

(Aus der physiologischen Abteilung der zoologischen Station in Neapel.)

## Studien zur Physiologie des Nervensystems der Echinodermen.

### I.

#### Die Füßchen der Seesterne und die Koordination ihrer Bewegungen.

Von

**Ernst Mangold,**

Dr. med. et phil., Privatdozent in Greifswald.

(Mit 14 Textfiguren.)

#### Inhaltsübersicht.

	Seite
1. Einleitung . . . . .	315
2. Bau und Funktion der Füßchen . . . . .	317
3. Die koordinierten Bewegungen der Füßchen der Seesterne . . . . .	325
a) Die Kriechbewegungen . . . . .	325
b) Die Richtung der Fortbewegung und die Nichtexistenz eines leitenden Hautnervennetzes . . . . .	335
c) Das Eingraben im Sande . . . . .	340
4. Die koordinierten Bewegungen der Füßchen beim Graben und Laufen der Schlangensterne . . . . .	349
5. Die Retraktion und Extension der Füßchen . . . . .	352

#### I. Einleitung.

Beim Beginne eines 6 Monate währenden und fast ausschliesslich physiologischen Untersuchungen an Echinodermen gewidmeten Aufenthaltes an der zoologischen Station zu Neapel leitete meine Arbeiten der Gedanke, durch möglichst umfangreiche Studien an verschiedenartigen Vertretern der einzelnen Klassen der Stachelhäuter die Kenntnis der Funktionen ihres Nervensystems zu fördern, welche sich bisher auf einige Arbeiten weniger Autoren gründete, deren Forschungen zum Teil zu recht verschiedenen Ergebnissen und Anschauungen führten und sich im übrigen noch keineswegs zu einem

einigermaßen befriedigenden Gesamtbilde ergänzten. Insbesondere die Frage der Zentralisation des Nervensystems der Echinodermen schien mir einer eingehenden Berücksichtigung zu bedürfen, und sie bildete demgemäss einen der Hauptgesichtspunkte, von welchen aus die Bearbeitung der einzelnen sich ergebenden Aufgaben in Angriff genommen wurde. So ging die Untersuchung stets darauf aus, die als physiologisch beobachteten Erscheinungen zu analysieren und die von den übrigen Teilen des Nervensystems unabhängig und selbständig reaktionsfähigen kleinsten Abschnitte festzustellen und andererseits die koordinierende und regulierende Bedeutung des zentralen Nervensystems, des den Mund umgebenden Nervenringes und der von diesem ausgehenden Radialnerven, zu erkennen.

Die physiologischen Erscheinungen, welche als Ausdruck der Vorgänge im Nervensystem in ihrer Abhängigkeit von inneren und äusseren Faktoren und Eingriffen vorwiegend in Betracht gezogen wurden, waren die normalen Bewegungen der ganzen Tiere und ihrer einzelnen Teile. Nachdem sich wegen der grösseren Lebhaftigkeit und Ausgiebigkeit ihrer Bewegungen die Seesterne und Schlangensterne als günstigstes Untersuchungsmaterial erwiesen hatten, ergab sich bald die Notwendigkeit, den physiologischen Experimenten zunächst ausgedehnte Beobachtungen der Tiere im Aquarium unter möglichst naturgemässen Lebensbedingungen vorangehen zu lassen, da manche ganz gewöhnlichen Lebensbetätigungen der in ihren Funktionen so ausserordentlich vielseitigen Versuchstiere — ich nehme als Beispiel das Eingraben im Sande — nirgends in der bisherigen Literatur Berücksichtigung fanden und daher als völlig neu in die Erscheinung traten und zunächst an sich studiert werden mussten, um eine richtige Beurteilung der physiologischen Versuchsergebnisse zu gestatten. Wie diese Beobachtungen dazu führten, die Kenntnis von dem normalen Leben der Echinodermen um etliche nicht unwichtige Daten zu bereichern, so ergaben sie auch oft mit der Schärfe des Experiments Aufschlüsse über die von uns ins Auge gefassten Spezialfragen und lenkten dadurch die anzustellenden Versuche in die erspriessliche Bahn.

In den folgenden Mitteilungen soll nun über die Ergebnisse der Beobachtungen und Versuche berichtet werden, soweit sie unser Hauptthema betreffen und geeignet erscheinen, den Blick in das Getriebe des Nervensystems der Echinodermen zu erweitern und dessen Stellung in vergleichend psychologischer Hinsicht zu kennzeichnen,

wie auch zur Klärung einiger allgemeiner, die Funktionen des Nerven- und Muskelsystems betreffenden Fragen beizutragen.

Über einige andere Erscheinungen aus der Physiologie der Echinodermen, deren experimentelle Untersuchung mit den vorliegenden Hand in Hand ging und grösstenteils durch die dabei notwendigen Beobachtungen des normalen Verhaltens angeregt wurden, wurde bereits in diesem Archiv und an anderer Stelle einiges mitgeteilt und soll noch weiter berichtet werden.

Bevor ich jedoch mit den Ausführungen beginne, sei es mir noch gestattet, in aufrichtiger Dankbarkeit der Herren an der zoologischen Station zu gedenken und insbesondere Herrn Geheimrat Dohrn für sein liebenswürdiges Entgegenkommen, dem Leiter der physiologischen Abteilung Herrn Professor Burian für sein stetiges Interesse, Cavaliere Dr. Lo Bianco für die Fülle des Materials sowie Herrn Dr. V. Bauer und Dr. Schöbel besonders für einige mir wertvolle Photographien auch hier noch meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

## 2. Bau und Funktion der Füsschen.

Die Ambulacralfüsschen, welche den Seesternen in erster Linie als Organe der Fortbewegung dienen, sind bewegliche und kontraktile Schläuche, die sich in grosser Anzahl auf der Ventralseite der einzelnen Strahlen oder Arme befinden, wie es Fig. 1 veranschaulicht. Sie werden von dem den Echinodermen eigenen Wassergefässsysteme aus mit einer klaren Flüssigkeit gefüllt, welche nach den bisherigen Angaben<sup>1)</sup> mit derjenigen der Leibeshöhle und der Blutbahnen vollkommen gleichartig ist. Das Wassergefässsystem schliesst sich in seiner räumlichen Verteilung den Hauptzügen des Nervensystems an. Dieses ist bei den Seesternen bekanntlich so angeordnet, dass ein verhältnismässig dicker Ringnerv den in der Mitte der Bauchseite befindlichen Mund umgibt und von diesen Ringnerven aus die fünf als Radialnerven oder Armnerven bezeichneten Stränge in die fünf Radien oder Arme hinein verlaufen, wo sie, ganz oberflächlich zwischen den beiden Füsschenreihen in der Ambulakralfurche liegend, auch leicht dem Messer zugänglich sind. (Fig. 1 b.) Ebenso umzieht auch ein Ringkanal des Wassergefässsystems den Mund und

1) Ludwig und Hamann, Die Seesterne. In Bronn's Klassen und Ordn. des Tierreichs 1899 S. 579.

gibt an jeden Arm einen Radialkanal ab, welcher in Gemeinschaft des Radialnerven in die Ambulakralfurche gebettet ist.

Die Füsschen sind nun in der Ambulakralfurche beiderseits des Radialnerven und Radialkanals in je einer Reihe,<sup>1)</sup> bei *Asterias* in Doppelreihen so verteilt, dass jedem Armwirbel ein Paar, bei *Asterias* zwei Paare entsprechen. Sie sind mit dem Radialkanal durch die Füsschenkanäle verbunden, welche sich vor ihrem Eintritt in die

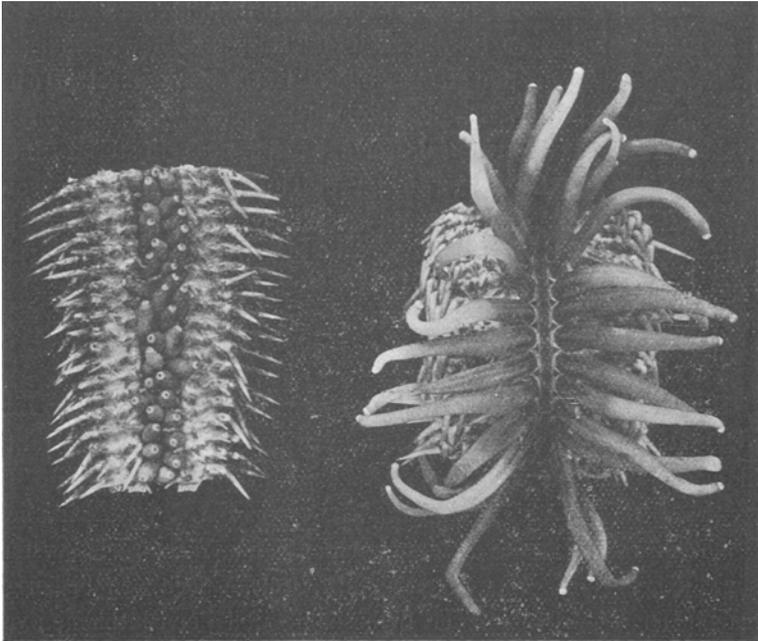


Fig. 1 *a* und *b*. Armstücke eines grossen Seesterns (*Luidia ciliaris*), *a* mit fast völlig eingezogenen, *b* mit maximal extendierten Füsschen, zwischen deren beiden Reihen in der Ambulakralfurche der pigmentierte Strang sichtbar ist, in welchem der Radialnerv verläuft<sup>1)</sup> Die Armstücke liegen auf dem Rücken.

Füsschen noch zu den Ampullen erweitern. Das weite Hervorstrecken wie das völlige Einziehen (s. Fig. 1 *b* und *a*) und die übrigen komplizierten Bewegungen, welche uns im folgenden beschäftigen sollen, werden den Füsschen durch den Besitz einer Schicht von

1) Die Füsschen wurden zum Zwecke der Photographie nach der Lo Bianco'schen Methode durch plötzliches Übergiessen mit einem Chromsäure-Essigsäuregemisch und Fixieren in steigendem Alkohol in ihrer momentanen Stellung festgehalten.

Längsmuskelfasern<sup>1)</sup> ermöglicht. Die früher als Ringmuskelfasern angesprochenen Gewebelemente werden jetzt der Bindegewebsschicht zugerechnet, welche häufig in zwei Lagen, einer äusseren Längsfaserlage und einer inneren Querfaserlage<sup>2)</sup>, das muskulöse Rohr der Füsschen umhüllt.

Die Füsschen der Asteriden können nach zwei verschiedenen Typen gebaut sein. Entweder tragen sie an der Spitze eine wohl ausgebildete platte Saugscheibe (Asterina, Palmipes, Pentagonaster), oder es setzt sich die Spitze durch einen Ringwulst kegelförmig ab (Astropecten, Luidia, s. Fig. 1). Im ersteren Falle konvergieren die Längsmuskelfasern des Füsschens nach dem Mittelpunkt der Saugscheibe, im letzteren verzüngt sich die Muskelfaserschicht nach der Spitze zu, während das Bindegewebe an Mächtigkeit zunimmt<sup>3)</sup> und jenseits des Ringwulstes in dem konisch zugespitzten Füsschenende die Epithelsinneszellen dominieren<sup>3)</sup>, wie sie auch in den Endscheiben bei dem anderen Typus sich zahlreich vorfinden<sup>4)</sup>. Im Grunde des Füsschenepithels liegen Längszüge von Nervenfasern wie sie sich mit eingestreuten Ganglienzellen im ganzen Umkreise des Füsschenquerschnittes gleichmässig verteilt vorfinden<sup>4)</sup>, und geben vor dem Ringwulst ringförmig verlaufende Fibrillenbündel ab<sup>5)</sup>. Ein Pedalganglion indessen, wie es bei den Schlangensterne an der Basis der Füsschen eine dasselbe ringförmig umgreifende Anschwellung des vom Radialnerven herkommenden Füsschennerven darstellt<sup>6)</sup>, ist für die Asteriden, soviel ich sehe, bis jetzt nicht beschrieben.

Wenn die Füsschen sich einziehen, so dringt die in ihnen enthaltene Flüssigkeit in die Ampullen hinein; wenn sie sich füllen, so geschieht dies durch Entleerung der Ampullen. Schon Tiedemann<sup>7)</sup>

1) Siehe O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. I. Die Holothuriern und das Nervensystem der Asteriden. Zeitschr. f. wissensch. Zool. Bd. 39 S. 145. 1883. Taf. XII, Fig. 54—56, welche sich auf Astropecten beziehen.

2) Ludwig und Hamann, l. c. S. 577.

3) O. Hamann, l. c. S. 177.

4) Ludwig und Hamann, l. c. S. 552. Cuénot stellt sie in Abrede.

5) O. Hamann, l. c. S. 178.

6) O. Hamann, Die Schlangensterne. In Bronn's Klassen und Ordn. 1901 S. 811, Taf. IV 3 u. VI 1.

7) W. Preyer, Über die Bewegungen der Seesterne. Mitteil. d. zoolog. Station zu Neapel Bd. 7 S. 35. 1886/1887.

kannte diesen auf wechselweiser Kontraktion und Erschlaffung beider Hohlgorgane beruhenden Mechanismus. Ich fand denselben auch am vorsichtig isolierten Präparate von *Luidia ciliaris* noch erhalten, das nur aus einem Füßchen mit seiner Ampulle und einem geringen Rest des beide trennenden Knochenrings bestand. An einem solchen Präparate zeigt das Saugfüßchen noch lebhaft spontane Bewegungen. Wird es mechanisch gereizt, so zieht es sich ein, und die bei *Luidia* in zwei Säckchen geteilte Ampulle füllt sich (Fig. 2a); reizt man die Ampulle an ihrer Konvexität oder der sie abgrenzenden Umschnürungsstelle, so entleert sich ihr Inhalt durch die Kontraktion ihrer Ringmuskulatur in das Füßchen hinein (Fig. 2b). Man wird annehmen müssen, dass dessen Muskulatur gleichzeitig erschlafft, um der Flüssigkeit den

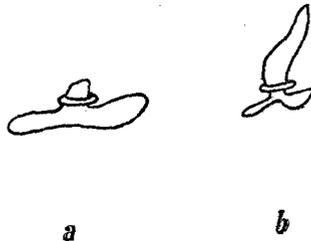


Fig. 2. Füßchen von *Luidia ciliaris*. *a* eingezogen (Ampulle gefüllt). *b* ausgestreckt (Ampulle kontrahiert).

Eintritt zu gestatten. Dieses Verhalten des isolierten Präparates zeigt, dass die Ampulle sich gegen den Füßchenkanal, der sie mit dem Radialkanal verbindet, ventilartig abzuschliessen vermag<sup>1)</sup>, wie das auch von der Öffnung der Füßchenkanäle in die Radialkanäle bekannt ist, wo ein Klappenapparat das Rückwärtsströmen des Wassers verhindern kann<sup>2)</sup>. Es kommt aber auch vor, dass sich Ampullen und Füßchen gleichzeitig zusammenziehen und entleeren, wie ich es bei einem *Astropecten pentacanthus* sah, dessen nach Abschneiden der Rückenhaut blossliegende Ampullen ich elektrisch reizte. In solchen Fällen muss der Klappenapparat offenbar doch den Rücktritt des Wassers in den Radialkanal gestatten.

1) Wohl durch eine basale Ringmuskulatur, wie bei den Holothurien beschrieben ist. Siehe O. Hamann, Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 39 S. 160. 1883.

2) Ludwig und Hamann, l. c. S. 574 u. Taf. III 13.

Sind die Füsschen ausgestreckt, so kann elektrische Reizung der Ampullen seitlich schlagende Bewegungen der ersteren auslösen, wie ich bei *Luidia ciliaris* beobachtete und wie sie auch auf direkte Reizung der Füsschen erfolgen. Besonders an abgeschnittenen oder durch Autotomie abgetrennten Armstücken kann man leicht durch seitliches Bestreichen mit einer Nadelspitze oder elektrische Reizung — gleichgültig an welcher Seite des Füsschens — eine Umbiegung der Füsschenspitze oder des ganzen Füsschens nach dem Reizort hin erzielen (s. Fig. 3), eine Reaktion, welche auch am neurektomierten Armstück, d. h. nach Entfernung des Radialnerven, noch eintritt. Erst bei sehr starkem elektrischen Reize erfolgt dann ein Einziehen der Füsschen, wie es am unverletzten Seestern schon bei schwächerem Reize niemals auf sich warten lässt. Preyer<sup>1)</sup> hat bereits nachgewiesen, dass dies bei mechanischer und chemischer Reizung mit grösster Regelmässigkeit erfolgt.

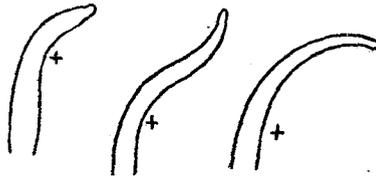


Fig. 3. Füsschen von *Luidia ciliaris*. Hinneigen zum Reizort.

Das Bild, welches Preyer von dem Vorgange der Füsschenretraktion entwirft, kann ich nicht in allem bestätigen. Preyer schreibt: „Auf das plötzliche laterale Zusammenfallen folgt in der Regel eine nachträgliche langsame Einziehung. Denn wenn die Füsschen kollabiert sind, sind sie noch nicht retrahiert.“ Ein solches Kollabieren ist nach meinen Beobachtungen an zahlreichen Seesternenarten nicht das gewöhnliche, vielmehr nimmt der Füllungszustand der Füsschen stetig ab mit zunehmender Retraktion, wie es bei der Analyse der einzelnen Bewegungsphasen beim Graben und Marschieren noch eingehender gezeigt werden soll. Füsschen in kollabiertem Zustande habe ich nur gesehen, z. B. bei *Luidia*, wenn dieselben angestochen und dadurch entleert waren, wie es auch biologisch durch Stacheln oder Borsten anderer Tiere erfolgt. Meistens werden indessen derartig verletzte Füsschen, wie solche, denen man die Spitze abschneidet, eingezogen.

1) W. Preyer, l. c. S. 37.

Der Mechanismus des Anheftens der Füsschen, welche es den Seesternen ermöglichen, mit mehr oder minder grosser Geschicklichkeit selbst an vertikalen Glaswänden herumzulaufen, ist bei denjenigen Formen, welche ausgebildete Saugscheiben besitzen, wie *Asterias glacialis* und *tenuispina*, *Palmipes*, *Pentagonaster*, *Asterina gibbosa* und *Panceri*, *Echinaster*, *Chaetaster*, leicht verständlich<sup>1)</sup>. Zu den genannten gehören auch die geschicktesten Kletterer, welche sich so fest ansaugen, dass sie sich nur unter Durchreissen der Füsschen gewaltsam ablösen lassen. Dass übrigens die Saugfüsschen nicht nur unter Wasser zu haften vermögen, wie Romanes glaubte, beweist schon die Tatsache, dass z. B. *Asterina gibbosa* oft an der Glaswand des Aquariums auch über Wasser noch weiter aufwärts kriecht.

Schwieriger ist die Erklärung des Anheftens bei den anderen Arten, bei welchen die Füsschen anstatt in eine Saugscheibe in eine kegelförmige Spitze auslaufen, und welche sämtlich zu den weniger geschickten Kletterern gehören. Zwar kann man *Luidia ciliaris* häufig, und gelegentlich auch *Astropecten bispinosus*, *squamatus* und *pentacanthus* an vertikaler Glaswand laufen sehen, doch haften sie zum Teil nur schwach, und besonders die *Astropecten*arten sind leicht abzunehmen, fallen auch wie *Luidia* gelegentlich spontan von der Wand herab, *Astropecten aurantiacus* endlich ist nur ausnahmsweise an der Glaswand in unvollkommener Anheftung beobachtet worden<sup>2)</sup>.

Man darf daher wohl kaum an der Erklärung dieser Anheftung vorübergehen mit dem Hinweis, dass „solche Seesterne im freien Leben kaum in die Lage kommen, sich festzusaugen“<sup>3)</sup>, und die Frage, „ob er sich mit dem spitzen Ende des Füsschens festsaugt, oder ob er die Füsschenspitze seitlich anlegt“, dahin beantworten, „dass er normalerweise weder das eine noch das andere tut“<sup>3)</sup>. Wenn Hamann berichtet, „zum Ansaugen kommt es nicht“<sup>3)</sup>, so

1) W. Preyer, Über die Bewegungen der Seesterne. *Mittel. d. zoolog. Station zu Neapel* Bd. 7 S. 79. 1886/1887.

2) W. Preyer, Über die Bewegungen der Seesterne. *Mittel. d. zoolog. Station zu Neapel* Bd. 7 S. 93. 1886/1887, und Romanes and Ewart, *Observations on the locomotor System of Echinodermata*. *Philos. Transact. Royal Soc. London* vol. 172 S. 833. 1881.

3) Ludwig und Hamann, *Die Seesterne*. In *Bronn's Klassen und Ordn.* 1899 S. 729.

entspricht das nicht den von Romanes und Ewart, Preyer und mir beobachteten Tatsachen. Dass *Luidia* und die *Astropecten*arten sich nicht mit dem spitzen Ende der Füßchen, sondern seitlich mit der Füßchenspitze anlegt, hat auch die Beobachtung bereits ergeben.

Romanes und Ewart haben dabei wiederholt schwache seitliche Einbuchtungen an den festhaftenden Füßchenspitzen gesehen und glauben, dass *Astropecten* in dieser Weise einen Teil der Füßchenwand in eine Saugscheibe umzuwandeln vermag<sup>1)</sup>.

Ich habe bereits an anderer Stelle<sup>2)</sup> hervorgehoben, dass diese Annahme lokaler Kontraktionen der muskulösen Füßchenwand zur Erklärung des Haftvermögens der nicht mit präformierten Saugscheiben ausgestatteten Füßchen der See- und Schlangensterne wohl nicht von der Hand zu weisen ist, vielmehr für das physiologische Verständnis weit plausibler erscheint, als die Hypothese, dass das Festhaften mittels eines von den Füßchendrüsen sezernierten Klebschleims geschieht<sup>3)</sup>, wobei insbesondere die prompte Loslösung der Füßchen bei der gewöhnlichen, durch Festhaften und Loslassen der Füßchen am Boden oder einer Glaswand zustandekommenden Fortbewegung schwer verständlich bleibt ohne die etwas kühne Annahme einer dem jedesmaligen Loslassen vorangehenden Lösung des im Seewasser erstarrten Klebsekretes.

Die Erklärung des Festhaftens mit der Bildung von Saugflächen durch lokale, auf den Berührungszreiz erfolgende Kontraktionen des glattmuskuligen Füßchenschlauches, wie die Deutung des Loslassens der Füßchen durch Aufhören der Saugwirkung infolge reflektorischer Erschlaffung der kontrahierten Wandstelle setzt dagegen weder mit den zu beobachtenden Tatsachen noch mit allgemein physiologischen und physiologisch-chemischen Vorstellungen in Widerspruch.

Eine andere Erklärung des Festhaftens der Füßchen, nämlich allein durch Adhäsion der angedrückten Füßchenwand, etwa wie

1) Romanes and Ewart, Observations on the locomotor system of Echinodermata. Philos. Transact. Royal Soc. London vol. 172 S. 833 u. Taf. 79 Fig. 8a. 1881.

2) E. Mangold, Über das Leuchten und Klettern der Schlangensterne. Biolog. Zentralbl. Bd. 28 S. 169. 1908.

3) J. Sterzinger, Über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata* Sars. Zeitschr. f. wissensch. Zoolog. Bd. 88 H. 3 S. 358. 1907.

man die Fingerballen gegen eine Fensterscheibe drückt, erscheint mir nicht ausreichend, um das Festhalten einer grossen, schweren *Luidia* an senkrechter Glaswand mittelst einiger weniger Füsschen zu erklären, während dies bei Annahme der Saugwirkung leicht verständlich ist.

Eine gewisse Bedeutung des Füsschenschleims als abschliessendes Bindemittel soll bei alledem nicht völlig verneint werden.

Die Fähigkeit, lokal durch Einziehen der Wandung negativen Druck zu erzeugen und so Saugscheiben zu bilden, muss folgerichtig übrigens nicht nur den konischen Spitzen, sondern auch den anderen Teilen der Füsschen zugesprochen werden. Bei *Luidia* sah ich, wie ein abgefallener Seeigelstachel von einem Füsschen, das er nur in der Mitte in querer Richtung berührte, ganz festgehalten wurde, ohne dass das Füsschen sich weiter herumschlang. Bei den Schlangensterne lässt sich das Gleiche noch prägnanter beobachten<sup>1)</sup>.

Was nun das Drüsensekret der Füsschen angeht, so lässt sich von *Luidia ciliaris* besonders an neurotomierten oder durch Autotomie oder Abschneiden isolierten Armstücken ein reichlicher glasiger, etwas fadenziehender, flockig getrübtter Schleim gewinnen, der nach Zusatz von Essigsäure weissliche Fäden und Flocken zeigt und offenbar von den sich dann glatt und schlüpfrig anfühlenden Füsschen stammt. Ein derartiges Sekret muss es auch sein, das die meisten Echinodermen so z. B. *Stichopus* unter den Holothurien, *Strongylocentrotus* unter den Seeigeln, die Schlangensterne *Ophioglypha* und *Ophiopsila*<sup>2)</sup> und ebenso die meisten Asteriden bei der Berührung mit den Füsschen einer *Luidia* zur Flucht veranlasst. Auch die anderen Asteriden haben chemisch reizende Sekrete an ihren Füsschen, so z. B. sah ich gelegentlich eine Schnecke, *Nassa*, der leisen Berührung der Füsschen eines *Astropecten bispinosus* in grotesken Purzelbäumen eilig entfliehen, während sie auf stärkeren allein mechanischen Reiz viel weniger reagierte.

Von den Füsschen sei hier zunächst weiter nur erwähnt, dass ihnen von den meisten Autoren ausser einer sensorischen auch noch eine respiratorische Funktion zugeschrieben wird, obgleich für die letztere eigentlich noch kein Beweis erbracht ist.

---

1) Mangold, Biol. Zentralbl. 1908.

2) Siehe Mangold, Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei *Ophiopsila*. Pflüger's Arch. Bd. 118 S. 623. 1907.

### 3. Die koordinierten Bewegungen der Füsschen der Seesterne.

#### a) Die Kriechbewegungen.

Die koordinierten Füsschenbewegungen, welchen die Seesterne ihre normale Fortbewegung verdanken, sind von den wenigen Autoren, die überhaupt diesem Thema ihr Interesse zuwandten, noch so wenig aufgeklärt worden, dass es sich wohl lohnt, auf die dabei beteiligten Einzelvorgänge hier näher einzugehen, da sie zusammen ein anschauliches Bild geben von einem höchst komplizierten Getriebe lokomotorischer Organe und ihrer wohlorganisierten nervösen Koordinationsmechanismen. Ich möchte daher im folgenden über die Einzelfunktionen und Gesamtleistungen der Füsschen beim Kriechen berichten, wie auch einer anderen bisher merkwürdiger Weise so gut wie ganz übersehenen und doch im Leben der Seesterne eine grosse Rolle spielenden, wie auch für den Beobachter äusserst anziehenden Bewegungsart, dem Eingraben im Sande, die gebührende Würdigung zuteil werden lassen. Während dieses Eingraben der Seesterne bisher nur ganz andeutungsweise, wie in der Preyer'schen Bemerkung, dass sie „oft halb im Kies eingeschart, an einer und derselben Stelle verharren“<sup>1)</sup>, und ferner bei Joh. Walther<sup>2)</sup> beiläufig erwähnt wird, wurden die Kriechbewegungen bereits von Tiedemann studiert, welcher beobachtete, dass die Füsschen dabei in allen Armen in der Richtung der Ortsveränderung vorgestreckt werden, sich festsaugen und den Körper durch ihre Kontraktion nach sich ziehen<sup>3)</sup>, wobei Einziehen und Wiederausstrecken der einzelnen Füsschen ununterbrochen abwechseln. Romanes und Ewart hoben diese Koordination sämtlicher Füsschen des ganzen Tieres besonders hervor<sup>4)</sup>, von welchen diejenigen des vorangehenden Armes in der Armlängsrichtung zentrifugal ausgreifen, die der seitlich und daher quer oder schräg zu ihrer eigenen Längsachse marschierenden Arme dagegen eben in dieser Richtung, während die Füsschen der zuletzt kommenden Arme wieder ziemlich in deren Längsrichtung, aber zentripetal, sich vorwärtsstrecken und wieder einziehen (s. Fig. 4). Auch Preyer<sup>5)</sup> spricht von der bewundernswürdigen Koordination

1) W. Preyer, l. c. S. 93.

2) Joh. Walther, Einleitung in die Geologie S. 302. Jena 1893/1894.

3) Ludwig und Hamann, l. c. S. 729. W. Preyer, l. c. S. 85.

4) Romanes and Ewart, l. c. p. 840.

5) W. Preyer, l. c. S. 86.

der bei grösseren Arten zu vielen Hunderten zählenden Füsschen, welche es durch ihre Fähigkeit, sich in jedem Winkel zur Armlängsachse zu bewegen, dem Seestern ermöglichen, jeden Augenblick die Richtung der Fortbewegung ohne Drehung seines Körpers zu verändern. Preyer sieht hierin einen neuen „Beweis für die weitgehende Koordination und zentrale Beherrschung der Innervierung jedes Füsschens“, ohne indessen diesen Satz genauer experimentell zu begründen. Wenn man sich die Frage vorlegt, wie denn eigentlich diese so ausserordentlich zweckmässig erscheinende gemeinsame Aktion der Füsschen zustande kommt, so ist zunächst auch die Vor-

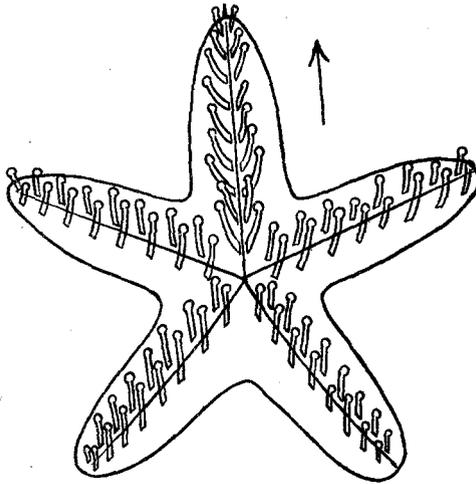


Fig. 4. Ventralseite eines kriechenden Seesterns. Koordination der Füsschen in der durch den Pfeil markierten Marschrichtung. Schematisch.

stellung möglich, dass der infolge eines Reizes in bestimmter Richtung vorangehende Arm in anderer Weise die Füsschen der übrigen Arme zwingt, in gleicher Richtung mitzumarschieren. Wenn durch die Vorwärtsbewegung der Füsschen eines Armes das ganze Tier in einer Richtung bewegt wird, so werden die gerade dem Boden anhaftenden Füsschen der anderen Arme auch in dieser Richtung von der Unterlage abgezogen und müssen sich dann auch in der dadurch bestimmten Richtung zu ihrer Armlängsachse wieder völlig einziehen, um sich in gleicher Richtung auch weiter zu bewegen und so ohne besondere nervöse koordinierende Impulse die Fortbewegung des ganzen Tieres in der von dem vorangehenden Arme eingeschlagenen Progression zu unterstützen. Dass indessen diese Auffassung nicht

die richtige ist, dass vielmehr wirklich die durch den Nervenring verbundenen Radialnerven es sind, welche die gemeinsame Aktion und die gleichsam militärische Ordnung in den Reihen der Füßchen aller Arme ermöglichen und aufrechterhalten, lehren einfache Versuche. Durchschneidet man einem Seestern, etwa der kleinen grünen *Asterina gibbosa*, den Radialnerven in der Ambulakralfurche eines Armes nahe an dessen zentralem Ende, so ziehen sich die Füßchen des operierten Armes zunächst ein, und es erfolgt eine Fluchtbewegung des übrigen Tieres durch koordinierte Füßchenbewegung gewissermaßen von der Neurotomiestelle als dem Reizorte fort, indem einer oder die beiden gegenüberliegenden Arme vorangehen und der neurotomierte passiv nachgezogen wird. Nach kürzerer oder längerer Zeit kommen auch in diesem die Füßchen wieder hervor

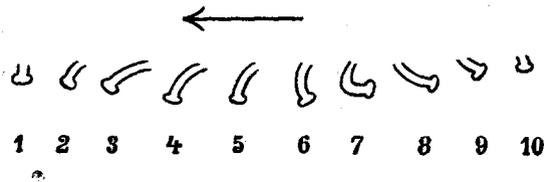


Fig. 5. Die aufeinanderfolgenden Bewegungsphasen eines Füßchens von *Asterina gibbosa* während eines Schrittes. Der Pfeil markiert die Marschrichtung.

zu meist nur wenig ausgiebigen Bewegungen, doch auch wenn sie sich weiter hervorstrecken, geschieht es nicht mehr in der Marschrichtung des ganzen Tieres. Sobald sie bis zur Glaswand vorgestreckt sind, haften sie daran teilweise sogar unzweckmässig lange, so dass sie dadurch die Fortbewegung des Seesternes hemmen, und oft erst wenn sie über das normale Maass ausgedehnt sind, lassen sie wieder los und werden nun bei der Retraktion natürlich in der Marschrichtung nachgezogen. Dieselben Beobachtungen lassen sich an *Astropecten*, *Luidia* und anderen Arten anstellen. Niemals mehr bewegen sich die im neurotomierten Arme eines Seesternes peripher von der Schnittstelle befindlichen Füßchen koordiniert mit denen der anderen Arme.

Es mag beiläufig darauf hingewiesen werden, dass an neurotomierten Armen die in der Nähe des Fühlers an der Armspitze stehenden „Tastfüßchen“ oft gerade am längsten festhaften, offenbar

also entgegen der herrschenden Ansicht<sup>1)</sup> doch befähigt sind, sich auch an der Fortbewegung zu beteiligen.

Wenn man nun die Bewegung eines in normaler Weise marschierenden Füsschens in ihren einzelnen Phasen beobachtet, so ergeben sich für jeden Schritt die Stadien, wie ich sie in Fig. 5 skizziert habe, welche sich auf *Asterina gibbosa* bezieht und wohl keiner weiteren Erklärung bedarf.

An einer an vertikaler Glasfläche hochkriechenden *Asterina* beobachtete ich, dass eine einzelne Füsschenbewegung 23, 22, 19, 16 Sekunden dauerte, wobei das Aufsetzen des Füsschens nach 8, 8, 7 oder 4 Sekunden erfolgte und nach 21, 20, 17 und 13 Sekunden das Füsschen wieder abgehoben wurde, so dass das Einziehen 2, 2, 2 und 3 Sekunden erforderte. Das Tier kroch 18 mm in der Minute vertikal hoch.

Jedes Füsschen bewegt sich für sich, wenigstens habe ich einen etwa für jedes einem Armwirbel entsprechende Füsschenpaar regelmässigen Phasenwechsel nicht bemerken können, und auch die in einer Reihe hintereinander oder bei den seitlich gehenden Armen nebeneinander marschierenden Füsschen zeigen keine regelmässige Abwechslung innerhalb der Reihe. Doch ist an allen Stellen eine meistens ungefähr gleich grosse Anzahl von Füsschen vorgestreckt und ebenso eingezogen, so dass der Körper gewöhnlich von den Füsschen gleichmässig getragen über die Fläche hinschwebt. Oft jedoch kommt es durch das zeitliche Zusammenfallen des Ausstreckens und danach wieder des Loslassens einer grossen Anzahl von Füsschen in allen Armen zu einem plötzlichen Hochheben und wieder Vornüberfallen des Körpers, durch dessen rhythmische Wiederholung die Fortbewegung des Seesterne völlig schrittweise vor sich geht. Dabei kann man beobachten, wie bei dem plötzlichen Fallen des Tieres stets einige gerade in mittleren Phasen befindliche, z. B. fast schon fest auftretende Füsschen mit umgeknickt und so in ihrer Bewegung gestört werden. Von einem Fallen des Tieres zum nächsten vergangen je 5—8 Sekunden. Die Erwähnung dieses schrittweisen Laufens bei Romanes und Ewart<sup>2)</sup> ist missverständlich insofern, als daraus hervorzugehen scheint, dass sämtliche Füsschen aller Arme

1) Ludwig und Hamann, Die Seesterne. In Bronn's Klassen u. Ordn. S. 577.

2) Romanes and Ewart, l. c. p. 840.

sich abwechselnd gleichzeitig vorstrecken und dann gleichzeitig wieder plötzlich einziehen, was indessen nicht der Fall ist.

Dieses schrittweisen Marschierens scheinen alle Seesterne fähig zu sein, doch handelt es sich dabei nach meinen Erfahrungen nicht um die gewöhnliche ruhige Gangart, sondern um eine Fortbewegung, wie sie nur seltener erfolgt. Das schrittweise Gehen entwickelt sich auch meist erst während der Fortbewegung, tritt aber dann mit solcher Regelmässigkeit auf, dass es wohl auch auf eine koordinierende Regulation der Füsschenbewegungen zurückzuführen ist. Besonders bei einem *Astropecten pentacanthus* und einer grossen *Luidia ciliaris* konnte ich es in grosser Vollkommenheit beobachten. Letztere kroch zweimal ruckweise an der Glaswand des Schanaquariums hinunter, wobei sie sich ziemlich regelmässig alle 4 Sekunden um einen Schritt fallen liess. Es musste dabei also immer ungefähr die eine Hälfte der Füsschen gleichzeitig loslassen, während die andere festhielt. Da sich dabei alle sieben Arme gleichmässig beteiligten, so erscheint der Rückschluss auf die nervöse Koordination auch bei dieser Besonderheit der Fortbewegung gewiss gerechtfertigt. Das schrittweise Laufen erhöht noch etwas die Geschwindigkeit der Fortbewegung. Was diese anbetrifft, so ist sie in ausserordentlich hohem Maasse ausser von der Grösse auch vom Zustande der Tiere abhängig. Ein grosser *Astropecten aurantiacus* läuft nach Romanes und Ewart 30–60 cm in der Minute. Ich sah einen schon ermatteten *Echinaster sepositus* vertikal an der Glaswand nur noch 0,6 cm in der Minute zurücklegen. Die kleine *Asterina gibbosa* läuft an der Glaswand 5–5,4 cm in der Minute hoch, zwei ermüdete Tiere erreichten indessen nur noch 3,5 und 1,8 cm.

Wie vollkommen die nervöse Koordination der Füsschenbewegungen ist, kann man gelegentlich auch beobachten, wenn ein grösserer Asteride, etwa die siebenarmige *Luidia* oder *Astropecten aurantiacus*, am unteren Rande des Aquariums entlang läuft und dabei einen seitlichen Arm an der Glaswand hochgeschlagen hält, diese indessen nur mit der Armspitze berührt. Dann ist deutlich zu sehen, wie alle Füsschen auch in denjenigen Armteilen, welche nicht den Boden berühren, gleichfalls in der Marschrichtung vorgestreckt werden, und so, wenn auch nutzlos, durchs freie Wasser marschieren. Oder es werden beide Füsschenreihen des Armes anstatt in dieser Weise ins Leere zu schlagen, in der Marschrichtung ausgestreckt und so dem seitlichen, jetzt vorderen Rande des Armes

angelegt und in dieser Stellung untätig mitgeführt, bis sie wieder durch Berührung festen Untergrundes zu aktiver Beteiligung am Gehen veranlasst werden. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass der nervöse, durch den zentralen Nervenring und die Radialnerven vermittelte Impuls sich allein auf die Richtung der Fortbewegung beziehen kann, während er in anderen Fällen die Füsschen ausser zum Vorstrecken in der Marschrichtung auch noch zu Gehbewegungen veranlasst, wenn auch ein fester Boden fehlt. Andererseits lässt sich daraus schliessen, dass die typischen Gehbewegungen der Füsschen von der Berührung des Bodens abhängig sein können, während sie indessen auch durch zentrale nervöse Impulse allein erfolgen.

Eine weitere bemerkenswerte Erscheinung sei hier angeführt, dass nämlich die Bewegungskoordination der Füsschenreihen durch den Ausfall oder die anderweitige Inanspruchnahme einiger Füsschen nicht gestört wird, sofern nur die Radialnervenleitung nicht unterbrochen ist. Wenn einer an der Glaswand dicht unter der Wasseroberfläche sitzenden und dabei durch Rückwärtsbiegen einiger Arme die Unterseite nach oben kehrenden *Asterina gibbosa* ein Stückchen Fischfleisch auf den die Mitte dieser Ventralfläche einnehmenden Mund gelegt wird, so stülpen sich aus dem Munde die Magentaschen hervor, um sich schleierartig über die Beute zu legen und dieselbe völlig zu umschliessen. Dabei geraten die dem zentralen Ende der Ambulakralfurchen angehörigen, also dem Munde benachbarten Füsschen in Tätigkeit, indem sie sich alle zentralwärts krümmen und schützend dem ausgestülpten gefüllten Magen auflegen. Dadurch können sie eine lebende Beute am Entwischen verhindern, auch helfen sie so die Nahrung vollends in den Magen und diesen durch den Mund wieder ins Körperinnere hineinstopfen. Wenn hierbei schon die von allen Seiten her mundwärts gerichtete Bewegung der nach den vorher erwähnten Beobachtungen stets in einer und derselben Richtung schlagenden Füsschen auffällt, so bietet der Vorgang ein noch höheres Interesse, wenn die *Asterina* sich in Bewegung setzt; dann ist zu sehen, wie die Füsschen der zentralen Armenden weiter die Beute festhalten in mundwärts gerichteter Stellung, und wie gleichzeitig sämtliche übrigen Füsschen aller Arme nach den uns bereits bekannten Regeln koordiniert an der Glaswand entlang marschieren. Fast noch schöner ist diese Er-

scheinung an fressenden Asterinen zu sehen, welche durch die sogenannte Selbstwendung aus Rückenlage umdrehen. Wie ich es in der Skizze Fig. 6 angedeutet habe, sind dabei wieder die den Mund umgebenden Füßchen zentralwärts über die Beute gebogen, während die übrigen Füßchen nach derjenigen Seite hin ausgestreckt sind, nach welcher die von zwei Armen geleitete Umdrehung erfolgt, während also im übrigen völlige Koordination besteht, welche offenbar an den Stellen der Radialnerven, wo die lokal zugehörigen Saugfüßchen anderweitig und ebenfalls miteinander koordiniert beschäftigt sind, keine Unterbrechung oder Störung findet. An der Grenze der sich zentral- bzw. peripherwärts ausstreckenden Füßchen eines Armes sieht man einige derselben sich bald an der zentralen, bald an der

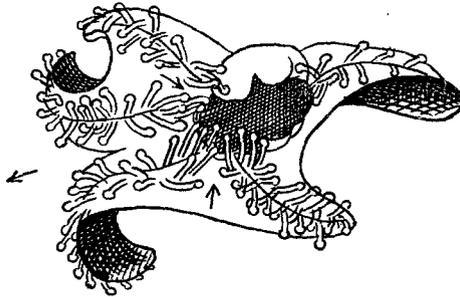


Fig. 6. *Asterina gibbosa*, während Umdrehens aus Rückenlage ein Stück Fischfleisch festhaltend. Getrennte Koordination der Füßchen, welche das Umdrehen ausführen (der Pfeil links bezeichnet die Richtung, in welcher die Umdrehung erfolgt), und der das Fischfleisch festhaltenden (s. die beiden anderen Pfeile).

peripheren Beschäftigung beteiligen; daraus wird klar, dass es sich um keine präformierte oder habituelle funktionelle Grenze handelt. Je schneller das Tier kriecht, desto weniger Füßchen werden übrigens zum Festhalten der Beute verwendet, während, wenn es sich darum handelt, den Bissen zu sichern, zunächst mehr Füßchen hierfür verfügbar gemacht werden, und die Kriech- oder Umdrehbewegung verzögert wird. Die die Nahrung festhaltenden Füßchen blieben stets lange in ihrer ausgestreckten Stellung tonisch fixiert; einmal konnte ich beobachten, dass es 2 Minuten 40 Sekunden dauerte, bis eins sich wieder einzog, um sich dann bald wieder hervorstülpen. Wir kennen diese Fähigkeit der Füßchen, lange unbewegt ausgestreckt zu sein, schon von dem ohne Bodenberührung mitgetragenen Arme von *Astropecten*. Bei *Luidia ciliaris* konnte ich

des öfteren feststellen, dass die Füsschen in jeder Phase ihrer Bewegung tonisch fixiert werden können.

Auch bei einer am Glase hinaufkriechenden *Luidia* konnte ich beobachten, wie die Füsschen der zentralen Armenden über den Mund gelegt blieben und nur die äussersten davon sich gelegentlich an der völlig regelmässigen Bewegung der übrigen Füsschen beteiligten, so dass auch hier eine scharfe funktionelle Grenze nicht nachzuweisen war.

Die Beteiligung der Füsschen beim Fressen besteht ausser in dem beschriebenen Festhalten der Nahrung am Munde auch in dem Ergreifen und mundwärts Weitergeben derselben entlang der Arme von ihrer Spitze her. Während dies bei sonst in ruhiger Lage befindlichem Tiere die einzige Tätigkeit der Füsschen sein kann, lassen sich an diesen beim kriechenden Seestern wieder zwei gleichzeitige, in sich koordinierte Bewegungen beobachten, wie sie die Skizzen

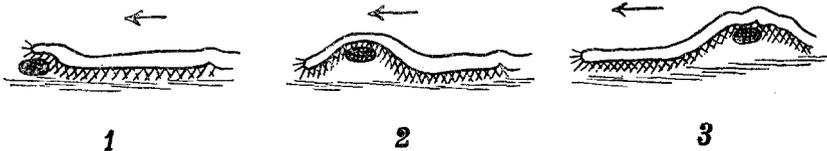


Fig. 7. Ein Arm von *Asterias glacialis*. Weiterbeförderung eines Stückes Fischfleisch von der Armspitze her bis zum Munde beim kriechenden Tier. Der Pfeil bezeichnet die Kriechrichtung. Schematisch und stark verkleinert.

Fig. 7 von einem *Asterias glacialis* andeuten sollen, der mit weit hervorwedelnden Fühler und „Tastfüsschen“ der vorangehenden Armspitze ein Stück Fischfleisch erreichte, welches die Füsschen alsbald ergriffen und entlang ihrer vierfachen Reihe an der Unterseite des Armes bis zum Munde führten. Dass es sich dabei wirklich um eine besondere Leistung handelte, und nicht etwa die Beute durch das Darüberhinwegkriechen des Armes in den Mund gelangte, war daraus ersichtlich, dass das jeweilig den Bissen festhaltende Armstück vom Boden hochgewölbt wurde, ohne dass die betreffenden Füsschen denselben berührten, und dass dann auch die Mundgegend mit der Beute noch eine Zeitlang hochgehoben blieb.

Die Koordination der Füsschen über ein in anderer Weise beeinflusstes oder in seinen Bewegungen gehemmtes Gebiet hinweg lässt sich auch zeigen, wenn in einer Armstrecke die Rückenhaut abgeschnitten wird. Wie wir noch be-

sprechen werden, ziehen sich in dem so verletzten Gebiete z. B. bei *Astropecten pentacanthus* die Füsschen ein, und doch gehen die Füsschen zentral und peripher von der operierten Stelle stets völlig koordiniert in der Marschrichtung des ganzen Seesterns mit.

Während nach den angeführten und zahlreichen sonstigen Versuchen an solchen Seesternen, welche beim Kriechen ihre Arme fast ohne Biegung strahlenförmig ausstrecken wie *Asterina* und *Astropecten*, die Koordination der Füsschen in der Marschrichtung dadurch zum Ausdruck kam, dass die Füsschen jedes einzelnen Armes sich in einem bestimmten und für alle Füsschen gleichen Winkel zur Längsachse des Armes bewegten, bot ein sehr grosses Exemplar von *Luidia ciliaris*, welche eine grössere Beweglichkeit der langen Arme besitzt, ein individuell von dem beschriebenen abweichendes Verhalten. An diesem Tiere liess sich zeigen, dass einzelne Abschnitte des Radialnerven sich zu selbständigen Koordinationszentren abgrenzen können, ohne jedoch den funktionellen Zusammenhang mit den anderen Teilen des Armes und dem übrigen Tiere aufzugeben. Im Gegenteil bewies sich diese Differenzierung als äusserst vorteilhaft für die Gesamtbewegung. Der siebenarmige Seestern mass von einer Armspitze bis zur diametral entgegengesetzten 50 cm, so dass auf einen Arm bei der hier fast völligen Reduktion der Körperscheibe 25 cm kamen. Das gerade Ausstrecken der Arme schien bei dieser stattlichen Länge für die Fortbewegung in dem geräumigen Aquarium hinderlich zu sein; das Tier legte bald den einen, bald den anderen Arm in Krümmungen, und verkleinerte dadurch die von ihm eingenommene Bodenfläche. Dabei liess sich folgendes beobachten, wie es in Fig. 8 schematisch dargestellt ist. Ein zur Marschrichtung des kriechenden Tieres quer liegender Arm zeigte eine doppelte Biegung, durch welche sich drei Abschnitte abgrenzten. Der erste zentrale Abschnitt (*I.*) hatte seine Längsachse quer zur Marschrichtung, beim zweiten (*II.*) stimmte dieselbe mit der Marschrichtung überein, während der dritte (*III.*) mit seiner Längsachse wieder quer dazu, also parallel mit *I* orientiert war. Doch bestand zwischen *I* und *III* der wesentliche Unterschied, dass die Vorderkante von *I* sich durch die doppelte Krümmung in die hintere Kante von *III* fortsetzte, und dadurch auch natürlich die Füsschenreihe, welche in *I* voranging, in *III* die hintere wurde. Sämtliche Füsschen von *I* und *III* bewegten sich nun prompt und sicher in

der Marschrichtung quer zu ihrer Längsachse. Das bedeutete, wenn man sich den ganzen Arm wieder ausgestreckt dachte, dass die Füßchen in *I* und *III* sich in ihrem Verhältnis zur Gesamtachse des Armes genau entgegengesetzt bewegten, da ja nicht die vordere, sondern die hintere Kante von *III* die Fortsetzung der vorderen Kante von *I* bildete. Der Armabschnitt *III* zeigte in seiner Füßchenbewegung eine scharfe Grenze zu *II*. In *II* berührten infolge der Krümmungen nicht alle Füßchen den Boden, doch war öfters auch hier die Bewegung derselben in der Marschrichtung voll-

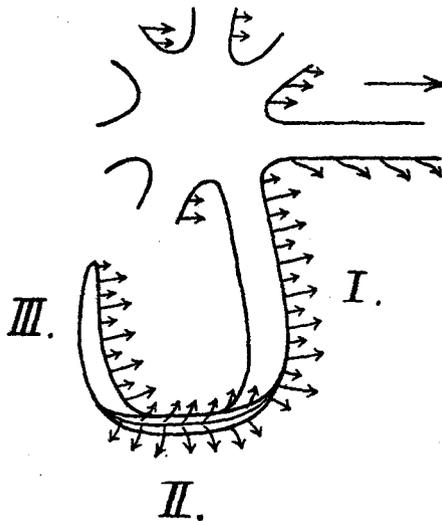


Fig. 8. Erklärung siehe Text S. 19 und 20.

kommen ausgeprägt. In anderen Fällen zeigte sich in *II* der Winkel der Füßchenbewegung zu der Armachse identisch mit dem in *I*, so dass er nicht der Marschrichtung entsprach. In *I* und *III* jedoch war sowohl, wenn der Arm rückwärts gebogen, als auch wenn er mit doppelter Biegung vorwärts gerichtet getragen wurde, stets die Koordination der Füßchen trotz der in beiden Abschnitten entgegengesetzten Richtung zur Gesamtachse des Armes eine vollkommene.

Ohne diese Einteilung der Arme in einzelne funktionell zwar dem Ganzen untergeordnete, doch in sich selbständig koordinierte Abschnitte würden bei diesem langarmigen Tiere, wenn die Bewegung aller Füßchen jedes Armes wieder einheitlich, d. h. im gleichen Winkel zur Gesamtlängsachse des Armes erfolgt wäre, der

zentrale (*I*) und periphere (*III*) Abschnitt mit ihren Füßchen einander direkt entgegengearbeitet haben, und bei dem Mangel einer neuen, den Krümmungen angepassten Koordination würde durch ein passives oder gar unzweckmässiges Verhalten in *II* und *III* ein bedeutender Ausfall in der gesamten Bewegungsarbeit eingetreten sein.

b. Die Richtung der Fortbewegung und die Nichtexistenz eines leitenden Hautnervennetzes.

Fragen wir uns nun, wodurch die jeweilige Richtung bestimmt wird, in welcher sich die Seesterne fortbewegen, so sind dafür die mannigfaltigen Reize verantwortlich zu machen, welche unter biologischen Verhältnissen auf diese Tiere einwirken. Wie wir an anderer Stelle ausführlich untersuchen wollen, spielen bei manchen Echinodermen die Belichtungsdifferenzen eine richtungsbestimmende Rolle, bei *Asterina* kommt auch eine negative Geotaxis hinzu, wohl bei allen wirken in hohem Maasse die chemischen Reize, welche von Nahrung und Beute ausgehen — mehrere *Asterias glacialis* sah ich aus fast 1 m Höhe vom Felsen herabklettern, als Fischfleisch ins Aquarium geworfen wurde —, dazu kommen noch chemische und Berührungsreize, wie sie von feindlichen Echinodermen ausgehen; einen *Echinaster sepositus* sah ich seine Füßchen schon vor der Berührung mit einem herankommenden *Ophioglypha* arme, erst recht aber danach, einziehen, und viele andere, so auch *Asterias glacialis*, gehen nach der Berührung durch eine *Luidia* meist in die Flucht, wie auch diese wieder der Berührung mit Echiniden und Asteriden oft ausweicht. Hält man einer *Asterina* einen Kochsalzkristall vor, so zieht sie die zuerst von der Lösung getroffenen Füßchen ein und flieht prompt vom Reizorte hinweg. Weiter spielen auch die mechanischen Bedingungen der Umgebung hier eine Rolle; Unebenheiten des Grundes wie der Felswand, im Wege liegende Steine oder das Erreichen der Oberfläche müssen die Bewegungsrichtung der Tiere verschiedenartig beeinflussen. Auch eine Verletzung, wie Neurotomie eines Armnerven, löst eine Fluchtbewegung vom Reizorte aus, wobei die diesem gegenüberliegenden Arme vorangehen. Experimentell kann man derartige Fluchtbewegungen am besten mit elektrischer Reizung bewirken und dadurch ziemlich jede beliebige Veränderung der Fortbewegungsrichtung eines kriechenden Tieres erzielen, welche dann immer dadurch zustande kommt, dass die Füßchen sämtlicher Arme genau in der Richtung vom Reizorte weg

ausgreifen und so den Seestern auf dem kürzesten Wege der Reizung entziehen. Für diese Versuche eignet sich wohl kaum ein Seestern besser als der an jedem Arme mit vier Reihen von Saugfüßchen ausgestattete *Asterias glacialis*, den man entweder an der seitlichen Glaswand eines hohen Bassins kriechen lässt oder in einem Aquarium mit Glasboden durch einen in der Entfernung von einigen Zentimetern darunter liegenden Spiegel beobachtet, eine Beobachtungsmethode, die für manche Zwecke beim Studium der Echinodermen von grossem Nutzen ist.

Wird *Asterias glacialis* etwa in der Mitte eines Armrückens mit tetanisierenden Induktionsströmen kurz gereizt, so ziehen sich zunächst sofort die der gereizten Hautstelle lokal zugeordneten Füßchen der Unterseite etwas ein, bei starkem Reiz kann sogar hier ein völliges Einziehen der Füßchen und ein Schliessen der Ambulakralfurche durch die von beiden Seiten sich herüberlegenden Adambulakralstacheln erfolgen. Dann beginnen zunächst in dem betreffenden Arm sämtliche Füßchen von der Reizstelle her sich nach dem zentralen Ende desselben hin vorzustrecken; sobald diese Bewegung als Ausdruck der sich fortpflanzenden Erregung bis zum Zentrum des Tierkörpers weitergeschritten ist, breitet sie sich durch den Nervenring und die übrigen Radialnerven in alle übrigen Arme aus, indem nun in diesen die Füßchen, von den zentralen Armenden beginnend, in der vom gereizten Arme her gleichsam kommandierten Marschrichtung, d. h. genau in der Richtung vom Reizorte weg, sich ausstrecken. Sobald sie die Glaswand berührt haben, beginnt das Fortkriechen in der angegebenen Fluchtrichtung. Die Reaktion tritt stets in dieser Weise ein, gleichgültig, ob das Tier sich in Ruhe festgesaugt hielt oder bereits in Bewegung befand; stets strecken sich sämtliche Saugfüßchen primär in der Fluchtrichtung vor, wobei besonders hervorzuheben ist, dass dies auch bei den peripher vom Reizorte liegenden Füßchen des gereizten Armes der Fall ist, bei welchen dies also zunächst ein Hinneigen zum Reizort bedeutet. Auch hier wieder treffen wir demnach eine höchst zweckmässige Organisation der Koordinationsmechanismen, denn würde auch nur dieser halbe Arm sich nach der anderen Seite, d. h. ebenfalls primär vom Reizort weg, aber zentrifugal bewegen, so würde er doch schon die nach der entgegengesetzten Seite gerichtete Fluchtbewegung des ganzen Tieres beträchtlich hemmen oder unmöglich machen.

Wenn die Haut des Armrückens nicht in der Mittellinie des Armes, sondern mehr seitlich gereizt wird, so ist die primäre Bewegung der Saugfüßchen in diesem Arme nicht zentralwärts nach dem Munde hin gerichtet, vielmehr erfolgt sie dann quer zur Arm-längsachse von der gereizten Armseite weg, so dass in diesem Falle also alle Füßchen des gereizten Armes vom Reizorte wegschlagen. Meist wird dabei auch der ganze Arm durch eigene Muskelbewegung vom Reizorte weggewendet. Sogleich strecken sich auch wieder in den anderen Armen die Füßchen in der gleichen Richtung wie im gereizten Arme vor, und in diesen erfolgt dann auch die weitere Flucht.

Preyer<sup>1)</sup>, welcher bereits einige Beobachtungen und Versuche über die Fluchtbewegungen der Asteriden und Ophiuren mitteilt, weist darauf hin, und ich brauche es wohl kaum zu wiederholen, dass diese Bewegungen nicht immer genau gradlinig, d. h. in einer vom Reizort durch den Mittelpunkt der Mundöffnung gezogenen Linie vor sich gehen. Es leuchtet ohne weiteres ein, dass die oben-erwähnten Faktoren, welche von den Seesternen als Reize empfunden werden, bei diesen Versuchen störend einwirken können; je mehr dieselben indessen ausgeschlossen werden, desto genauer in der geraden Richtung vom Reizorte weg erfolgt die Flucht, so dass wir dieses zuerst von Romanes und Ewart betonte Verhalten als ein durchaus gesetzmässiges betrachten dürfen.

Die erwähnten Versuche an *Asterias glacialis* sind übrigens mit geringer Modifikation besonders geeignet, von der Nichtexistenz eines leitenden Hautnetzes zu überzeugen, und es sei daher gestattet, auf dieses Thema, welches auch in der zweiten Mitteilung noch berührt werden soll, auch hier schon einzugehen. Durchtrennt man den Radialnerven eines Armes nahe der Basis desselben und lässt das Tier wieder zur Ruhe kommen, so kann man bei peripher von der Neurotomiestelle applizierter elektrischer Reizung der Rückenhaut des operierten Armes mit einwandfreier Sicherheit beobachten, dass sich alsbald alle Füßchen dieses Armes in Bewegung setzen, ja sogar der Arm selbst sich vom Reizort wegwendet, doch über den der Neurotomiestelle entsprechenden Armquerschnitt hinüber geht die Erregung nicht, die übrigen Arme bleiben mit dem ganzen Heere ihrer

1) l. c. S. 194.

Füsschen in völliger Ruhe. Reizt man dagegen einen der unverletzten Arme, so treten alsbald die oben beschriebenen Bewegungen der Saugfüsschen in allen Armen ein, nur im neurotomierten geht die Erregung wieder nicht über die Operationsstelle hinaus, und die peripher davon befindlichen Füßchen bleiben in Ruhe, bis sie passiv mitgezogen werden, um sich auch dann nicht an der koordinierten Bewegung in der Flucht-richtung zu beteiligen. Ja, man kann sogar den neurotomierten Arm durch nachträgliche Reizung seiner Rücken- und Seitenhaut zur entgegengesetzten Fluchtbewegung veranlassen. Auch wenn mir nicht noch zahlreiche andere Versuche zur Verfügung ständen, von welchen später noch die Rede sein soll, würde dieser Versuch wohl schon genügen, um Romanes zu widerlegen, welcher in einer an sich schon einen Widerspruch enthaltenden Ausdrucksweise sagt, Durchschneidung des Nervenringes oder der Armnerven zerstöre nur die „physiological continuity in the rows of ambulacral feet and muscular system of the animal, does not destroy physiological continuity in the external nerve plexus, for however much the nerve-ring and the nerve-trunks may be injured, stimulation of the dorsal surface . . . throws all the ambulacral feet and all the muscular systems of the rays into active movement. This fact proves that the ambulacral feet and the muscles are all held in nervous connexion with one another by the external plexus, without reference to the integrity of the main nerve-trunks“<sup>1)</sup>. Versuche an *Palmipes membranaceus* haben mir gezeigt, dass eine die Körpermuskeln verbindende Hautleitung nicht vorhanden ist, die am *Asterias glacialis* beweisen das Gleiche für die Füßchen.

Ich glaube, dass der Irrtum von Romanes, welchem sich Preyer, Hamann, Cuénot anschlossen, auf das von dem ja sonst als zuverlässig bewährten Forscher zufällig verwendete Versuchsmaterial zurückzuführen ist. Auch ich habe das Experiment an *Astropecten aurantiacus* anzustellen versucht und gefunden, dass man hier allerdings leicht irreführt werden kann. Dieses Tier saugt sich auf Glasboden nur wenig fest und steht sehr labil auf seinen vorgestreckten Füßchen, ausserdem stellt der fünfstrahlige Körper eine ziemlich starre Masse vor, welche durch Berührung an irgend-

1) G. J. Romanes, Jelly-fish, starfish and sea-urchins. A research on primitive nervous system p. 299 and 300. London 1885.

einer Stelle mit ziemlicher Sicherheit in toto etwas bewegt wird. Daher kommt es, dass bei lokaler mechanischer Reizung — elektrische scheint *Romanes* nicht angewendet zu haben — sich im starren Körper des ganzen Tieres eine Erschütterung fortpflanzen kann, durch welche die Füsschen der anderen Arme dann auch gereizt werden, wenn ein Radialnerv oder der Nervenring durchschnitten ist. Dass im besonderen für *Astropecten* auch sonst sich kein Grund zur Annahme eines etwa ihm allein unter den Asteriden zukommenden leitenden Hautnervenplexus ergibt, wird aus später zu erwähnenden Versuchen über das Graben im Sande noch hervorgehen. Es darf hinzugefügt werden, dass, wenn ein solches Netz den physiologischen Zusammenhang zwischen allen Füsschen garantieren würde, es eben gar nicht möglich wäre, eine Unterbrechung desselben durch Radialneurotomie festzustellen, wie sie *Romanes* doch selbst anfangs konstatierte.

Über die im Radialnervenstrang verlaufenden nervösen Verbindungswege zwischen Haut, Füsschen, Muskeln usw. wird in der nächsten Mitteilung berichtet werden. Schon *Preyer* kommt zur Annahme einer regelmässigen Gliederung der nervösen Elemente im Radialnerven, in seiner Arbeit finden sich auch einige dieser Verbindungen von Ganglienzellen und Nervenfasern in einem Schema<sup>1)</sup> zusammengefasst. Diese regelmässige Gliederung würde eine gangliöse Anschwellung in jedem, einem Armwirbel entsprechenden Abschnitte erfordern, wie sie indessen bisher nur bei den Schlangensterne beschrieben ist, während bei den Asteriden die Ganglienzellen unregelmässig in den Verlauf der Nervenfasern eingeschaltet sein sollen. An Objekten wie *Luidia ciliaris*, wo sich der ganze Nervenstrang in toto abziehen lässt, würde die histologische Nachprüfung dieser Verhältnisse nicht auf besondere Schwierigkeiten stossen.

Über die Richtung, in welcher abgetrennte Arme sich zu bewegen pflegen, gehen die Beobachtungen verschiedener Autoren etwas auseinander. Die Tatsache steht fest, dass auch völlig vom übrigen Seestern losgelöste Arme auf Sandboden und an der Glaswand zu kriechen vermögen. Mir ist nun aufgefallen, dass abgeschnittene Arme von *Asterias glacialis* wie von *Astropecten aurantiacus* und *pentacanthus* eine unverkennbare Tendenz zeigen, mit dem durchtrennten zentralen Ende voranzukriechen. Selbst

1) *W. Preyer*, l. c. S. 77.

wenn die Füsschen in diesem Teile des Armes eingezogen werden, schieben diejenigen der Armspitze doch den ganzen Arm in der Richtung nach seinem zentralen Ende hin vorwärts, und selbst wenn hier elektrische Reize appliziert werden, laufen die Arme oft zentralwärts weiter, oder es ändert sich die Richtung der Füsschenbewegung nur in die zur Längsachse quere, während ein Kriechen mit Spitze voran mir nur selten zur Beobachtung kam. Hiernach ist die Bewegungsrichtung abgetrennter Arme offenbar meist noch die gleiche, wie sie am ganzen Tiere sein würde, denn auch an diesem würden die Füsschen eines etwa durch Neurotomie verletzten Armes ja, wie aus den oben beschriebenen Beobachtungen hervorgeht, zentralwärts schlagen, um den Arm zwar gewissermaassen durch den Reizort durchzuziehen, doch den ganzen Seestern auf dem kürzesten Wege dem schädlichen Einflusse zu entziehen. Daraus, wie schon aus der Tatsache, dass überhaupt im abgeschnittenen Arme eine geregelte Marschbewegung zustandekommt, ergibt sich ohne weiteres, dass der Radialnervenstrang für die Koordination der Füsschen eines Armes genügt, während der Nervenring nur die Bewegungen der einzelnen Arme koordinierend verbindet.

Über die koordinierten Füsschenbewegungen, wie sie sich an der Selbstwendung der Seesterne aus Rückenlage beteiligen, soll in der hierauf bezüglichen Mitteilung berichtet werden.

### c. Das Eingraben im Sande.

Wenden wir uns nun zu der anderen, den früheren Beobachtern anscheinend fast völlig unbekannt gebliebenen Fortbewegungsart der Seesterne, dem Eingraben im Sande, so kann dasselbe zunächst als eine bei den Asteriden, und wie wir sehen werden auch den Ophiuren, ausserordentlich verbreitete Erscheinung bezeichnet werden; *Luidia ciliaris* wie die *Astropecten*arten *aurantiacus*, *pentacanthus*, *bispinosus*, *squamatus* pflegen sich im Aquarium durch völliges Vergraben dem Blick der Beschauer zu entziehen und bringen vielleicht den grössten Teil ihres Lebens unter dem Sande zu, andere Formen, wie z. B. *Palmipes membranaceus*, sieht man seltener und auch nur unvollkommen graben, bei *Asterina gibbosa* und *Panceri* geschieht es nur im anormalen Zustande, nach Verlust der negativen Geotaxis, wie an anderer Stelle noch ausgeführt wird, während endlich die *Asterias*arten und *Echinaster sepositus* diese Bewegungsform nicht zu kennen scheinen. Im allgemeinen kann man sagen,

dass die mit echten Saugscheiben an den Füßchen ausgestatteten Seesterne besser klettern, während diejenigen ohne präformierte Saugscheiben geschickter graben.

Ein Blick auf die Fig. 9/10 mag zunächst ein Bild davon geben, wie *Astropecten aurantiacus* es versteht, sich unsichtbar zu machen. Mit einiger Phantasie kann man sich danach unschwer vorstellen, wie die ausgestreckten Arme immer tiefer im Sande versinken, und wie der von den Armen verdrängte Sand an deren Rändern hervor-

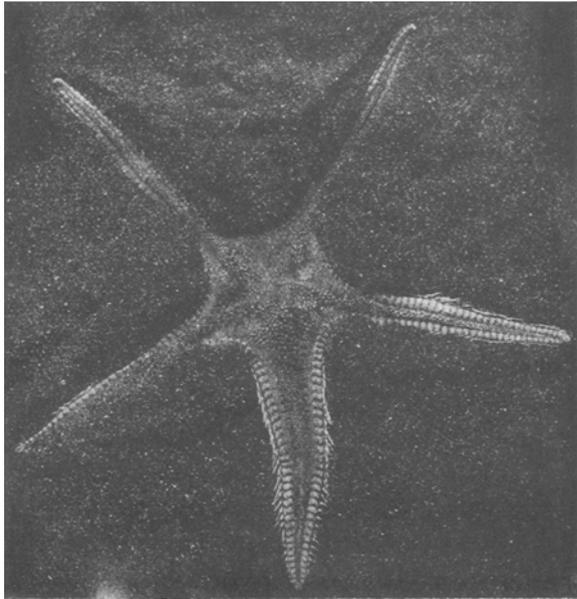


Fig. 9. *Astropecten aurantiacus* beim Eingraben im Sande.

quillt und sich wallartig erhebt, bis schliesslich nur noch ein sternförmiges Relief zu sehen ist, welches den eingegrabenen Seestern verrät, von dem bisweilen noch die Endknöpfe der Armspitzen hervorschauen. Dass bei dem photographierten Tiere der eine Arm nicht mitgrub, entspricht nicht dem Verhalten des normalen Tieres, ist vielmehr auf einen weiter unten zu erwähnenden Eingriff zurückzuführen.

Die das Eingraben ausführenden Organe sind wieder die Füßchen. Sie höhlen den Boden unter den Armen aus und schaffen den Sand seitlich heraus, der sich wallartig auftürmt, um nach der Rückenmitte der Arme wieder zusammenzusinken und sich dadurch

über dem Seestern wieder zu schliessen. Auch hier ist die Tätigkeit der Füsschen im ganzen Tiere völlig koordiniert, nur sind die dabei ausgeführten Bewegungen der Füsschen entsprechend der anderen Wirkung von den Gehbewegungen völlig verschieden. Um die Füsschen beim Graben zu beobachten, kann man sich den Umstand zunutze machen, dass infolge der nervösen Koordination ein Arm auch mitgräbt, wenn man ihn schräg an der Glaswand aufgerichtet hat, so dass seine Füsschen nur

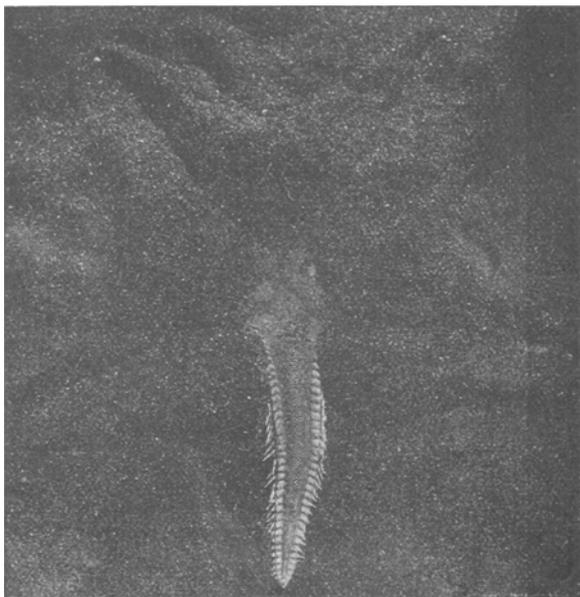


Fig. 10. *Astropecten aurantiacus* im Sande eingegraben. Der neurotomierte Arm hat nicht mitgegraben.

im zentralen Teile den Sand berühren, am übrigen Arme indessen ins Leere schlagen, wie Fig. 11 es zeigt. In dieser Photographie ist auch der Hauptunterschied der Füsschenbewegung mit derjenigen beim kriechenden Tiere deutlich zu erkennen: Die Füsschen beider Reihen des Armes strecken sich nicht wie beim Marschieren in gleicher Richtung aus, sie schlagen vielmehr seitlich auseinander. Ein Vergleich der schematischen Darstellungen der Füsschenkoordination beim Kriechen (Fig. 4) und beim Graben (Fig. 12) wird besser als Worte den Unterschied verdeutlichen.

Dementsprechend ergibt auch die Analyse der einzelnen Füsschenbewegung beim Graben eine Folge ganz andersartiger Phasen als wie

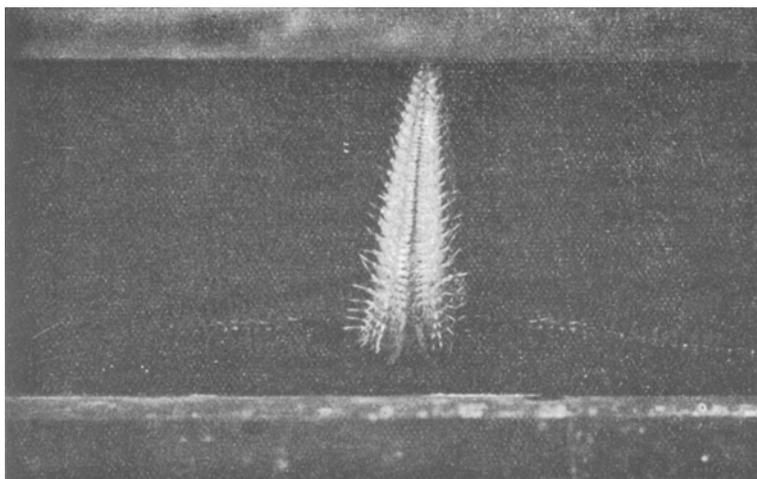


Fig. 11. *Astropecten aurantiacus* beim Eingraben. Die Füsschenbewegung ist an dem an der Glaswand hochgeschlagenen Arme sichtbar.

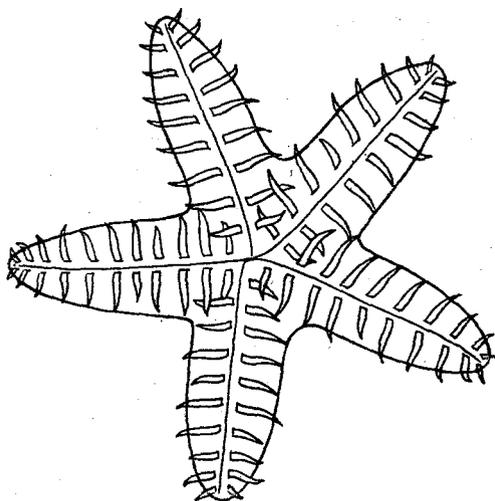


Fig. 12. Ventralseite eines grabenden Seesterns. Koordination der Füsschen beim Graben. Schematisch.

wir sie am gehenden Füsschen kennen lernten. In Fig. 13 sind dieselben nach Beobachtungen an *Astropecten aurantiacus* skizziert. Nach völligem Einziehen des Füsschens beginnt ohne Pause sofort

die neue Bewegung; es schwingt ohne Unterbrechung von der Aussenseite des Armes her, von wo aus es eingezogen wurde, nach der anderen Seite des Armes, also quer über die Ambulakralfurche hinüber, indem es sich gleichzeitig mehr und mehr wieder hervorstülpt (3 und 4). In einfacher oder S-förmiger Krümmung (5) holt es ziemlich weit nach dieser Seite aus, um dann, indem es sich noch immer weiter verlängert, zurückzuschwingen. Ist die senkrecht abstehende Stellung beinahe erreicht (8), so erfolgt die letzte Vervollständigung der Verlängerung, und nun setzt vom Stadium 9 aus mit einem Ruck, welcher das Füsschen in eine auswärts gebogene Stellung bringt, die neue Phase der eigentlichen Grabarbeit ein. Lang ausgestreckt mit etwas gekrümmter Spitze schlägt das Füsschen weiter auswärts und aufwärts (11—13), ohne durch den gehobenen Sand seine Form sonst zu verändern; nur vollzieht sich diese Bewegung im Sande etwas langsamer als wie im unbelasteten

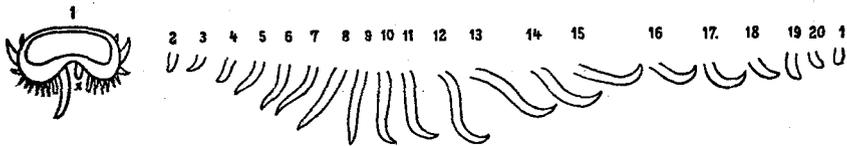


Fig. 13. Die aufeinanderfolgenden Bewegungsphasen eines Füsschens von *Astropecten aurantiacus* beim Graben. Bei 1 das Füsschen zur Orientierung im Querschnitt des Armes dargestellt (\*).

Zustande. In fast horizontalen Stellung (13) ist die Phase beendet, in welcher die Länge konstant blieb (8—13), und bei 13 setzt ruckartig ein erneutes Aufwärtsheben ein unter gleichzeitigem Beginn der Wiederverkürzung. In einfacher oder meist noch geschweifter Krümmung schlägt das Füsschen gegen die Armkante zwischen den feinen hier befindlichen Stacheln und zieht sich nun, dem Armskelett anliegend oder vielmehr etwas davon abgekrümmt, vollends zurück. Die ganze Bewegung dauert beim frei im Wasser schlagenden Füsschen etwa 14 Sekunden, bei wirklicher Grabarbeit länger, bis zu 24 Sekunden.

Die Füsschen wechseln sich in der Bewegung derartig ab, dass kaum ein Zurückrutschen von Sand in die unterhalb und längs des Armes ausgehöhlte Furche hinein vorkommt, doch ist ein symmetrisches Agieren der je einem Wirbel angehörigen zwei Füsschen wie sonst ein gesetzmässiger Wechsel nicht zu beobachten. Bei *Luidia ciliaris*, welche ich ebenso beim Eingraben durch die seitliche

Glaswand beobachtete, durchlaufen die Füßchen genau die gleichen Stadien der Bewegung wie bei *Astropecten*, so dass es überflüssig erscheint, die von *Luidia* aufgenommenen Skizzen mitzuteilen.

Wie Fig. 9 zeigt, sind die grabenden Arme im Gegensatz zum nicht grabenden stark seitlich zusammengedrückt, offenbar durch die quere Wirbelmuskulatur, denn die Haut selbst erweist sich durch ihre wulstartige Zusammenquetschung und die zwischen den Paxillen — jenen eigentümlichen Skelettanhängen, welche den Rücken bedecken — noch bestehenden Lücken als nur passiv beteiligt. Doch betätigt sich auch bei *Astropecten* die Rückenmuskulatur manchmal während des Grabens, wie die peristaltisch rotierenden Bewegungen der Haut der Körpermitte beweisen, wo in der zentralen Verlängerung der Arme fünf wulstartige Vorwölbungen auftreten, welche sich abwechselnd wieder einziehen; dass diese wogende Bewegung bei der eigentlichen Grabarbeit mitwirke, erscheint zweifelhaft, indessen sah ich sie bei *Astropecten pentacanthus* zugleich mit den Grabbewegungen der Füßchen wieder aufhören, und es scheint mir diese Bewegung mit der Grabbewegung in Zusammenhang zu stehen, da sich die hochgewulstete Haut der Armrücken am fertig eingegrabenen Tiere wieder glättet.

Die in mehreren Reihen an der Seitenkante der Arme übereinander stehenden Stacheln werden während des Grabens einzeln teils reflektorisch hochgeklappt, d. h. seitlich peripher und dorsalwärts angelegt (Fig. 9), teils erst durch die dagegenschlagenden Füßchen passiv hochgeklappt, stets bleiben sie aber während des weiteren Grabens wie auch im eingegrabenen Zustande dauernd in dieser Lage tonisch fixiert, wie leicht daraus hervorgeht, dass sie, wenn man einen eingegrabenen *Astropecten* aus dem Sande herausreisst, weder durch die Reibung im Sande sofort heruntergedrückt werden, noch auch der Schwerkraft folgend einzeln herabsinken, vielmehr in geordneten Reihen und an allen Armen ziemlich gleichmässig in ihre gewöhnliche seitlich und abwärts starrende Stellung (Fig. 1 a) zurückkehren. Diese Erscheinungen lassen sich in gleicher Weise an *A. aurantiacus*, *pentacanthus* und *squamatus* beobachten. Bei *Luidia* sah ich, wie die sich peripher umlegenden Stacheln durch ihre Berührung die Nachbarn ebendazu veranlassten, bis die ganze Reihe angeklappt war, doch ging dies Anlegen ebenso oft auch ausser der Reihe vonstatten.

Das Graben erfolgt nun beim normalen Seestern stets in allen

Armen synchron, bei *Astropecten* und *Luidia* meist so lange, bis das Tier völlig im Sande verschwunden ist. Wird es indessen gestört, so hören auch alle Arme wieder gleichzeitig auf in ihrer Füßchenbewegung. Bei einer *Luidia* konnte ich auch in diesen Bewegungen eine gewisse Selbständigkeit einzelner Armabschnitte beobachten, welche darin zum Ausdruck kam, dass mittlere Armteile, unter welche ich Glasplatten brachte, die beiderseits davon von den im Sande liegenden Armteilen ausgeführten Grabbewegungen nicht mitmachten.

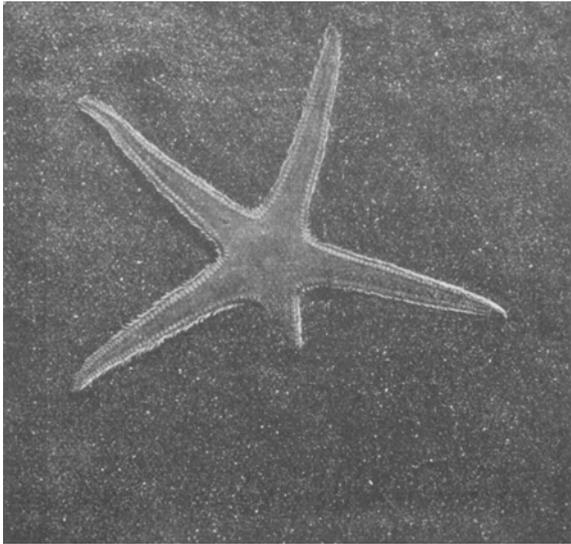


Fig. 14. *Astropecten pentacanthus*. Der neurotomierte Arm allein eingegraben.

Anders verhält sich die Bewegung wieder nach Neurotomie eines Armes. Dann zeigt sich wieder die völlige funktionelle Abtrennung desselben, indem er, wie in Fig. 9 und 10, nicht mitgräbt, wenn die anderen graben, oder, wie Fig. 14 es zeigt, allein gräbt, während die anderen Arme koordiniert eine andere Bewegung ausführen, die hier an der schwachen gleichsinnigen Aufwärtskrümmung der Armspitzen zu erkennen ist: das ganze Tier sucht der durch das Eingraben des einen Armes bewirkten Bewegungshemmung zu entgehen, d. h. es wird ein Fluchtreflex ausgelöst, und das Tier befreit sich durch eine rotierende Bewegung des ganzen Körpers. Doch selbst als die vier Arme davonlaufen und den neurotomierten Arm passiv nachziehen, sieht man an diesem die Füßchen

noch immer weiter die seitlich ausschlagenden Grabbewegungen ausführen. Auch nach der Durchschneidung des Radialnerven kann also das von der Neurotomiestelle periphere Armstück noch graben, doch nicht mehr koordiniert mit den anderen Armen, während der von der Operationsstelle zentrale Stumpf mit diesen in funktioneller Verbindung bleibt. Durchschneidung des Nervenringes beiderseits eines Armes hat die gleiche physiologische Isolierung desselben zur Folge. Oft kommt es doch noch zum völligen Eingraben eines derartig operierten Tieres; wenn man indessen die Grabarbeit selbst beobachtet, so zeigt sich die Unabhängigkeit des betreffenden Armes an dem von der Bewegung der normalen Arme zeitlich verschiedenen, oft auch verlangsamten oder mit Unterbrechung vor sich gehenden Graben. Auch die Natur vollzieht gelegentlich derartige Experimente: an einem frisch eingelieferten *Astropecten pentacanthus* fiel mir auf, dass zwei Arme beim Eingraben nicht mittaten; in beiden war die Wirbelsäule gebrochen und dadurch eine Kontinuitätstrennung des Radialnerven erfolgt.

Auch wenn man bei *Astropecten pentacanthus* an einem Arm die Rückenhaut abschneidet, gräbt derselbe übrigens nicht mehr mit, weil die Füßchen sich tonisch einziehen.

Wie ein neurotomierter, so kann auch ein abgeschnittener oder durch Autotomie abgetrennter Arm noch in sich koordiniert graben. An einem noch im Zusammenhang mit der ihm zugehörigen Ecke des zentralen Nervenringes abgeschnittenen Arme von *Astropecten pentacanthus* konnte ich auch eine in beiden Füßchenreihen zeitlich unabhängige und abwechselnde Gräbebewegung beobachten, wodurch ein seitliches Schwanken des Armes im Sande zustande kam.

Diese Unabhängigkeit beider Füßchenreihen bei dem Graben war auch an einem Artgenossen des letztgenannten Tieres angedeutet, welcher sich durch eine merkwürdige individuelle Angewohnheit von allen sonst beobachteten Asteriden unterschied. Während diese stets senkrecht in die Tiefe gruben, so dass das über ihnen sich im Sande modellierende sternförmige Basrelief genau ihren Aufenthalt anzeigte, grub dieser *Pentacanthus* stets schräg in den Sand hinein, so dass sich seine Lage gegen die des zurückbleibenden Sandreliefs um ca. 4 cm in gerader Richtung verschob. Die Arme waren dabei seitlich etwas schräg aufgerichtet, und hierdurch wie

durch das Überwiegen der Bewegung in je einer der im übrigen in normaler Weise grabenden Füsschenreihen jedes Armes kam die exzeptionelle Fortbewegung während des Grabens zustande. Was nun aber noch weit mehr überraschte, war die Beobachtung, dass diese Erscheinung, welche auch nach Abschneiden einiger Arme unverändert blieb, sich auch an den abgetrennten Armen zeigte, die auch einzeln noch stets mit einer Kante voran sich schräg in den Sand eingruben, wodurch sie freilich, wenn die vorangehende Kante oberflächlich im Sande eingegraben war, häufig nach dieser Seite umkippten.

Vom vergleichend psychologischen Standpunkte aus erscheint diese Beobachtung bemerkenswert, da sie offenbar zeigt — soweit sich hier der ursächliche Zusammenhang durchschauen lässt —, dass ein als individuelle Ausnahme auftretender Reflexmechanismus den einzelnen peripheren, koordinierenden Teilen des Nervensystems innewohnt.

Biologisch betrachtet erscheint uns diese Art des Eingrabens, die ich sonst nur noch an einem einzigen *A. squamatus* angedeutet fand, als die zweckmässigere, da sie nicht so genau den Aufenthaltsort des Tieres verrät, welcher sonst sehenden und tastenden Feinden oder Beutetieren durch die charakteristische Sandfigur vielleicht erkennbar wird.

Was überhaupt die biologische Bedeutung des Eingrabens im Sande betrifft, so darf man diese wohl aus dem Erfolge erschliessen. Der Seestern entzieht sich dadurch ziemlich vollkommen jeglicher Störung und Beunruhigung durch die Aussenwelt. So pflegen diese Tiere sich besonders nach dem Fressen in den Sand zurückzuziehen; oft sieht man auch einen *Astropeëten* sich über der Nahrungsbeute, etwa einem Haufen Muscheln, vergraben, wobei diese dann gleichzeitig in seinem Schlunde verschwinden, und alsbald die Rückenhaut des gefrässigen Tieres prall hervorwölben. Ferner graben sie sich wie die *Ophiuren* besonders nach längerer Beunruhigung ein, und häufig schliesst sich das Eingraben unmittelbar der Selbstwendung aus Rückenlage an. Im übrigen ist es mir oft unerfindlich geblieben, warum in einem Falle das Graben erfolgte, im anderen nicht. Es scheint zur Auslösung des Grabreflexes eine Konstellation zahlreicher Faktoren zu gehören, und es ist mir nicht gelungen, ihn experimentell mit völliger Sicherheit herbeizuführen. Nur konnte ich gelegentlich beobachten, dass elektrische Reizung während des Grabens,

falls sie nicht eine kriechende Fluchtbewegung auslöst, mit einer Beschleunigung des Grabens beantwortet wird, und dass an einem *Astropecten aurantiacus*, welcher durch häufiges Umdrehenlassen aus Rückenlage ermüdet war, das unterbrochene Graben wieder weiterging, wenn er vom Rücken her leise beunruhigt wurde.

Das Wiederausgraben aus dem Sande in normaler Lage beginnt bei den *Astropecten*arten mit gleichzeitigem Aufwärtskrümmen mehrerer, häufig dreier Arme, welche durch diese Dorsalbiegung den Sand grösstenteils abschütten und so wieder Bewegungsfreiheit erlangen. Wird *Astropecten* in Rückenlage mit Sand zugedeckt, so erfolgen normale Grabbewegungen der Füsschen, wodurch sich der Sand beiderseits der Arme zum gleichen Relief wie beim Eingraben aufhäuft und das Tier sich befreit, während z. B. eine ebenso zugeschüttete *Asterina*, die ja normalerweise nicht gräbt, den Sand durch Gehbewegungen der Füsschen entfernt. Die *Asteriden* kommen zum Fressen aus dem Sande hervor; so kann man sie durch Fischfleisch, das ins Aquarium geworfen wird, allenthalben hervorlocken; ferner kommen sie auch, wenn das Wasser nicht durchlüftet und erneuert wird, wohl aus Sauerstoffhunger wieder zur Oberfläche, die sie auch bei sonstigen schwereren Schädigungen vor dem Absterben aufsuchen.

#### 4. Die koordinierten Füsschenbewegungen beim Graben und Laufen der Schlangensterne.

Wie über das Graben der Seesterne bisher noch nicht berichtet war, so ist dieselbe Bewegungsart auch bei Schlangenternen ebenfalls unbekannt geblieben, bis auf eine Erwähnung bei Mitsukuri und Hara <sup>1)</sup>, welche *Amphiuriden* tief im Sande eingegraben fanden.

Auch hier handelt es sich indessen um eine häufig zu beobachtende Erscheinung. Eine frische Lieferung von *Ophioglypha lacertosa* entzieht sich meist im Aquarium schnell den Blicken, indem sich die Tiere, zum Teil mit den Armen übereinanderliegend, in den Sand eingraben, so dass nur die feinen, in einfachem oder S-förmig geschwungenem Bogen dorsalgekrümmten Armspitzen noch hervorschauen. Auch bei den *Ophiuriden* geschieht das Graben mittels der

1) Zitiert nach O. Hamann, Die Schlangensterne. In Bronn's Klassen u. Ordn. 1901 S. 890.

Ambulakralfüsschen, welche durch seitliches Auseinanderschlagen die Sandkörner zwischen den Stacheln der Armkanten herauswerfen und dadurch schnell beiderseits einen Sandwall aufhäufen, zwischen welchen die Arme versinken. Zum Schlusse beobachtet man zuweilen seitliche Bewegungen der Armspitzen, welche auch über die Körperscheiben des Tieres noch Sand hinüberschaufeln. Die Stacheln legen sich beim Graben reflektorisch an und bleiben so tonisch fixiert. Wie bei den Asteriden ist die Grabbewegung der Füsschen völlig koordiniert und geschieht beim normalen Tiere in allen Armen gleichzeitig, durch Neurotomie eines Radialnerven wird jedoch der funktionelle Zusammenhang völlig unterbrochen, wie Versuche an Ophioglyphen leicht ergeben. An autotomierten Armen, welche auch hier noch in normaler Weise zu graben imstande sind, wie am unverletzten Tiere, fand ich einige Male, dass noch prompter wie bei den Seesternen auf leise Berührung der Rückenhaul das Graben einsetzte. Es wird hierdurch die Auffassung des Eingrabens im Sande als eine Art der Fluchtbewegung gestützt.

In etwas anderer Weise vergräbt sich die leuchtfähige *Ophiopsila annulosa* im Sande. Hier helfen, wenn die Füsschen die Hauptarbeit geleistet haben, die Arme selbst bedeutend nach, indem sie sich, oft einzeln und zeitlich unabhängig voneinander, durch die gegrabenen Furchen nach der Körperscheibe heranziehen und durch weiteres Wühlen das ganze Tier bis über 2 cm tief in den Sand hineinbohren, wo es die langen Arme in vielen Windungen dicht um die Scheibe knäuelartig zusammendrängt. Auch bei *Ophiopsila* hat mechanische Reizung während des Grabens oft tieferes Graben und engeres Zusammenrollen zur Folge.

In ähnlicher oder gleicher Weise vergraben sich auch *Ophiopsila aranea*, *Amphiura squamata*, *filiformis* und *Chiajei* im Sande; dagegen sah ich *Ophioderma longicauda*, welche sich zwischen Steinen zu verstecken pflegt, wie auch *Ophiothrix fragilis*, die ich allerdings nur wenig im Sandbassin beobachtete, niemals graben.

Zur Auslösung der Grabbewegungen ist offenbar wie bei den Seesternen so auch bei den Schlangenternen ein Zusammentreffen bestimmter äusserer Faktoren erforderlich, unter welchen die Berührung der Füsschen mit Sand die Hauptrolle spielt; denn auf Glasboden treten niemals die in beiden Reihen der Füsschen auswärts gerichteten Bewegungen ein. Wenn man indessen einer auf dem Rücken liegenden Ophioglypha Sand aufstreut, so befreit sie

sich auch in dieser Stellung durch typische Grabbewegungen, genau wie wir es bei den grabenden Seesternen kennen lernten.

Die sonstigen lokomotorischen Funktionen der Füßchen der Ophiuriden habe ich bereits an anderer Stelle<sup>1)</sup> besprochen, wobei ich auch schon Gelegenheit fand, auf die bei verschiedenen Arten verschieden ausgebildete Fähigkeit, an vertikalen Glaswänden zu haften, hinzuweisen. *Ophioglypha lacertosa* und *Ophioderma longicauda* sah ich niemals an der Glaswand haften; doch klettert letztere ganz geschickt an rauher Felswand hoch, indem sie sich mit den einzelnen Armwindungen den Unebenheiten anschmiegt.

Hier will ich noch auf die nervöse Koordination der Füßchen eingehen.

Bereits Oestergren<sup>2)</sup> hat beobachtet, dass sich die Füßchen während der Bewegungen der ganzen Arme, welche ja hauptsächlich den Schlangensterne vorwärtsbringen, in der Richtung der Fortbewegung vorstrecken, und bezeichnet es auch als nicht ganz ausgeschlossen, dass die Füßchen in dieser Weise, also wie bei den Seesternen, ein wenig zur Fortbewegung des Körpers mitwirken könnten. Das ist nun tatsächlich der Fall; sie können sogar zu den alleinigen Organen der Lokomotion werden. Eine *Ophiopsila annulosa*, welcher vier ihrer Arme durch Autotomie oder Abschneiden bis auf kurze Stummel gestutzt waren, bewegte sich, den letzten Arm vorantragend, allein durch die koordinierte Bewegung der Füßchen vorwärts wie ein Seestern. Diese Art ist daher auch nach so bedeutender Verstümmelung der Arme, welche bekanntlich durch Regeneration ersetzbar sind, keineswegs so hilflos, wie es andere, z. B. *Ophioglypha*, sind. Bei dieser wie auch bei *Ophioderma*, welche beide mit weit ausgreifenden Bewegungen ihrer Arme fast sprungartig vorgehen, finden die Füßchen wohl kaum Gelegenheit, sich an der Fortbewegung zu beteiligen; doch sind sie während der Armbewegungen meist in abwechselndem Ausstrecken und Einziehen begriffen.

Während die Füßchen schon ohne besonderen Reiz auch noch an einzelnen auf dem Rücken liegenden Armstücken sich hin und her bewegen oder abwechselnd vorstrecken und zurückziehen, er-

1) E. Mangold, Biol. Zentralbl. Bd. 28 S. 169. 1908.

2) Oestergren, Über die Funktion der Füßchen bei den Schlangensternen. Biol. Zentralbl. Bd. 24 S. 559. 1904.

folgt letzteres auch stets auf mechanische oder elektrische Reize. Bei ganz leiser Berührung gelingt es manchmal, ein Füsschen nur zu bewegen, ohne dass es sich einzieht. Sonst zieht es sich bei schwachem Reize allein ein; etwas stärkere Reizung verbreitet sich hier wie bei den Asteriden auf die Nachbarn und gegenüber. Auch auf Berührung der Rückenhaut oder der Stacheln erfolgt leicht Einziehen der Ambulakralfüsschen. In Kokain werden sie unregbar.

Ähnlich wie die übrigen Füsschen verhalten sich auch die als Mundfühler bezeichneten, in der Umgebung des Mundes schon den zentralen Armenden angehörigen Füsschen, in welchen Preyer und Cuénot Geruchsorgane erblicken wollen. Diese schlagen, wie ich bei *Ophioglypha* beobachtete, in unregelmässigem Wechsel in die Mundspalten hinein und wieder hervor, bleiben dann auch einige Zeit wieder in Ruhe horizontal gestellt. Auf mechanischen, elektrischen oder Kochsalzreiz reagieren sie meist nur mit lebhaften Hin- und Herbewegungen; doch gelingt es auch, sie zu völligem Einziehen zu bringen.

### 5. Die Retraktion und Extension der Füsschen.

Im vorhergehenden haben wir die normalen Bewegungen der Ambulakralfüsschen beim Kriechen und Graben der Seesterne und Schlangensterne kennen gelernt und mittels Durchschneidungs- und Reizungsversuchen die Einheitlichkeit und geregelte Ordnung der gemeinsamen Tätigkeit der einzelnen Füsschen auf die Funktion der zentralen Nervenstränge, des Nervenringes und der Radialnerven zurückführen können. Nur bei intakten Nervensträngen sahen wir eine vollkommene Koordination der Bewegung sämtlicher Füsschen des ganzen Tieres, welche sich je nach der verschiedenen Art der Tätigkeit in verschiedener Richtung zur Längsachse der Arme stets abwechselnd vorstreckten und einzogen. Wenn auch bereits beiläufig auf die Abhängigkeit dieser Extensions- und Retraktionsbewegungen von direkten und indirekten Reizen mehrfach hingewiesen wurde, so erübrigt es doch noch, auf die dabei zu beobachtenden Erscheinungen im Zusammenhange einzugehen, um die Analyse mehr ins einzelne zu führen.

Die normalen Bewegungen der Füsschen beim Kriechen und Graben zeigen eine unverkennbare Rhythmizität; doch handelt es sich, wie aus dem früher Gesagten hervorgeht, um einen Rhythmus,

welcher durch äussere Reize lokaler oder allgemeiner Art ausserordentlich leicht und in sehr verschiedener Weise verändert werden kann. Bereits Bottazzi<sup>1)</sup> hat von den rhythmischen Bewegungen der Ambulakralfüsschen von *Astropecten aurantiacus* und *Luidia ciliaris* Kurven aufgezeichnet und ist für den rein myogenen Ursprung derselben eingetreten, ein Standpunkt, welcher der mehr und mehr zur Geltung kommenden Anschauung, wie sie Paul Schulz über die Natur der automatisch rhythmischen Erscheinungen entwickelt hat, widerspricht und auch für den speziellen Fall bereits von Bethe<sup>2)</sup> als nicht sicher bewiesen angezweifelt wurde. Meine eigenen Untersuchungen haben mir wenig Grund gegeben, mich der myogenen Hypothese anzuschliessen, vielmehr weisen alle Beobachtungen und Versuche auf reflektorische Entstehung und Beeinflussung hin. Auch Tiedemann, Romanes<sup>3)</sup> und Preyer<sup>3)</sup> haben schon die Beeinflussung der Extension und Retraktion durch äussere Reize und ihre Abhängigkeit vom Nervensystem zum Gegenstand der Untersuchung gemacht. Besonders auf die Preyer'schen Versuche und Schlüsse werde ich noch zurückkommen.

Was nun zunächst die unmittelbare Reizung der Füsschen angeht, so wird diese, sei sie mechanisch, elektrisch oder chemisch, am unverletzten Tiere, ausser bei ganz schwachem Reize, welcher auch nur eine Hinbewegung des Füsschens zum Reizort zur Folge haben kann, stets mit Retraktion beantwortet. Bei ganz schwacher Reizung gelingt es, ein Füsschen allein zum Einziehen zu bringen. Die Frage, ob es sich dabei etwa um eine direkte Wirkung des Reizes auf die Muskulatur handelt, oder um eine indirekte oder reflektorische, ist bei diesen zarten, mit Nerven versehenen Organen leider bis jetzt nicht zu entscheiden gewesen, wie es bei den Asteriden und überhaupt den Echinodermen, ausgenommen die Holothurien, weder operativ noch pharmakologisch gelungen ist, mit einiger Sicherheit muskulöse und nervöse Elemente voneinander funktionell zu isolieren. Jedenfalls scheint die reflektorische Erregung normalerweise eine grosse Rolle zu spielen; denn schon bei geringer

1) Bottazzi, Contributions to the physiology of unstriated muscular tissue. Part IV. The action of electrical stimuli upon the oesophagus of *Aplysia depilans* and *Aplysia limacina*. Journ. of Physiol. vol. 22 p. 501. 1897/98.

2) Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems S. 391. Leipzig 1903.

3) l. c.

Steigerung der Reizstärke lässt sich eine mit dieser wachsende Ausbreitung des Erregungsgebietes beobachten, welche hier, wie wir sahen, nur durch Vermittlung des Radialnerven zustande kommen kann. Es folgen zunächst nach beiden Seiten die benachbarten wie die gegenüberstehenden Füsschen, bis sich schliesslich sämtliche Füsschen des zugehörigen Armes einziehen, wobei die Ambulakralfurche sich vom Reizorte beginnend peripher- wie zentralwärts schliesst. Dieses Ergebnis trifft zu für alle untersuchten Arten, *Astropecten*, *Asterias* und *Luidia*. Wir haben oben bereits erfahren, dass auch ein mit der zugehörigen Ampulle isoliertes Füsschen von *Luidia* sich auf Reizung einzieht, wobei jedoch ebenfalls die Frage nach der Natur des Vorganges offen bleiben muss, da direkte und indirekte und auch reflektorische Erregung in Betracht kommen kann.

Preyer hat hervorgehoben, dass der gleiche Reizerfolg wie am intakten Tiere sich auch an abgeschnittenen Armen beobachten lässt, doch nur bei *Astropecten* und *Asterias*, während bei *Luidia* in diesem Falle meist nur eine lebhafte Bewegung der Füsschen ohne Einziehung erfolgt, und er hat im Zusammenhange hiermit die bei *Luidia* schneller als bei den anderen genannten Seesternen sinkende Erregbarkeit betont. Auch ich fand bei diesen die Retraktion auf Reize am isolierten Arme unverändert erfolgen, während bei *Luidia* meist jene oben beschriebenen Bewegungen der Füsschen eintraten (Fig. 3).

Reizung des Radialnerven in der Ambulakralfurche ergibt am abgeschnittenen Arme bei *Asterias* und *Astropecten* ein Einziehen der Füsschen zunächst in der Umgebung der Reizstelle, wobei sich die Ambulakralfurche schliesst, dann aber wieder eine Ausbreitung des Reizes, welche im Einziehen der übrigen Füsschen des zugehörigen Armes und je nach der Stärke des Reizes auch der anderen Arme zum Ausdruck kommt. Bei *Luidia* tritt indessen nach Preyer am abgeschnittenen Arme auf Radialnervenreizung nur lebhafte Bewegung und Extension der Füsschen, doch keine Retraktion ein. Um diesen Unterschied zwischen *Asterias* und *Astropecten* einerseits und *Luidia* andererseits zu erklären, nimmt Preyer an, dass bei letzterer eine grössere Abhängigkeit der Radialnervenstränge („Ambulakralmark“) vom Nervenring („Ambulakralgehirn“) besteht, nach dessen Abtrennung die Retraktion nicht mehr eintreten könne. Wie aus meinen Versuchen hervorging, kann dieselbe indessen auch noch am isolierten Präparate erzielt werden.

Die Extension der Füsschen erfolgt am unverletzten Tier bei allen drei Seesternarten am leichtesten nach Reizung der Rückenhaut, welche indessen lokal eine Einziehung der Füsschen bewirkt; doch die Füsschen ober- und unterhalb der Reizstelle und bei stärkerem Reize auch die in anderen Armen strecken sich hervor, bei dorsozentraler Reizung in allen Armen, vom Munde her beginnend. Hier unterscheidet sich der lokale Erfolg, die Retraktion, von der irradiierenden Erregung, welche in Extension der Füsschen zum Ausdruck kommt. Wir haben diese Reaktion auf dorsalen Reiz bereits oben bei Besprechung der Fluchtbewegungen des *Asterias glacialis* erwähnt.

Die biologische Bedeutung dieser Extension auf dorsalen Reiz wie der Retraktion auf ventralen Reiz hat Preyer treffend hervorgehoben: „gegen einen Angriff von oben wäre ausgedehnte Retraktion der Füsschen unten nutzlos, die Flucht kann retten; wogegen ein Angriff vom Boden aus durch Extension der Füsschen nur erleichtert würde wegen Oberflächenvergrößerung“. (S. 76.)

Die Extension bezeichnet Preyer als einen stets zentralen Vorgang. Auch im abgeschnittenen Arme lässt sich dieselbe durch dorsale Reizung hervorrufen; nach Verletzung der Nervenstränge jedoch soll sie „beeinträchtigt oder aufgehoben“ sein. Romanes dagegen fand, dass dorsale Reizung auch nach beliebiger Verletzung der Nervenstränge lebhafte Bewegung zur Folge habe. Tatsache ist, dass Verletzung der Radialnerven stets eine funktionelle Trennung der vorher dadurch verbundenen Teile bewirkt, da das von Romanes und Preyer noch angenommene Hautnervennetz nicht existiert. Doch andererseits kann nach meinen Versuchen auch nach völliger Entfernung oder Zerstörung des Radialnerven, wie ja sogar am isolierten Füsschenpräparat doch noch, und besonders bei *Luidia*, die Beweglichkeit der einzelnen Füsschen bestehen bleiben und Extension wie Retraktion spontan stattfinden. Trotz der Preyer'schen Versuche kann man also die Extension kaum als zentralen Vorgang bezeichnen in dem Sinne, dass sie etwa von der Intaktheit der zentralen Nervenstränge abhängig sei. Ebenso könnte man durch andere Versuche verleitet werden, die Retraktion für einen zentralen Vorgang zu halten. So erfolgt bei *Astropecten aurantiacus* oft nach völliger Entfernung des Radialnerven in den zugehörigen Füsschen kein Einziehen auf starken mechanischen Reiz hin, während dasselbe normalerweise schon auf schwache Reize eintritt.

Auch die Preyer'sche Erklärung des unterschiedlichen Verhaltens von *Asterias* und *Luidia* gegen ventrale Reize, welches darin zum Ausdruck kommt, dass letztere auf starke Reize schon bald mit Extension reagiert, *Asterias* dagegen zunächst mit Retraktion, und erst nach wiederholter Reizung mit Extension, scheint mir nicht stichhaltig; sie setzt sich auch in direkten Widerspruch mit der oben angeführten Hypothese Preyer's, dass bei *Luidia* eine grössere Abhängigkeit der Radialnerven vom Nervenring besteht als bei *Asterias*, indem jetzt einfach genau das Umgekehrte angenommen wird. (S. 77).

Endlich scheint mir für die Preyer'sche Voraussetzung einer funktionellen Ungleichwertigkeit des zentralen Nervenringes und der Radialnerven weder in den Versuchen dieses Autors ein genügender Beweis zu liegen, noch auch sprechen meine eigenen Versuche dafür.

Das Hauptergebnis seiner Versuche hat Preyer in seinem „Ambulakralgesetz“ zusammengestellt, welches indessen mehr eine Zusammenfassung eines Teiles der Tatsachen als einen eingehenderen Erklärungsversuch darstellt. Es besagt, dass ein Reiz, betreffe er die Haut des Rückens oder ventral den Radialnerven (Preyer nennt dies stets den „ventralen“ Reiz), wenn er am unversehrten Seestern nur eine lokalisierte Wirkung ausübt, allemal ausschliesslich mit einer Einziehung, niemals einer Extension der Füsschen, beantwortet wird. „Ist der ventrale Reiz so stark, dass seine Wirkung irradiert, dann tritt ebenfalls zunächst am Reizbezirk eine zentrifugale und zentripetale Retraktion, weiterhin aber eine Extension der Füsschen, sogleich (bei *Luidia*) oder nach wiederholter Reizung (bei *Asterias*) ein. Wenn ein lokaler dorsaler Reiz irradiert, so ist stets eine allgemeine Extension vom Zentrum aus die Folge, niemals eine Retraktion.“ (S. 74.)

Zu den Reizungsversuchen bilden diejenigen mit Durchschneidung der Radialnerven eine wesentliche Ergänzung. Auch durch die Neurotomie werden Extension und Retraktion der Füsschen in gesetzmässiger Weise ausgelöst. Dabei zeigen sich regelmässige Unterschiede in dem peripher von der Durchtrennungsstelle des Nerven oder des ganzen Armes liegenden Teile und dem zentralen Stumpfe des verletzten Armes bzw. dem ganzen übrigen Tiere.

Romanes und Ewart erwähnen, dass beim Common starfish (nach Preyer *Uraster rubens*) nach Neurotomie des Radialnerven im zentral davon liegenden Abschnitte Einziehen der Füsschen er-

folgte, während dieselben im peripheren Armteile in Bewegung blieben. Bei *Astropecten aurantiacus* beobachteten die Forscher ein umgekehrtes Verhalten. Ich habe mit so wenigen Ausnahmen, dass ich es fast als gesetzmässig bezeichnen möchte, das erstgenannte Verhalten bei *Astropecten aurantiacus* und *pentacanthus*, *Asterias glacialis* und *Luidia ciliaris* eintreten sehen: Wurde der Radialnerv durchschnitten, so streckten sich nach kurzem Einziehen die Füsschen im peripheren Teile sämtlich hervor, während sie sich im zentralen Stumpfe einzogen oder eingezogen blieben. Am abgeschnittenen *Astropecten*arm liess sich die Erscheinung noch prompter auslösen als am intakten Tiere. Meist kamen nach einer Radialneurotomie zuerst die Füsschen an der Armspitze hervor und so weiter bis zur Schnittstelle oder doch bis auf einige Wirbel entfernt an diese heran, während im übrigen Arme die Füsschen eingezogen blieben. Besonders deutlich war es an einem abgeschnittenen Arme von *Astropecten aurantiacus*, dessen Füsschen bereits stundenlang eingezogen waren; die Füsschen kamen nach Durchschneidung des Radialnerven im peripheren Teile hervor, und als der Arm in Bauchlage gebracht wurde, wurde er durch die zentralwärts schlagenden Füsschen vorwärts bewegt, obgleich die zentral der Neurotomiestelle befindlichen Füsschen eingezogen blieben. Öfters kamen nach der Operation auch nur die Füsschen an der Armspitze heraus.

Wie die Durchschneidung des Radialnerven wirkte auch die operative Abtrennung des ganzen Armes, wodurch nach unseren Erfahrungen ja auch weiter keine nervösen Organe ausser dem Radialnerven verletzt werden, und ebenso war es auch besonders deutlich bei der Autotomie zu beobachten. Wenn eine *Luidia* infolge einer starken peripheren Reizung oder Verletzung einen Arm abwarf, so konnte man schon vorher an den Füsschen erkennen, an welcher Stelle die Abtrennung erfolgen würde; peripher von derselben kamen sie maximal hervor, während sie im zentralen Stumpfe eingezogen blieben oder sich einzogen. Fig. 1a und b zeigt zwei Armstücke, die durch Autotomie getrennt werden, im Augenblicke der Abtrennung fixiert. Im zentralen Stücke a sind die Füsschen eingezogen, im peripheren, sich ablösenden Teile b maximal extendiert. Dabei ist auch die starke Dorsalkrümmung im abfallenden Stücke zu sehen. *Luidia* autotomiert besonders leicht nach Neurotomie; und stets sieht man dann erst die Füsschen des peripheren Teiles sich vorstrecken,

gleich danach aber auch die des zentralen Armstückes von der Operationsstelle bis zu derjenigen, wo die Autotomie erfolgen soll. Im autotomierten Arme bleiben dann die Füßchen in lebhaftester Bewegung. Manchmal erfolgt die Autotomie auch bevor noch die Füßchen maximal extendiert sind; dann kommen sie aber gleich danach weit hervor.

Bei der Vergleichung dieser Ergebnisse der Durchschneidung des Radialnerven mit denjenigen nach Reizung desselben fällt besonders das unterschiedliche Verhalten des von der Neurotomiestelle peripheren und des zentralen Armabschnittes bzw. ihrer Füßchen ins Auge. Da es sich in beiden Fällen um eine Alteration der nervösen Substanz handelt, so liegt es nahe, anzunehmen, dass das unterschiedliche Verhalten durch die verschiedene Intensität des bei völliger Durchtrennung des Nerven jedenfalls grösseren Reizes bedingt werde. Doch muss auch an die Möglichkeit eines durch die Neurotomie bewirkten Ausfalles tonischer Erregungen gedacht werden. Diese Annahme wird besonders dadurch wahrscheinlich gemacht, dass in einem Arme mit völlig eingezogenen Füßchen nach der Nervendurchschneidung nicht die der Reizstelle benachbarten Füßchen zuerst sich hervorstrecken, sondern die Extension von der entfernten Spitze des Armes her erfolgt. Danach könnte man sich vorstellen, dass die Füßchen durch eine tonische Erregung eingezogen waren, die nach der Durchtrennung des Nerven aufgehoben wird. Vom zentralen Nervenring her kann aber diese tonische Erregung nicht ausgehen, da der Versuch am abgetrennten Arme ebenso ausfällt, und da ja in dem zentral von der Neurotomiestelle liegenden Abschnitte des abgetrennten Armes die Füßchen in der Einziehung verharren. Wenn aber der Tonus vom Radialnerven selbst ausgeht, so ist durch die Durchtrennung desselben an einer Stelle keine prinzipielle Veränderung gesetzt worden.

Mir scheinen die Tatsachen für eine funktionelle Trennung der bei der Retraktion und Extension in Betracht kommenden Innerervationsvorgänge zu sprechen. Dann wäre es möglich, dass der starke Reiz der Nervendurchschneidung peripherwärts in einer Extension, zentralwärts in Retraktion der Füßchen zum Ausdruck kommt. Dass im Gebiete eines Radialnerven gleichzeitig Extensionsbewegungen und tonische Retraktion oder zentralgerichtete tonische Extension und peripher gerichtete Kriechbewegung stattfinden kann, lehrten ja bereits die oben erwähnten Versuche und Beobachtungen an der

zugleich fressenden und kriechenden *Asterina gibbosa* und am *Astropecten pentacanthus* mit teilweise abgetrennter Rückenhaut.

Bemerkenswert scheint mir übrigens die Übereinstimmung der in Rede stehenden Erscheinungen, d. h. des unterschiedlichen Verhaltens der Füßchen peripher und zentral der Neurotomiestelle, bei *Luidia* und *Astropecten* noch deshalb, weil nur die erstere auf die Neurotomie hin zu autotomieren pflegt, während *Astropecten* selbst völlig funktionsunfähige Armstücke noch tagelang mit sich herumschleppt. Trotz dieses prinzipiellen Unterschiedes sind offenbar die Vorgänge im Nervensystem beider Arten auf gewisse Eingriffe hin die gleichen.

Eine völlige Klärung der bei der Retraktion und Extension der Ambulakralfüßchen in Betracht kommenden Erscheinungen und ihrer Abhängigkeit von den Funktionen des Nervensystems ist wohl erst von erneuten speziellen Untersuchungen zu erwarten. Dabei muss auch das antagonistische Verhalten der Füßchen und Ampullen in Berücksichtigung gezogen werden. Obleich sie nicht zu einem präzisen Abschluss führten, glaubte ich doch, um späteren Untersuchern vielleicht einige Arbeit zu ersparen, meine diesbezüglichen Versuchsergebnisse im Rahmen der übrigen Untersuchungen mitteilen zu sollen, wie ich zum Schlusse dieser ersten Mitteilung auch noch eine merkwürdige Beziehung zwischen Extension und Retraktion der Füßchen und dem Zustande der Rücken- haut und ihrer Gewebelemente nicht unerwähnt lassen möchte.

Als gesetzmässige Erscheinung hatten wir oben die Tatsache erwähnt, dass auf Reizung der Rücken- haut Einziehung der lokal zugeordneten und Extension der übrigen Füßchen erfolgt, welche dann meist die Flucht- bewegung des Seesternes zustande bringen. Hiermit scheint eine weitere auffallende Tatsache in Einklang zu stehen, dass nämlich die Entfernung der Rücken- haut mit dauerndem Einziehen der Füßchen beantwortet wird. Beiläufig haben wir schon erwähnt, dass die Füßchen eines enthäuteten Armstückes von *Astropecten pentacanthus* sich nicht an der beiderseits im Arme sonst nicht gestörten koordinierten Marsch- bewegung beteiligen, so wenig wie am Graben im Sande. Es mag gleich hervorgehoben werden, dass ich diese Erscheinungen nur bei *Astropecten pentacanthus* beobachtet habe, hier aber regelmässig; bei *Asterias* und *Luidia* sind dagegen derartige Störungen durch Hautverletzung nicht zu beobachten, selbst abgetrennte Arme kriechen nach Abtrennung der

Rückenhaut weiter. Am ganz enthäuteten Stumpfe bleiben wohl etliche Füßchen etwas eingezogen, doch wenn der Arm z. B. durch Autotomie abgeworfen wird, so kommen wieder alle hervor. Auch einem *Astropecten aurantiacus* konnte ich einen ganzen Arm enthäuten, ohne dass dessen Füßchen an der Beteiligung bei der Fluchtbewegung gestört worden wären, und auch ein abgehäuteter isolierter Arm zeigte die Füßchen nur am zentralen Ende eingezogen. Bei *Pentacanthus* jedoch blieben die Füßchen an denjenigen Armstellen, wo die Haut abgetrennt wird, tagelang völlig eingezogen, um nur in seltenen Fällen und dann auch nur wenig weit wieder hervorzukommen. Besonders an den Armspitzen sieht man sie dann wieder etwas in Extension.

Es scheint sich um eine genaue lokale Zuordnung von Haut und Füßchen zu handeln. Wird die Haut nur durchschnitten, parallel und entlang an einem Armrande, so ziehen sich nur die Füßchen auf der gleichen Seite der Ambulakralfurche ein und auch wieder nur soweit der Schnitt reicht, während die der anderen Seite ungestört an den Marschbewegungen teilnehmen, wie die Spiegelbeobachtung leicht erkennen lässt.

Ein Schnitt durch die Haut in genau rechtwinkliger Richtung zur Armlängsachse beeinflusst dagegen die Füßchen nicht, ebenso wenig ein Längsschnitt, wenn er ganz genau in der Medianlinie geführt ist; sobald der letztere indessen nur wenig von der Richtung abweicht, so gehen die Füßchen gleich bedeutend weniger häufig und ausgiebig mit als im übrigen Arme.

Nach Entfernung der Rückenhaut gelang es auch durch Neurotomie nicht mehr, die Füßchen zur Extension zu bringen. Doch konnte ich beobachten, dass an einem dorsal völlig enthäuteten Tiere die Füßchen einiger Arme sich wieder vorstreckten, als den anderen die nach der Operation freiliegenden Reihen der Ampullen durchschnitten wurden.

Das ganze Verhalten spricht für das Vorhandensein nervöser Bahnen, welche die einzelnen Stellen der Rückenhaut mit den lokal zugeordneten Füßchen verbinden und deren Reizung wie Verletzung, vermutlich auf dem Wege über den Radialnerven, die Bewegungen der Füßchen hemmt und ihre Retraktion zur Folge hat.