Damit soll nicht gesagt sein, daß es möglich ist, sich befriedigende Vorstellungen von der Tierseele zu bilden, ohne das Bewußtsein (durch Analogieschluß) mit hineinzuziehen.

Je weiter wir aber die Verwendung des Analogieschlusses hinausschieben, desto besser wird das für die Sicherheit unserer Untersuchungsergebnisse sein.

Betrachten wir nun die Tätigkeiten der *Adamsia palliata*, so unterliegt es wohl keinem Zweifel, daß die vor jeder Bekanntschaft mit dem Paguriden erfolgende Ansiedlung der Aktinie an einer bestimmten Stelle der Schneckenschale nur als Folge einer angeborenen Organisation erklärt werden kann. Das Gleiche gilt von der merkwürdigen Vorschubung der Fußlappen über den Rand der Schale, um so mehr als mit dieser Tätigkeit auch eine sichtbare vererbte Organisationsänderung auftritt, die Ausscheidung von Hornsubstanz. Dabei ist bemerkenswert, daß diese Wanderung, wie es scheint, erst durch Reize ausgelöst wird, welche von dem Einsiedlerkrebs ausgehen. Wenn wir hier die ererbte Grundlage erkannt haben, so liegt es nahe, auch das Nichtausstoßen der Akontien, die Unterlassung der Kontraktion und das Loslassen der Aktinie von der Schale als ererbte Eigentümlichkeiten anzusehen und das Vorhandensein von Hemmungsmechanismen, welche auf gewisse vom Krebse ausgehende Reize antworten, anzunehmen. Andererseits ist nicht zu leugnen, daß die Folgen vorhergegangener psychischer Zustände des betreffenden *Adamsia*-Individuums, hervorgerufen durch das dauernde Zusammenleben mit dem Paguriden an den Erscheinungen mit beteiligt sein können. Durch diese Bemerkung will ich andeuten, daß es mir fern liegt, die ganzen komplizierten Lebenserscheinungen unserer Aktinie aus Reflexen oder reflexähnlichen Vorgängen aufzubauen. Ebenso wenig aber kann ich mich entschließen, die genannten Erscheinungen ausschließlich als Folgen individueller Assoziationen aufzufassen.

Wenn endlich Adamsien das des Krebses beraubte Schneckengehäuse verlassen, so ist auch hier, wie mir scheint, eine ererbte Grundlage nicht zu verkennen.

Wenden wir uns nun zu dem Paguriden. Er ist, so viel man weiß, bei der ersten Ansiedlung der jungen *Adamsia* in keiner Weise beteiligt; höchstens könnte man von einer

»Duldung« der Ansiedlung sprechen. Der Fall liegt also wesentlich anders, als wenn z. B. Dromien Schwämme mit ihrem letzten Beinpaare ergreifen und so die Ansiedlung eines Schwammes auf ihrem Rücken bewirken. Es ist auch nicht bekannt geworden, daß ein *Eupagurus*, der bis dahin noch nicht mit einer *Adamsia* vergesellschaftet war, eine »herrenlose« *Adamsia* ergriffen und auf seine Schale übertragen habe. Wahrscheinlich ist allerdings darauf überhaupt noch nicht geachtet worden. Zur genauen Untersuchung wäre ja erforderlich, Eupaguren ohne Adamsien aufzuziehen und dann nachdem sie eine gewisse Größe erreicht haben, mit den Aktinien zusammenzubringen. Hier ist also noch eine Lücke in unserer Kenntnis der Symbiose. Würde festgestellt, daß solche Paguriden die Adamsien annehmen, so wäre der wesentlich instinktive Charakter der *Adamsia*-Übertragung außer Zweifel gesetzt. So lange das nicht der Fall ist, kann man sich nach dem bisher Bekannten des Gedankens nicht erwehren, daß neben einem wahrscheinlich zu Grunde liegenden Instinkte das längere oder kürzere Zusammenleben beider Tiere bei der Erzeugung der »Anhänglichkeit« des Krebses an die Aktinie mitgewirkt hat und daß also die Art, wie der Einsiedler sich bei der Übertragung seiner Genossin benimmt, z. T. auf individuellen Assoziationen beruht. Vorausgesetzt, die instinktive Grundlage sei erwiesen, so hätten wir es hier mit einem Ausbau von instinktiver Tätigkeit (durch Assoziationswirkungen) zu einer Erfahrungshandlung zu tun.¹⁾

¹⁾ Als Beispiel, wie individuelle Erfahrungen das Verhalten von Paguriden beeinflussen können, sei das folgende von mir angestellte Experiment geschildert. Beschattung durch eine schnelle Handbewegung brachte einen aus seinem Gehäuse genommenen *Eupagurus Prideauxii* zum plötzlichen Zusammenlegen der Beine und Rückziehbewegungen (wie beim Zurückziehen ins Gehäuse). Wurde die Bewegung aber einige Male schnell wiederholt, so reagierte er nicht mehr darauf. Erst nach einer Pause von einigen Minuten hatte die Beschattung wieder den ursprünglichen Erfolg.

Daß Assoziationen im Leben der Paguriden eine Rolle spielen, hat SPAULDING (in Biol. Bull. Woods Holl Vol. 6 p. 325) gezeigt. Er fütterte die positiv heliotropischen Tiere in einem zu diesem Zwecke jedesmal verdunkelten

Indem ich diese Auffassung einstweilen zu der meinen mache, komme ich in bezug auf den Paguriden der Auffassung von EISIG nahe. Nur kann ich mich nicht entschließen von »Überlegung«, also von »Nachdenken« zu reden, wo zur Deutung die Annahme einfacher Assoziationen auszureichen scheint. Da auch die Grundlage menschlichen Denkens in der Bildung von Assoziationsreihen zu sehen ist, so unterscheidet sich meine Auffassung von derjenigen EISIG's trotzdem nicht so prinzipiell, wie es anfangs den Anschein haben konnte.

Teile des Aquariums. Nach 7 Tagen suchten die Krebse diesen Ort auch dann auf, wenn er verdunkelt wurde, ohne daß Nahrung dort war. Es war also eine Assoziation zwischen einer Gesichtsvorstellung und der Nahrungsvorstellung nebst den zur Erlangung der Nahrung nötigen Bewegungen eingetreten.

Tafelerklärung.

- Fig. 1. Junge *Adamsia palliata* (BOHADSCH) von fast kreisrunder Gestalt.
- Fig. 2, 3, 4. Umwachsung der Schalenöffnung durch die Aktinie.
- Fig. 5. Die Aktinie hat ihren Vorderrand über den Rand der Schale vorgeschoben.
- Fig. 6. Die *Adamsia* hat auch mit einem Teil des Hinterrandes ihrer Fußlappen die Schale verlassen.
- Fig. 7. Eine Schneckenschale, die von der *Adamsia* verlassen ist. Sie zeigt die hornige Erweiterung, welche von der Aktinie erzeugt wurde.
- Fig. 8. *Eupagurus excavatus* (HBST.), von oben gesehen, mit *Adamsia palliata*. Die Fußlappen der Aktinie berühren einander.
- Fig. 9. *Eupagurus excavatus*, von unten gesehen, von *Adamsia palliata* umwachsen. Der Tentakelkranz ist lang gestreckt.
-

Bemerkung. Die meisten der Schneckenschalen waren ursprünglich — und sind zum Teil noch — mit *Podocoryne carnea* bedeckt.



1



2



3



4



5



6



8



7



9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg](#)

Jahr/Year: 1907

Band/Volume: [14](#)

Autor(en)/Author(s): Schäffer Cäsar

Artikel/Article: [Zur Kenntnis der Symbiose von Eupagurus mit Adamsia palliata 128-148](#)