

Die Leuchtorgane von *Acholoe astericola* Clprd.

Von

Fritz Kutschera.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Innsbruck.)

Mit Tafel VI und 7 Figuren im Text.

Für die Zuteilung des vorliegenden Themas bin ich meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. K. HEIDER, zu Dank verpflichtet. Prof. HEIDER und Herrn Privatdozenten Dr. A. STEUER, dem Assistenten des Zoologischen Institutes, habe ich für das rege Interesse an meiner Arbeit und für manche Anleitung und Anregung, Herrn Prof. Dr. v. DALLA-TORRE für die freundliche Unterstützung bei Beschaffung der Literatur bestens zu danken.

Meinem Kollegen, Herrn Dr. FALGER, dessen Studien über die Lichterscheinungen an *Acholoe astericola* Clprd. demnächst im biologischen Centralblatt erscheinen werden, danke ich für die Freundlichkeit, mit der er mir seine wertvollen Präparate, die mir viel technische Mühe ersparten, zur Verfügung stellte.

Dem Vorstand des physiologischen Instituts unsrer Universität, Herrn Prof. Dr. HOFMANN, sage ich Dank für die Überlassung des elektrischen Reizapparates, der Leitung der k. k. Zoologischen Station in Triest für die reichliche und rasche Zusendung des lebenden Materiales, der vor allem ein positiver Erfolg der Reizversuche zugeschrieben werden muß.

Allgemeines.

Über die feineren biologischen Vorgänge bei der Luminiscenz der Organismen sind wir noch wenig unterrichtet.

Vielfach ist dafür unsre mangelhafte Kenntnis der histologischen Apparate, mit deren Hilfe das Leuchtphänomen zustande kommt, die Ursache.

Insbesondere bei den Metazoen kann man nur auf Grund eingehender histologischer Untersuchung mit gleichzeitiger Berücksichtigung der Erscheinungen am lebenden Tier, Klarheit über die komplizierte Mannigfaltigkeit der Lichtproduktion erringen.

Ist es doch für die Theorie der organischen Luminiscenz vor allem wichtig, für jeden einzelnen Fall herauszufinden, ob wir bei einem Leucht tier von »intracellulärer« oder »extracellulärer« Luminiscenz sprechen dürfen.

In der Liste der leuchtenden Tiere finden sich noch manche zweifelhafte oder widersprechende Angaben über ein und dasselbe Tier, bald wird es als leuchtend, bald als nicht leuchtend angeführt. Am unsichersten aber werden die Angaben, wenn es sich um Feststellung der eigentlichen Leuchtorgane, oder die Ergründung der Bedingungen des Leuchtens handelt. Ein Nachprüfen veralteter Angaben oder neue Untersuchungen über histologische Fragen, die dabei in Betracht kommen, erscheint da als Notwendigkeit.

Von diesen Gesichtspunkten aus war es verlockend, sich an die Untersuchung des Leuchtvermögens von *Acholoe astericola* Olprd. zu machen, jenes polychaeten Anneliden, der in den Ambulacralrinnen von *Astropecten* häufig zu finden ist. Die Fähigkeit dieses Wurmes, auf Reiz hin die Deckschuppen des Rückens, die Elytren, in intensivem Licht erstrahlen lassen zu können, hat schon im Jahre 1878 den italienischen Forscher PANCERI¹ zu einer genaueren Untersuchung der Elytren dieses Tieres und einiger verwandten Formen angeregt.

PANCERI glaubte die Nervenenden in der Elytre als den Sitz des Leuchtens ansehen zu müssen. Seine Arbeit blieb die einzige, die sich mit auf das Leuchtvermögen von *Acholoe astericola* direkt beziehlichen histologischen Fragen befaßte.

JOURDAN (1885) scheint als erster an Querschnitten den histologischen Aufbau einiger leuchtender Polynoiden untersucht zu haben. Er bezeichnet die durchschnittenen Muskelfasern an der Unterseite der Elytren als jene Zellen, die den »phosphoreszierenden Schleim« enthalten.

Auf die Zeichnungen, die JOURDAN gibt, sei an passender Stelle hingewiesen.

Die Tatsache, daß von 1885 an keine neueren Untersuchungen über unser Thema vorliegen, muß um so auffallender erscheinen, als

¹ Die benutzte Literatur ist am Ende dieser Arbeit in alphabetischer Reihenfolge der Autorennamen angegeben.

Acholoe leicht zu beschaffen ist und das Tier ein sehr kräftiges Licht ausstrahlt, welches sogar bei Tage kaum übersehen werden kann.

Habitusbild des Tieres.

(Textfig. 1.)

Acholoe astericola ist ein dorsoventral abgeplatteter Wurm, dessen Länge im Mittel 4—5 cm und dessen Breite 4 mm beträgt. Am Kopfe sitzen vier kleine schwarze Augen, die dem Cerebralganglion aufzuliegen scheinen, und drei Cirren, von denen der mittlere, nach vorn gerichtete, viel kräftiger entwickelt ist, als die beiden seitlichen.

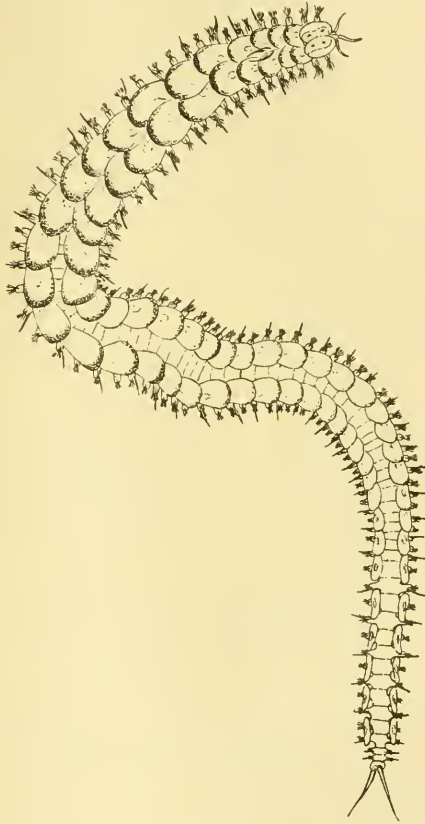
Die Zahl der Rumpsegmente wechselt sehr und dürfte durchschnittlich mit 100 anzu- geben sein.

Die Segmente tragen abwechselnd Dorsalcirren oder Elytren. Beide Anhänge sind als homologe Gebilde aufzu- fassen, welche alte Ansicht die jüngst erschienene Arbeit HANS DUNCKERS neu bestätigt hat.

Die Elytren sind zart- häutige Schuppen, die auf dem muskulösen Elytren- träger, dem Elytrophor, wie der Hut eines Pilzes aufsitzen. Ihre Umrißform variiert etwas; am ehesten kann man sie mit einer Bohne vergleichen, deren eines Ende verdickt ist.

Die Elytren sind beweg- lich, auffallend ist die Er- scheinung, daß sie durch starke Kontraktionen der Elytrophormuskulatur leicht abgeworfen werden können.

Ihr freier Rand ist in der Regel mit einem Halbmond dunklen Pigmentes geziert, der aber auch gänzlich fehlen kann.



Textfig. 1.

Habitusbild von *Acholoe astericola* nach lebendem Tier (dreimal vergrößert).

Acholoe bewegt sich in charakteristischen wurmartigen Krümmungen mit Hilfe der borstenbewehrten Parapodien weiter. Die kräftigen Parapodien lassen einen ventralen und dorsalen Ast erkennen. Im ventralen Ast, der den kleinen Ventralcirrus trägt, stecken vier bis fünf starke, einziehbare Borsten.

Der dorsale Ast ist ähnlich wie der ventrale mit Borsten ausgestattet und trägt entweder den kräftigen Dorsalcirrus und die T-förmige Kieme oder die Elytre.

Gegen das hintere Körperende zu werden die Segmente kleiner.

Das letzte Segment, an dessen ventraler Seite die Afteröffnung mündet, trägt keine Parapodien mehr, wohl aber zwei stark entwickelte Dorsalcirren, die nahe aneinander gerückt sind, und die auf einen Höcker reduzierten Ventralcirren.

Acholoe lebt, wie schon erwähnt, in den Ambulacralrinnen von *Astropecten*-Arten als Raumparasit, ohne den Wirt irgendwie zu schädigen, verläßt mitunter auch seinen Zufluchtsort und kriecht auf dem Seestern umher.

Das Tier ist mit seiner Farbe der Färbung der Umgebung angepaßt, in der es sich aufzuhalten pflegt.

Sein rosaroter oder hellbrauner Körper, an dessen Ventralseite über das ganze Tier hin drei dunkle Streifen laufen, schmiegt sich an die Färbung der Ambulacralrinnen des Seesternes so an, daß ihn sogar das menschliche Auge beim Durchsuchen der Armfurchen des Wirtes leicht übersehen kann, besonders auch deswegen, weil die Elytren durchscheinend sind und in ihrer Färbung den Füßchen des Seesternes ähnlich sehen.

Eigene Beobachtungen am lebenden Tier. Reizversuche.

Zunächst kam es mir bei den Untersuchungen des lebenden Tieres darauf an, den Ort des Leuchtens möglichst genau festzustellen.

PANCERI gibt auf seiner Taf. III, Fig. 2 u. 3 Bilder, durch die er darstellt, wie die ganze Elytre in grünlichem Schimmer erstrahlt. Im Text spricht er aber auch von einer »porzione semilunare«, die leuchtet, und gibt auch dementsprechende Abbildungen (Fig. 10 u. 11 seiner Taf. III).

Kollege Dr. FALGER, der sich mit dem Leuchtphänomen bei *Acholoe astericola* eingehend beschäftigte, fand, daß nur der hintere Rand der Elytre, jener halbmondförmige pigmentierte Streif, Licht ausstrahle.

HASWELL (1882) wieder gibt für *Polynoe* an, daß die ganze Elytre leuchtet, mit Ausnahme einer dunklen centralen Partie, die der Ansatz-

stelle des Elytrophors entspricht, »wo das lichtproduzierende Gewebe abwesend zu sein scheint«.

Meine eignen Beobachtungen ermöglichten es mir, die widersprechenden Angaben in Einklang zu bringen.

Ich stellte meine Untersuchungen an Tieren an, die mir von der k. k. zoolog. Station in Triest zugesandt wurden. Die Tiere wurden in ihrer natürlichen Wohnung, den Seesternen, in Gläsern mit frischem Seewasser von Triest nach Innsbruck geschickt und die Versuche an ihnen möglichst bald vorgenommen, da das Leuchtvermögen von *Achlooe* im Aquarium wahrscheinlich wegen Mangels an Nahrung — ich arbeitete im Winter — rasch abnahm.

Als Reize verwendete ich entweder einfache mechanische Eingriffe (Berührung, Stoß, Durchschneiden der Tiere . . .), Reize, die den natürlichen Verhältnissen am nächsten kommen, oder elektrische Ströme. Letztere Methode hat vor chemischer Reizung den großen Vorteil, daß man den Augenblick der Reizung genau wählen kann und daher eine Beobachtung des Leuchtvorganges leichter möglich ist.

Bei der elektrischen Reizung verwendete ich einen Induktionsapparat mit verschiebbarem Rollenabstand. Im primären Kreis war ein BUNSENSches Tauchelement, im sekundären Kreis waren 10 312 Drahtwindungen eingeschaltet.

Ein DUBOIS-RAYMONDScher Schlüssel ermöglichte das Öffnen und Schließen des Stromes. Als Pole wurden Stanniolstreifen verwendet, auf die das Objekt gelegt wurde, und die auf einer als Objektträger zweckmäßig zugeschnittenen Glasplatte aufgeklebt waren. Auf dem einen Streifen wurde ein Stück Stanniolpapier beweglich angebracht, so daß der Abstand der Pole beliebig vergrößert und verkleinert werden konnte, was sich, da ich es mit verschiedenen großen Objekten zu tun hatte, als praktisch erwies.

1. Beobachtungen bei mechanischer Reizung.

Trotz der zahlreichen Beobachtungen, die ich machen konnte, sah ich nie, daß ein Tier spontan aufleuchtete.

Immer war zur Auslösung der Lichterscheinung ein Reiz notwendig. Bei ganz frischen Tieren bedurfte es allerdings nur einer ganz geringfügigen Ursache, um das Aufblitzen des Lichtes zu bewirken. Es genügte schon, wenn ein Wurm über den andern hinschwamm und dabei eine leichte Berührung erfolgte. Sofort leuchteten die auf diese Weise gereizten Elytren in intensivem grünlichen Lichte auf.

Dieselbe Erscheinung trat ein, wenn ein Tier bei seinen heftigen

schlängelnden Bewegungen sich selbst z. B. mit der Schwanzspitze berührte.

Nachahmen kann man solche leichte Berührungen durch Be-
tupfen mit einer Nadel. Dabei erfolgt dieselbe Reaktion.

Geht man zu stärkeren Reizen über, indem man über die Elytren mit einer Nadel hinstreicht oder das Tier mit einem scharfen Schnitt durchtrennt, so blitzen alle gereizten Elytren intensiv auf. Das Licht ist in allen diesen Fällen intermittierend, die Elytren blitzen innerhalb mehrerer Sekunden 20—30 mal rasch hintereinander auf. Das Licht ist so kräftig, daß man es bei hellem Tage sehen kann.

Beim raschen Durchschneiden des Tieres ist es interessant zu beobachten, daß nur der caudalwärts gelegene Abschnitt — man kann vom Tier mit demselben Effekt wiederholt Stücke abschneiden — an allen seinen Elytren das Lichtphänomen zeigt, die Vorderhälfte des Tieres hingegen völlig ungereizt bleibt und an ihr keinerlei Lichterscheinung auftritt. Die Reizleitung kann also nur vom Kopf gegen den Schwanz zu erfolgen. Meist kriecht der Vorderteil ruhig weiter, als ginge ihm das Hinterende gar nicht ab. Dieses Verhalten des Tieres ist ein günstiger Umstand für die Untersuchungen im Binnenlande, wo man bei Arbeiten an lebenden marinen Tieren ja fast immer mit Materialmangel zu kämpfen hat, weil man das ungereizt gebliebene Vorderende zu weiteren Versuchen wie ein frisches Tier verwenden kann.

Schon mit freiem Auge, noch besser unter der Lupe, sieht man, daß an frischen Tieren die ganze Elytre aufleuchtet, mit Ausnahme ihrer centralen Partie, der Ansatzstelle des Elytrophors, die dunkel bleibt.

Doch beobachtete ich auch einige Male an Elytren des stark gestreckten Schwanzteiles, die sich flach schüsselförmig einklemmten (siehe Textfig. 1), daß bei ihnen gerade die centrale Partie helleuchtender erschien als der Rand.

PANCERI gibt ein Bild (Fig. 11 auf seiner Taf. III), in dem er die Insertionsstelle des Elytrophors als hellen Halbmond malt, was sich vielleicht mit meiner Beobachtung deckt.

Eine Wiederholung der Versuche am selben Tier war in vielen Fällen möglich, wenn man es entsprechend lange sich in frischem Seewasser erholen ließ.

2. Genauere Beobachtungen bei elektrischer und mechanischer Reizung.

Bei elektrischer Reizung sind die Lichterscheinungen im wesentlichen dieselben wie bei mechanischer.

Schickt man den Strom durch ein ganzes Tier — die Reizschwelle ist je nach dem Zustande des Wurmes eine verschieden große — oder durch Stücke des Tieres, so leuchten alle Elytren ziemlich gleichzeitig auf.

Auch einzelne Elytren können bei Anwendung stärkerer Ströme zum Leuchten gebracht werden.

Man arbeitet bei diesen Versuchen praktisch unter einem schwarzen Tuche, weil man so nach Belieben Licht und Dunkel wechseln oder auch, was manchmal günstig ist, im Halbdunkel beobachten kann.

Als ich auf Grund histologischer Untersuchungen die eigentlichen »Leuchtorgane«, Papillen und Drüsen, gefunden hatte, richteten sich meine Reizversuche auf bestimmte Ziele:

- 1) Wollte ich womöglich isolierte einzelne »Leuchtpunkte«, die den Leuchtorganen entsprechen sollten, statt des gleichmäßigen Lichtschimmers beobachten;
- 2) den Austritt von Leuchtsekret sehen;
- 3) das vermutete Secret auch an eingetrockneten Tieren oder getrennt vom Tier leuchtend beobachten, angeregt durch die Versuche GIESBRECHTS, die er mit seinen leuchtenden Copepoden angestellt hatte;
- 4) die Abhängigkeit des Leuchtens von der Einwirkung des Nervenreizes genauer erforschen.

Für die ersten drei angeführten Punkte waren meine Versuche von negativem oder zweifelhaftem Erfolg begleitet.

Es gelang mir trotz aller Mühe bei der mikroskopischen Beobachtung nicht, einzelne »Leuchtpunkte« herauszufinden, ein Mißerfolg, der begreiflich erscheint, wenn man sich Vorstellungen darüber macht, wie das Leuchten eigentlich zustande kommt. An späterer Stelle sollen diese Gedanken zusammenhängend dargestellt sein.

Den Austritt von Leuchtsecret aus der Papille zu beobachten, könnte nur bei exakter Einstellung eines Leuchtorgans bei starker Vergrößerung unter gleichzeitiger Reizung des Objekts gelingen. Vor allem ist notwendig, daß das Leuchtorgan noch möglichst »geladen« zur Beobachtung kommt, weil nur so die Wahrscheinlichkeit vorhanden ist, daß überhaupt noch Secret da ist. Dieser ungeretzte Zustand der Leuchtorgane läßt sich bei der mikroskopischen Untersuchung aber kaum verwirklichen.

Wählt man ein ganzes frisches Tier zur Untersuchung, so ist eine genaue Einstellung des Papillenporus kaum möglich, weil sich das Tier bewegt, da man ihm, um es nicht zu reizen, unter dem Deckgläschen eine gewisse Bewegungsfreiheit gönnen muß. Zwängt man hingegen

das Tier zwischen Deckglas und Objektträger ein, um es bewegungslos zu haben, so wird es durch den Druck gereizt, und die Leuchtdrüsen entleeren sich, bevor man zur Beobachtung kommt.

Auch Kokainisierung des Wurmes führte zu keinem Erfolg, weil das nicht gänzlich gelähmte Tier sich bei Reizung doch noch bewegte, eine totale Lähmung aber die Lichterscheinung unmöglich machte.

Für die mikroskopische Untersuchung zum Studium des Secretausflusses günstiger wäre die einzelne Elytre, weil an ihr die Leuchtpapillen bei Anwendung von Diaphragmen ohne gedrückt zu werden beobachtet werden können.

Aber hier besteht die Schwierigkeit wieder darin, daß das Abtrennen der Elytre vom Tier ein starker Reiz ist, der alle Leuchtorgane zur Entladung bringt. Immer, auch an kokainisierten Tieren, leuchten die abgelösten Elytren lebhaft auf, mag die Abtrennung nun mit scharfem Schnitt oder auch durch vorsichtiges langsames Loslösen erfolgen.

Am besten — theoretisch wenigstens — würde noch folgender Weg zum Ziele führen: Man trennt Elytren von den Tieren ab und läßt die abgetrennten Elytren sich in Seewasser (etwa 1 Stunde lang) erholen. Dann bringt man sie vorsichtig in Seewasser unter das Deckgläschen, stellt sich eine Papille unter starker Vergrößerung ein und reizt sodann elektrisch.

Aber auch auf diese Weise konnte ich Secretausfluß mit Sicherheit nicht beobachten.

Umsonst auch versuchte ich die rohere Methode, mit einem Druck auf das Deckgläschen die letzten Reste des Secretes aus den Leuchtpapillen herauszuquetschen.

Nun brachte ich Tusche in das Seewasser, in der Hoffnung, daß durch den Secretaustritt die Tuschpartikel verdrängt würden. Tatsächlich bildeten sich bei leichtem Druck auf das Deckgläschen um die Leuchtpapillen zarte helle Ringe. Doch wage ich nicht zu behaupten, daß es wirklich Secretmengen waren, die in dem hellen Hof um die Papille ihren Ausdruck fanden.

Es wäre auch möglich, daß durch den Druck einfach die dunkle Tuschlösung rings um die Papille verdrängt wurde und so der helle Hof entstand.

Ein weiterer Versuch, den auch GIESBRECHT mit seinen Copepoden anstellte, war der, *Acholoe* in reinem Glycerin elektrisch zu reizen. Es sollte auf diese Weise das durch Reizung abgeschiedene Secret bei Zuströmen von Seewasser leuchten.

Die Tiere wurden aber in Glycerin rasch abgetötet, und dies war

wohl die Ursache, daß überhaupt kein Leuchtsecret abgeschieden wurde, ein Aufleuchten demnach auch nach Zusatz von Seewasser nicht erfolgen konnte. Zerzupfen und Zerreißen der Elytren führte ebenso zu keinem Erfolg.

Die Zartheit des ganzen Leuchtorgans, wie sie die histologische Untersuchung zeigt, ließ von vornherein annehmen, daß nur minimale Secretmengen vom Tiere produziert werden. Da das Secret auch farblos und durchsichtig zu sein scheint, so ist die direkte Beobachtung um so mehr erschwert.

Die minimale Menge des Secretes und die eigentümliche Lagerung der Leuchtorgane in flachen Gruben der Elytrenoberfläche machen es verständlich, daß es nicht möglich ist, das Leuchtsecret abzustreifen und sein Leuchten auch nach räumlicher Trennung vom Tiere zu beobachten.

Ich versuchte, das Secret mit Filtrierpapierstückchen abzuwischen und ließ den abgestrichenen Schleim eintrocknen. Dabei aber erschien es mir von vornherein zweifelhaft, ob ich wirklich Leuchtsecret isoliert hatte und nicht vielmehr nur den Schleim, mit dem *Acholoe* auch sonst am Körper bedeckt ist.

Ein Wiederbefeuchten mit Seewasser der mit Secret getränkten Papierstückchen ergab keinerlei Leuchtreaktion.

Ebenso erfolglos blieb die Zufuhr von Seewasser zu eingetrockneten Tieren, ob diese nun vor der Eintrocknung gereizt oder nicht gereizt worden waren. Das Leuchtsecret verliert also seine Fähigkeit zu leuchten sehr bald.

Zum Eintrocknen legte ich die Tiere auf Filtrierpapier. Dabei bemerkte ich, daß die Tiere einen Zustand durchmachten, in dem sie völlig bewegungslos waren, aber, in frisches Seewasser übertragen, wieder zu neuem Leben erwachten.

Tiere in solchem Stadium, das ich als »Trockenstarre« bezeichnen will, schienen mir für weitere Untersuchung mittels elektrischer Reizung günstig zu sein, denn sie boten den Vorteil völliger Bewegungsstarre, und doch war in ihnen das Leben noch nicht erloschen.

Auf Grund histologischer Bilder hatte ich mir die Idee gebildet, daß die secretorische Tätigkeit der Leuchtdrüsen direkt durch Nervenreize erregt werden könne. War diese Idee richtig, so konnte ich nun durch Versuche an den durch die Eintrocknung muskelstarrten Tieren den Beweis dafür liefern.

Ich legte das »trockenstarre« Tier — bei einiger Übung findet man den richtigen Moment dieses Zustandes leicht heraus —, ohne es

mit Seewasser zu benetzen, auf die Elektroden des Reizapparates und schickte den elektrischen Strom hindurch.

Das Tier leuchtete in seiner ganzen Länge ruhig und gleichmäßig auf. Das Licht war kontinuierlich, in einem besonders günstigen Falle konnte die Erscheinung mit allmählichem Erlöschen des Lichtschimmers etwa eine halbe Minute lang beobachtet werden. Verwendete ich schwache Reize, so konnte ich das Leuchtphänomen durch Öffnen und Schließen des Stromes einigemal unterbrechen und wieder hervorrufen. Die Elytren blieben während des Leuchtens vollkommen ruhig, die Muskeltätigkeit war demnach ausgeschaltet, nur die Reizbarkeit der Nerven noch erhalten.

Es ist durch die Experimente mit »trockenstarren« Tieren eine Handhabe gegeben, den unter normalen Verhältnissen intermittierend, blitzartig sich abspielenden Leuchtvorgang zu verlangsamten und ruhiger zu gestalten, so daß eine genauere Lokalisierung des Lichtes auf der Elytrenoberfläche möglich ist.

Reizte ich solche im richtigen Stadium der Trockenstarre befindliche Tiere mit möglichst schwachen Strömen und beobachtete dabei unter dem Mikroskop, so konnte ich manchmal deutlich sehen, wie das Leuchten in der mit Leuchtdrüsen am stärksten besetzten Zone der Elytre, die dem pigmentierten dunklen Elytrenrand parallel läuft, zuerst auftrat und dann der Lichtstreif sich gegen das Centrum der Elytre zu verbreitete. Auf dem Höhepunkt der Lichterscheinung lag der Elytrophor als dunkle Insel inmitten des Lichtschimmers.

Diese Erscheinung gab mir den Anhaltspunkt, die widersprechenden Angaben über die Größe der leuchtenden Elytrenfläche in Einklang zu bringen:

Nur bei leuchtkräftigen Tieren erstrahlt die ganze Elytre in grünlichem Lichte, bei in ihrer Leuchtkraft geschwächten Würmern jene halbmondförmige Zone, die die meisten Leuchtorgane trägt, wo daher das Leuchtsecret zuerst reichlich austritt.

Auch beim Abklingen des Lichtes hält sich der Schimmer in dieser Zone am längsten.

Untersuchungen am konservierten Material.

Technisches.

Das für die histologischen Untersuchungen notwendige Material erhielt ich entweder schon konserviert aus der zoologischen Station in Triest, oder ich benützte dazu die mir lebend überschickten und bei den Reizversuchen verwendeten Tiere.

Als Konservierungsflüssigkeiten fanden Sublimat, Alkohol (80%ig), Formol (4%ig) und Osmiumsäure (1%ig) Verwendung. Die Sublimat-konservierung bewährte sich für die histologischen Feinheiten am besten.

Die Tiere wurden in konzentriertem Sublimat getötet, nach zwei bis vier Tagen aus dem Sublimat in Alkohol (80%ig) übertragen. Die sich bildenden kleinen Drusen von Sublimatkristallen erfordern ein sorgfältiges Auswaschen in Jodalkohol.

Die Formolkonservierung scheint für die Erzielung der Färbungseffekte mit Thionin und Methylenblau notwendige Vorbedingung zu sein.

Zur Färbung der Totopräparate und der Schnitte wurden verwendet: Hämatoxylin Delaf., Orange (Alk. 50%), HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin, Eosin, Hämalan, Mucikarmin, Thionin und Methylenblau.

BIELSCHOWSKYS Versilberungs- und Vergoldungsmethoden zum Auffinden der feinsten Nervenfasern bewährten sich nicht.

Allen Färbemethoden wurden mit kleinen Abweichungen die Angaben LEE und MAYERS zugrunde gelegt.

Die Doppelfärbung mit Hämatoxylin Delaf. und Orange gibt bei Querschnitten durch das ganze Tier und dickeren Schnitten durch die Elytren gute Bilder.

Für das Studium der Kernverhältnisse leistet die HEIDENHAIN'SCHE Färbung vorzügliches. Mit ihr läßt sich auch die Eosinfärbung, die die Muskeln rötet, gut verbinden.

Die Entdeckung der Leuchtpapillen verdanke ich dem MAYERSCHEN Mucikarmin, das mir in alkoholischer Stammlösung gebrauchsfertig zur Verfügung stand.

Thionin und Methylenblau gaben hübsche Negativbilder des Nerven-netzes und der Papillenbezirke in den Elytren. Nerven und Leuchtorgane blieben hell auf violetterem oder dunkelblauem Grunde.

Zur Herstellung ganz dünner Querschnitte durch die Elytre (bis zu 2 μ) empfiehlt sich die Einbettung in reines hartes Paraffin, ohne Beimengung von weichem.

Mikroskopische Beobachtungen an der Elytre.

Hand in Hand mit den Reizversuchen gingen die histologischen Untersuchungen an dem lichtproduzierenden Teile des Tieres, der Elytre. Es ergänzten sich die Beobachtungen am lebenden Tier, an Totopräparaten einzelner Elytren und an Querschnitten durch das ganze Tier oder die einzelne Elytre.

1. Beobachtungen an Totopräparaten.

(Tafel VI, Fig. 1 u. 2.)

An der Stelle, wo der Elytrophor in die Elytre übergeht, schwillt der an der Außenseite des Elytrenträgers emporziehende Nerv zu einem Ganglion an, von dem aus Nervenäste die ganze Elytre durchziehen, die sich in ein reiches Netzwerk feinsten Nervenfasern auflösen.

Die Elytren liegen dachziegelartig übereinander, und zwar so, daß beim ruhenden Tier die Elytren eines Segmentes die des nächsten annähernd bis zum Elytrophor überdecken.

Jene Teile der Elytren, die unter das Hinterende der vorderen eingreifen, sind oberseits mit

Zähnnchen

besetzt, die den Zweck haben, bei den Bewegungen des Tieres das Aneinanderhaften der Elytren und die Sicherung der gegenseitigen Lagebeziehungen zu ermöglichen.

Unter jedem Zähnnchen sieht man einige dunkle Kerne durchschimmern, die den »Odontoblasten«, den zähnnchenbildenden Zellen, zuzurechnen sind.

Die zähnnchenbesetzte Partie der Elytre ist weniger reich innerviert als die ihr gegenüberliegende, an der die Leuchtorgane zu finden sind, und die meist schon makroskopisch durch jenen dunklen Pigmentstreif gekennzeichnet ist.

Das Pigment steht mit dem Leuchtvermögen in keinem Zusammenhange. Es kann auch gänzlich fehlen, ohne daß der histologische Bau pigmentfreier Elytren sich von pigmentierten in irgend etwas, außer dem Fehlen der Pigmentkörner, unterscheiden würde, oder in der Intensität des Lichtes Unterschiede wahrzunehmen wären.

2. Die eigentlichen Leuchtorgane

finden sich am freien Rande der Elytre, in der Anordnung wie es Fig. 1, Taf. VI zeigt.

Bei Oberflächenansicht, unter stärkerer Vergrößerung (Fig. 2), stellen sie sich als runde cuticulare, durchbohrte Papillen dar, deren Porus nicht immer genau polständig ist, sondern auch etwas seitlich gerückt sein kann. Diese Papillen sind in flachen Gruben der Elytrenoberfläche eingesenkt. Sie schauen entweder nach oben oder etwas seitlich, gegen die Flanken des Tieres hin.

Ich entdeckte diese Gebilde an Mucikarminpräparaten, an denen

sie sich wie dunkelrote Knöpfe von blässer rot gefärbtem Grunde abhoben.

Schon die starke Färbung mit Mucikarmin wies darauf hin, daß die Papillen Secret (Schleim) enthalten.

Die Zone der Leuchtorgane grenzt hart an den dunklen Pigmentgürtel, hier und da findet man ein Leuchtorgan in einem kleinen hellbleibenden Kreis, der ganz von Pigment umschlossen ist.

Die ganze Oberfläche der Elytre erscheint durch die regelmäßige Anordnung der Epithelzellen polygonal gefeldert. In jeder Epithelzelle liegt ein deutlicher Kern. Die Zellen erscheinen fein punktiert, ein Eindruck, der durch das unter ihnen liegende Fasergewebe hervorgerufen wird.

In der regelmäßigen Verteilung der Epithelkerne fallen sternförmige Kernanhäufungen unter den Leuchtpapillen auf, die, wie später dargestellt werden soll, den »Leuchtdrüsenzellen« zuzuschreiben sind.

Die Nervenzüge sind von rundlichen, sich dunkel färbenden Kernen begleitet, die stellenweise kettenförmig angeordnet erscheinen.

3. Beobachtungen an Querschnitten.

a. Allgemeiner histologischer Aufbau der Elytre.

(Tafel VI, Fig. 3—6.)

Die Elytre ist entwicklungsgeschichtlich als eine Ausstülpung der äußeren Körperhaut des Tieres aufzufassen. Nach H. DUNCKER besteht sie aus einem dorsalen und ventralen, am Rande zusammengewachsenen Integumentalblatt. Dementsprechend ist sie von Epidermiszellen bekleidet, die an der Ober- und Unterseite der Elytre sehr ähnlich gestaltet sind.

Sie sind cylindrische, polygonale Zellen, mit rundlichen großen Kernen, die knapp unter der Cuticula liegen. Nach außen scheiden die Epidermiszellen die Chitincuticula ab, die an der Dorsalseite der Elytre in der Regel etwas dicker ist als an ihrer ventralen Seite, nach innen zu senden sie zahlreiche Fasern quer durch die Elytre aus, die unter dem Begriff des »subepithelialen Fasergewebes« zusammengefaßt werden. Die dunkelbraunen Pigmentschollen sind im Zellkörper der dorsalen Epithelzellen eingeschlossen.

»Subepitheliales Fasergewebe« nennt DUNCKER das Gewebe, das den Raum zwischen dorsaler und ventraler Epithelschicht ausfüllt.

In der Regel durchqueren seine Fasern die Elytre in dorsoventraler Richtung, doch können sie auch Anastomosen bilden und so den Eindruck einer Netzstruktur hervorrufen.

In der Mitte dieses Fasergewebes findet man Zellen gleichfalls mit faserigen Ausläufern, die sich im übrigen Fasergewirr verlaufen. Diese Zellen enthalten Kerne, die kleiner sind als die Kerne der Epithelzellen und sich intensiver färben.

DUNCKER nennt diese Zellen kurz »Fasergewebe«.

Die reichverzweigten Nerven verlaufen im subepithelialen Fasergewebe. Sie setzen sich aus parallel laufenden Nervenfasern zusammen und nehmen an Dicke vom Ganglion gegen den Elytrenrand allmählich ab. Die feinsten Enden reichen an die Peripherie der Elytren heran, über ihren Zusammenhang mit den übrigen Gewebeelementen konnte ich keine exakten Beobachtungen machen.

Die Nerven sind in ihrem Verlauf von den schon erwähnten länglichen oder spindelförmigen Kernen begleitet. DUNCKER schließt sich in der Deutung dieser Kerne früheren Autoren (ROHDE, WAWRZIK, RETZIUS, JOSEPH) an und rechnet sie zu einer Art Nervenscheide, die dadurch entsteht, daß sich die Fasern des »Fasergewebes« eng um den Nervenstrang herumlegen.

Die Muskeln, die den Elytrophor in starken Strängen durchziehen, gehen zum Teil auch in die Elytre über. Sie breiten sich an ihrer Unterseite flächenhaft aus und sind an Querschnitten besonders bei Eosinfärbung gut zu erkennen.

Die Fig. 4 und 6 geben Bilder der rosenkranzartig gestalteten Querschnitte der Muskelfasern.

Die Zähnchen (Fig. 6) erweisen sich durch ihr Verhalten bei Färbungen aus anderm Material aufgebaut wie die übrige Cuticula. Während die Cuticula sich färbt, bleibt die Substanz der Zähnchen heller, bei Mucikarminfärbung hellgelb.

Die Zähnchen sind etwas gegen das Centrum der Elytre gekrümmte, kegelförmige, hohle Gebilde, die in die Cuticula eingesetzt erscheinen.

An der Basis des Kegels ist ihre Wand sehr dick, was auf die mechanische Funktion der Zähnchen hindeutet. Die Kerne der »Odontoblastenzellen«, die die Zähnchen gebildet haben, sind an Querschnitten deutlich von denen des übrigen Epithels unterschieden. Es sind längliche, gekrümmte chromatinreiche Kerne, kleiner als die Epithelkerne.

b. Der feinere Bau der Leuchtorgane.

(Tafel VI, Fig. 3b u. 4.)

Die Leuchtorgane fallen an Querschnitten durch die aus der Cuticula weit vorspringenden Papillen auf.

Diese Papillen sind birnförmig oder ähnlich wie Isolatoren von

Telegraphenleitungen (Textfig. 2) gestaltet. Letztere Form scheint bei ausgewachsenen älteren Elytren häufiger vorzukommen.

Ein feiner Kanal durchbricht sie in ihrer ganzen Länge. Die Wände des Kanals sind nicht durch die Cuticula selbst gegeben, sondern es schiebt sich zwischen Kanal und der Papillencuticula eine sich zart färbende Masse ein, in der der Kanal eingebohrt erscheint.



Textfig. 2.

Isolatorförmige Papillen. Es ist nur die Cuticula gezeichnet. Vergr. 750.

Man kann diese Masse wohl am ehesten als Secretmengen deuten, die im Papillenhohlraum haften geblieben sind. Lassen es doch die Gestalt der Papille, ihre verengerte Mündung nach unten gegen die Drüsenzellen zu, ihr enger Porus, mit dem der Kanal sich nach außen öffnet, bei den isolatorförmig gestalteten Papillen noch überdies die ringförmige Einschnürung unter dem Köpfcchen der Papille, begreiflich erscheinen, daß bei einer ruckweisen Entleerung des Leuchtsecretes der Innendruck der Elytre sich nur in der Achse der Papille fortpflanzen kann und daher nur das in ihr gelegene Secret mitreißt.

Die seitlich der Papillenlängsachse befindlichen Secretmengen bleiben haften, so daß auf diese Weise im mikroskopischen Bilde die zarte Kontur des Kanales zum Ausdruck kommt (Textfig. 3).

An einigen Präparaten konnte ich im Porus der Papille bei Hämatoxylinfärbung ungefärbt gebliebene Secretpfropfen bemerken, ähnlich wie es die schematische Textfigur 3 (S. 90) zeigt.

Eine andre Deutung der Verhältnisse des Papillenkanales wäre die, daß plasmatische Ausläufer der Matrixzellen noch in die Höhlung der cuticularen Papille reichen und dort einen Wandbelag bilden. Trotz der Durchsicht zahlreicher Präparate konnte ich diese Fragen nicht entscheiden und lasse daher die Möglichkeit beider Erklärungen offen.

Am Grunde der Papille häufen sich im Innern der Elytre längliche oder birnförmige chromatinreiche Kerne, die von Fasern umgeben scheinen, die gegen die untere Papillenöffnung gerichtet sind.

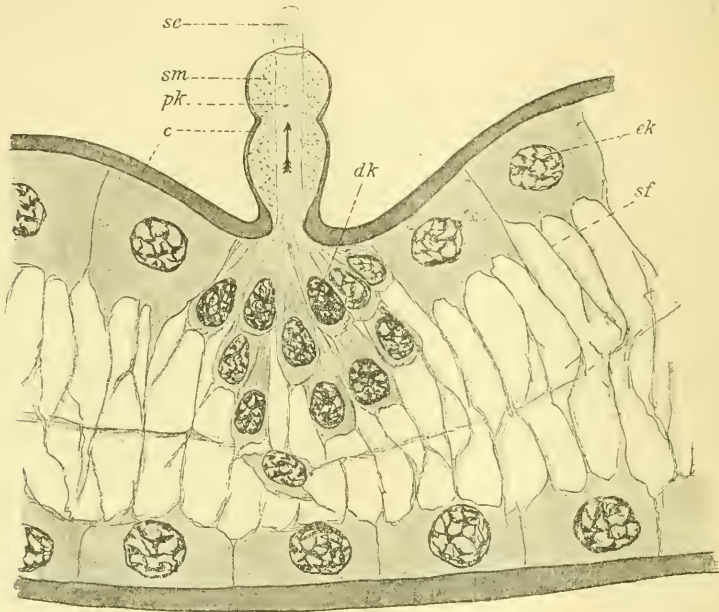
Manchmal ist die Anhäufung der Kerne eine so mächtige, daß an

dickeren Schnitten der Eindruck einer ganzen Traube von Kernen erzeugt wird, die mitunter fast die ganze Höhe der Elytre ausfüllt.

Diese Kerne weisen auf Zellen hin, denen ich die Produktion des Leuchtsecretes als Funktion zuschreibe, die Leuchtdrüsenzellen.

Den genauen Zusammenhang dieser Leuchtdrüsenzellen mit dem Papillkanal zu beobachten, gelang mir trotz vieler Schnittserien nicht.

Die Zartheit des Objekts und infolgedessen die Kleinheit der histologischen Elemente lassen diesen Beobachtungsfehler entschuldbar er-



Textfig. 3.

Schematisches Bild eines Leuchtorgans. *se*, Secretpfropf; *sm*, altes Secret; *pk*, Papillkanal; *c*, Cuticula; *dk*, Drüsen und Drüsenkerne; *sf*, subepitheliales Fasergewebe; *ek*, Ectodermkerne.

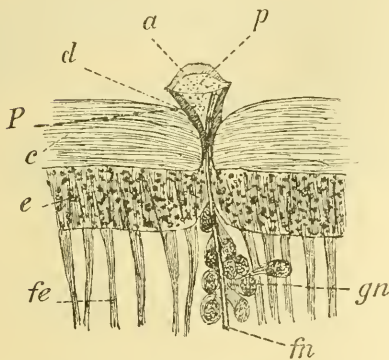
scheinen. Vielleicht gelingt es, diese Lücke durch Studien an größeren, der *Achloe astericola* nahe verwandten leuchtenden Formen zu ergänzen.

Als »Leuchtorgan« soll eine Papille samt dem ihr zugehörigen Komplex von Leuchtdrüsenzellen bezeichnet sein.

Daß fast alle »Leuchtorgane« mit den Nervenzügen in engem Zusammenhange stehen, scheint mir, obwohl ich an Schnitten keine zweifellose Verbindung feinsten Nervenfaser mit den Leuchtdrüsenzellen nachweisen konnte, abgesehen von den dafür sprechenden Reizversuchen, schon auf Grund des färberischen Verhaltens von Nerven und Leuchtorganen in hohem Grade wahrscheinlich zu sein.

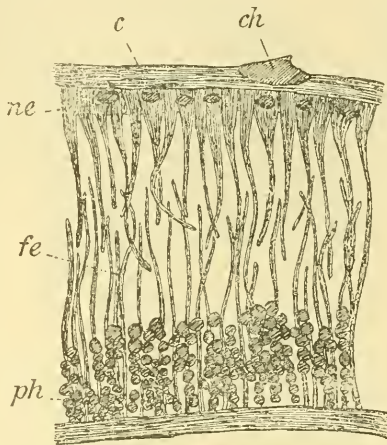
Die Nervenzüge nämlich und die Leuchtorgane nahmen, wenn Formolmaterial verwendet wurde, die Methylenblau- und die Thioninfärbung nicht an, so daß sich die Leuchtorgane als helle Flecken, die an den gleichfalls hellen Nerven sitzen, auf dunkelblauem oder violetterm Grunde repräsentieren. Diese Färbungscontraste geben ein hübsches mikroskopisches Bild, bei dem sich der Eindruck von »Leuchtorganen« in Totpräparaten dem Beschauer förmlich aufdrängt.

JOURDAN (1885), der als erster Elytren leuchtender Polynoiden geschnitten hat, gibt zwei Querschnittsbilder, die hier mit Deutung der histologischen Elemente, wie sie dieser Autor gibt, wiedergegeben sein sollen (Textfig. 4 und 5).



Textfig. 4.

Papille der Elytre von *Polynoe Grubiana* nach JOURDAN. *c*, Cuticula; *e*, Epiderme; *fe*, Fibrilles épidermiques; *P*, Papille; *cl*, Calice chitineuse; *a*, Couverture de la papille; *p*, Amas protoplasmatisques; *gn*, Ganglion; *fn*, Fibre nerveuse.



Textfig. 5.

Querschnitt durch die Elytre von *Polynoe torquata* nach JOURDAN. *c*, Cuticula; *ch*, Plaque chitineuse; *ne*, Noyaux de l'épiderme; *fe*, Fibrilles épidermiques; *ph*, Cellules de l'épiderme de la face inférieure de l'élytre transformées en cellules à mucus phosphorescentes.

JOURDAN faßt unsre Leuchtpapillen als Sinnesorgane auf und hält die Querschnitte der Muskeln, die die Elytre durchziehen, für die Zellen, »welche den leuchtenden Schleim produzieren«.

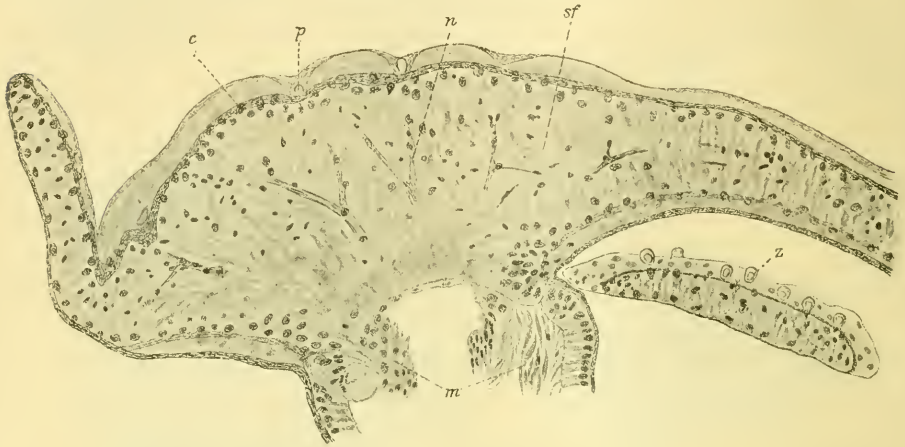
Gerade JOURDANS Bilder lassen mir die oben ausgesprochene Hoffnung berechtigt erscheinen, daß genauere histologische Untersuchungen mit unsern modernen Färbemitteln der von ihm studierten, größeren, leuchtenden Formen noch mehr Klarheit in unser Verständnis der histologischen Details und ihren Zusammenhang mit dem Leuchtvorgange bringen werden.

c. Die Gewebe der jungen Elytre.

Unter den mir zu Gebote stehenden Präparaten konnte ich auch einige Querschnitte durch die jungen Elytren eines regenerierten Schwanzes von *Acholoe* studieren.

An der jungen Elytre fällt vor allem auf, daß sie nicht so flach gedrückt erscheint wie die ausgebildete Elytre (Textfig. 6).

Die Textfig. 6 gibt etwas schematisiert einen Querschnitt wieder, der die junge Elytre etwas schief getroffen hat.



Textfig. 6.

Junge Elytre von *Acholoe astericola* im Querschnitt. Nach einem Hämatoxylin-Orangepräparat. c, Cuticula; m, Muskeln; n, Nerven; p, Leuchtpapillen; sf, subepitheliales Fasergewebe; z, Zähnen. Vergr. 330.

Das »Fasergewebe« ist noch ziemlich kompakt, die Cuticula maschig strukturiert, die Differenzierung der Leuchtdrüsenkerne von den Kernen des Epithels noch nicht in dem weitgehenden Maße erfolgt, als dies bei der ausgewachsenen Elytre der Fall ist.

Wertvoll sind diese Querschnitte aber besonders deswegen, weil man an ihnen sehen kann, wie die Nerven sich in der Elytre gabeln und ihre Äste auf die Leuchtorgane zustreben.

Der kleine Anschnitt des zähnenbesetzten Teiles einer jungen Elytre auf Textfig. 6 zeigt, daß die Zähnen anfangs hohle, blasenartige Gebilde darstellen, die sich erst später in die charakteristischen Spitzkegel, wie wir sie an der ausgewachsenen Elytre kennen gelernt haben, verwandeln.

d. Zur Homologie von Dorsalcirrus und Elytre.

Bei der Durchsicht der Querschnittspräparate von *Acholoe astericola* machte ich nebenher einige Beobachtungen, die ich zur Stütze der

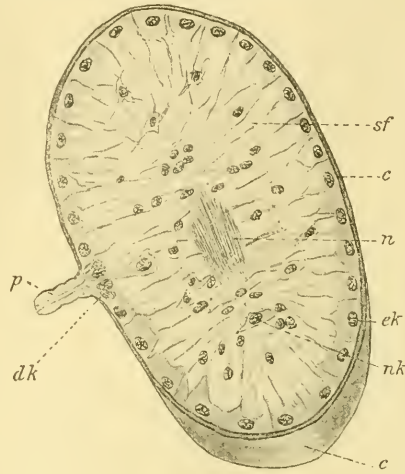
Ansicht, daß der Dorsalcirrus und die Elytre homologe Gebilde sind, nicht unerwähnt lassen möchte.

Vergleicht man einen Querschnitt durch den Dorsalcirrus von *Acholoe astericola* (Textfig. 7) mit Querschnitten durch die Elytren, so zeigt sich, daß die beide Organe aufbauenden Gewebeelemente völlig die gleichen sind: Epithelzellen, Fasergewebe, Nervenscheide und Nerv umhüllt von der Cuticula.

Man könnte die Elytre daher einen flächenhaft ausgewalzten Dorsalcirrus nennen. Ihre flächenhafte Ausbreitung bringt es mit sich, daß das beim Cirrus central verlaufende, geschlossene Nervenbündel sich auflöst und reich verzweigt.

Auch besitzt der Cirrus Anhangsgebilde, Papillen, die mit den Leuchtpapillen der Elytren große Ähnlichkeit haben. Sie sind ebenfalls isolatorenförmig gestaltet und zeigen einen in ihrer Längsachse verlaufenden Kanal, der mit einem deutlichen Porus nach außen mündet.

Dieser Kanal weist auf eine secretorische Funktion der unter der Papille liegenden Zellen hin, die sich durch eine Kernanhäufung an ihrer Basis ausdrückt.



Textfig. 7.

Schräger Querschnitt durch den Dorsalcirrus von *Acholoe astericola*. Etwas schematisiert nach einem Hämatoxylin-Orangepräparat. *c*, Cuticula; *dk*, Drüsenkerne; *ek*, Epithelkerne; *n*, Nerv; *nk*, Nervenhüllkerne; *p*, Papillen; *sf*, subepitheliales Fasergewebe. Vergr. 570.

Physiologie der Leuchtorgane.

Auf Grund der histologischen Befunde und den sie ergänzenden Reizversuchen gehen wir von der Ansicht aus, daß es sich bei dem Leuchtvorgang von *Acholoe astericola* um die Bildung eines Leuchtsecretes handelt, das von eignen Drüsenzellen erzeugt und durch den Papillenkanael nach außen entleert wird; die Grundbedingung für die Lichterscheinung ist in unserm Fall die, daß das Secret mit dem Seewasser in direkte Berührung kommt.

Wie haben wir uns nun den Vorgang beim Entleeren des Secretes vorzustellen?

H. EISEN gibt in dem Kapitel »Haut« in seiner »Monographie der

Capitelliden des Golfes von Neapel« (auf Seite 303) eine schematische Skizze, die veranschaulichen soll, wie er sich die Entleerung einer Hautdrüsenzelle vorstellt.

EISIG sagt, daß wir uns einen direkten Einfluß des Nervenreizes auf die Kontraktionen der Hautfadenzellen vorstellen müssen, durch deren Zusammenziehung die zwischen den Fadenzellen liegende Hautdrüsenzelle ausgepreßt wird.

Auf ähnliche Weise können wir uns den Vorgang denken, der eine rasche Entleerung der Leuchtdrüsen in den Elytren von *Acholoe* bewirkt.

Dazu kommen noch als für die Entleerung der Leuchtdrüsen günstige Momente die Verkrümmungen und das lebhafte Schlagen der Elytren auf Reiz hin, bedingt durch das Muskelspiel des Elytrophors und der Elytre selbst, das eine gründliche, rasche Entleerung des Secrets beim normalen Tier bedeutend unterstützt.

Anders aber verhält sich die Sache, wenn wir uns an die Experimente mit den »muskelstarren«, halb getrockneten Tieren erinnern. Bei diesem experimentell hervorgerufenen Leuchtvorgang müssen wir hauptsächlich an eine direkte Einwirkung des Nervensystems auf die secretorische Funktion der Leuchtdrüsen denken. Freilich ist nicht ausgeschlossen, daß die Fasern der subepithelialen Faserschicht, die sich im Querdurchmesser der Elytren ausspannen, trotz der »Trockenstarre der Muskeln« contractile Eigenschaften erhalten haben und einen Hilfsapparat zur Entleerung der Drüsen bilden.

Es drängen sich uns nun die für die Theorie der physiologischen Grundbedingungen des Leuchtens wichtigen Fragen auf. Wird durch den Reiz nur die Entleerung des Secretsammelbehälters, in unserm Falle des Papillenkanals, bewirkt, und geht die Erzeugung der Leuchtsubstanz unabhängig vom Reiz in den Leuchtdrüsenzellen konstant vor sich, oder aber wird durch den Reiz auch eine stärkere Secernierungstätigkeit der in Betracht kommenden Zellen angeregt?

Die Beantwortung dieser Fragen kann bei *Acholoe* kaum ganz klar erfolgen, weil wir auch die beiden Akte 1) Ausstoßen des schon vorbereitend gebildeten Secretes und 2) Neubildung des Secretes auf Reiz hin, auf Grund der Beobachtung nicht voneinander zu trennen vermögen.

Ich kann mir eine ruhige Entleerung des Leuchtsecretes, also ohne Mithilfe von Kontraktionen irgendwelcher Gewebelemente, wie wir sie bei den Experimenten mit »trockenstarrten« Tieren zu beobachten Gelegenheit hatten, nur so vorstellen, daß die secernierende Tätigkeit der

Drüsenzellen auf Reiz hin erhöht wird und so das sich neubildende Secret das durch kontinuierliche Tätigkeit der Leuchtdrüsen gebildete ältere aus der Papille hinausdrängt.

In welchem Augenblick nun fängt das Secret eigentlich zu leuchten an?

Wenn auch der Austritt des Leuchtsecretes bei *Acholoe* direkt nur sehr zweifelhaft beobachtet werden konnte, so sind wir zur Beantwortung obiger Frage auf Grund ähnlicher histologischer Befunde doch zu Analogieschlüssen berechtigt, die sich auf GIESBRECHTS Untersuchungen über den Leuchtvorgang bei marinen Copepoden stützen.

Wie bei jenen Copepoden müssen wir auch bei *Acholoe astericola* annehmen, daß das Secret nicht unmittelbar nach Austritt aus dem Papillenporus zu leuchten beginnt. Man würde sonst, wäre dies der Fall, die einzelne Papille bei sorgfältiger mikroskopischer Untersuchung doch als einen hellen Lichtpunkt erkennen müssen.

Es ist vielmehr anzunehmen, daß erst nach inniger Vermischung mit dem umgebenden Meerwasser, also etwas entfernt vom Papillenporus, das Secret ein kleines leuchtendes Wölkchen bildet, das bei mikroskopischer Betrachtung, wäre eine Isolierung möglich, nur als leuchtende Fläche (Kreis) zur Ansicht kommen könnte. Die Isolierung einer solchen kleinen Leuchtfläche ist aber deswegen nicht möglich, weil die Leuchtorgane ja verhältnismäßig sehr nahe aneinander stehen. So überschneiden und überdecken sich die einzelnen »Leuchtkreise«, und es entsteht ein einheitlicher Lichteindruck. Die flachen Gruben, in denen die Leuchtpapillen liegen, dienen als Secretbehälter, ein gegenseitiges Berühren der Leuchtkreise wird durch sie noch wahrscheinlicher gemacht.

Da das Leuchten ein Oxydationsvorgang ist, so können wir für den Unterschied zwischen dem kräftigen blitzartigen Aufleuchten der Elytren des normalen Tieres in Seewasser und dem ruhigen Glimmen bei der Reizung des »trockenstarren«, nicht mit Seewasser benetzten Tieres auch noch folgende Erklärung neben der, von der raschen und langsamen Entleerung der Leuchtorgane heranziehen:

Bei den natürlichen Lebensverhältnissen des Tieres verdünnt sich das Leuchtsecret durch Auflösung oder wenigstens Vermischung mit Seewasser stark, seine Oberfläche wird daher größer, und die Oxydation wird rasch ablaufen.

Haftet am Tier aber nur mehr ganz wenig Meerwasser, wie dies bei den Versuchen mit den trockenstarren Tieren der Fall war, so wird das Secret verhältnismäßig zähflüssig bleiben, der Oxydationsvor-

gang wird sich an einer relativ bedeutend kleineren Oberfläche abspielen, und die Lichterscheinung wird daher verlangsamt auftreten.

Dazu kommt, daß beim normalen Tier durch die Bewegungen der Elytre ein Wasserstrom erzeugt wird, der noch günstigere Bedingungen für einen raschen Oxydationsablauf schafft.

Die Adhäsion des Leuchtsecretes an der Elytrenoberfläche, der die flachen Gruben um die Leuchtpapillen noch zu Hilfe kommen, müssen wir uns ziemlich groß vorstellen, denn von einem Überfließen des leuchtenden Secretes über die Ränder der Elytre kann man nichts bemerken, hingegen beobachtete ich, wie schon erwähnt, ein »Fließen« des Lichtes auf der Elytrenoberfläche am Beginn und am Ende der Leuchterscheinung.

Die gewölbte Form der Elytre bringt es dabei mit sich, daß die Ansatzstelle des Elytrophores dunkel erscheint, weil sie aus dem Leuchtsecret inselartig, wie ein Schildbuckel, hervorragt.

Ändert sich die Form der Elytre aber, werden die Elytren zum Beispiel, wie dies bei Streckung des Schwanzteiles von *Acholoe* vorkommt, flach schüsselförmig, so kann die Erscheinung eintreten, daß gerade die Insertionsstelle des Elytrophors als der tiefste Teil der »Schüssel« am hellsten erscheint, weil sich dort das Leuchtsecret sammelt.

Die biologische Bedeutung der Lichtproduktion für *Acholoe astericola*.

HASWELL (1882) zählt als Funktionen der Elytren bei der Species *Polynoe* folgende Punkte auf: 1) Schutz, 2) Produktion von Licht, 3) Sinneswahrnehmung, 4) Atmung, 5) Brutpflege.

An gleicher Stelle gibt dieser Autor an, daß die ganze Elytre, mit Ausnahme des Elytrophors, leuchtet, daß sich die Lichterregung von Segment zu Segment fortpflanzt. Wenn der Reiz genügend stark ist, laufen die Lichtflammen längs der ganzen Reihe der Elytren hin, von denen einige durch die starken Muskelkontraktionen abgerissen werden können; während sich das Tier rasch fortbewegt, läßt es die abgerissenen Elytren, die noch im phosphoreszierenden Lichte glimmen, hinter sich. Die rasche Beweglichkeit und das Vermögen, die Elytren leicht abwerfen zu können, seien allen Species eigen, bei denen das Leuchtphänomen zu finden ist.

Das Leuchten hat nach HASWELL Schutzzweck für das Tier, indem die abgeworfenen leuchtenden Elytren die Aufmerksamkeit des Verfolgers auf sich lenken.

Auch ich glaube, daß wir in *Acholoe astericola* ein typisches Bei-

spiel für »Schrecklicht« haben. Erschrak ich doch selbst, als ich das erstmal im Dunkeln ein Tier auseinander schnitt und es mich dabei wie mit »zornfunkelnden Augen« anblitzte.

Dieser Eindruck wird durch die dunkel bleibende centrale Partie inmitten der helleuchtenden rundlichen Elytren hervorgerufen. Die Schreckwirkung wird noch erhöht, wenn die leuchtenden Elytren durch die dunklen Pigmentstreifen ihres Hinterendes voneinander getrennt werden.

HASWELLS Beobachtungen gehen auf freilebende Polynoiden zurück, deren Lebensweise und feinere Organisation ich nicht kenne. Ganz klar darüber, wie sich HASWELL die genaue Funktion der leuchtenden Elytren als Schreckapparat vorstellt, bin ich mir nicht geworden.

Denkt HASWELL sich die Sache so, daß der Angreifer die *Polynoe* tatsächlich schon ergriffen hat, also ein Berührungsreiz vorliegt, oder aber stellt er sich vor, daß *Polynoe* willkürlich, also schon beim bloßen Herannahen des Feindes, leuchtende Elytren abschleudert, die den Verfolger zurückschrecken oder auf falsche Fährte locken sollen? In letzterem Falle freilich dürfte man dann streng genommen nicht von »Schrecklicht« sprechen.

Wie ich mir bei *Acholoe* die Schreckwirkung des Lichtes vorstelle, will ich kurz zu schildern versuchen.

Dabei stütze ich mich auf die Beobachtung, daß ich ein spontanes, willkürliches Aufleuchten des Tieres, ohne jeden äußeren Reiz, nie bemerken konnte, vielmehr ein Aufleuchten der Elytren erst bei Berührung irgendwelcher Art erfolgte, und ferner auf den auffallenden Umstand, daß beim Durchtrennen des Tieres nur die Elytren des caudalen Abschnittes aufblitzten. Auch fiel mir auf, daß so viele Tiere (etwa ein Drittel des untersuchten Materiales) frisch regenerierte Schwanzteile hatten. Ja es kam sogar vor, daß dem ursprünglichen Tiere nur mehr ein kurzer Kopfabschnitt zuzurechnen war, an den sich ein Körper gliederte, der wiederum aus einzelnen regenerierten Stücken bestand, was man an den verschiedenen Färbungen, mit denen sich die einzelnen Stücke scharf voneinander absetzten, sehen konnte.

Nun ist die Regenerationsfähigkeit ja allen Anneliden in hohem Maße eigen, der Verlust eines Körperabschnittes wird leicht ersetzt.

Acholoe astericola führt in den Ambulacralrinnen von Seesternen ein geschütztes Dasein und wird von Feinden erstlich wohl nur bedroht, wenn sie den Seestern verläßt, auf ihm herumkriecht oder einen Teil ihres Körpers aus ihrem Zufluchtsort hervorschauen läßt.

Packt nun ein Feind, z. B. eine Krabbe, mit ihren Scheren den

Wurm an, so wird er das gebrechliche Tier fast immer entzweischneiden. Dabei geschieht genau dasselbe, was vor sich geht, wenn wir *Acholoe* im Laboratorium zerteilen: Das abgetrennte Schwanzstück vollführt mit allen seinen Elytren ein Schreckfeuerwerk, wobei vielleicht auch einige leuchtende Elytren abgestoßen werden; der Angreifer stutzt, währenddem hat das intakt gebliebene Vorderende Zeit, sich im schützenden Arm des Seesternes zu verbergen.

Wurde das Tier vom Verfolger nicht durchtrennt, sondern nur ergriffen, so leuchten nur die durch die Berührung gereizten Elytren auf, und die Schreckwirkung wird eine dementsprechend geringere sein.

Zusammenfassung der Arbeitsergebnisse.

1) Die Elytren, der alleinige Sitz des Leuchtens bei *Acholoe astericola* (— was für *Acholoe* gesagt wird, gilt wahrscheinlich auch für die ihr nahe verwandten Polynoiden, welche leuchten —) strahlen beim normalen Tier auf ihrer ganzen Fläche, mit Ausnahme jener Partie, die der Ansatzstelle des Elytrophors entspricht, Licht aus.

Bei Tieren, die in ihrer Leuchtkraft geschwächt sind, glimmt nur jene halbmondförmige Partie des hinteren freien Elytrenrandes auf, die am dichtesten mit Leuchtorganen besetzt ist und die bei manchen Tieren dem braunen Pigmentstreif parallel läuft.

2) Die eigentlichen Leuchtorgane von *Acholoe astericola* bestehen aus sternförmig angeordneten Drüsenzellen, die sich aus Epithelzellen gebildet haben, und deren Secret mit Hilfe durchbohrter, cuticularer, aus der Elytrenoberfläche vorspringenden Papillen nach außen entleert wird.

3) Das Secret leuchtet erst nach Vermischung mit dem umgebenden Meerwasser, das Leuchten ist also ein extracellulärer Vorgang.

4) *Acholoe astericola* leuchtet nur auf Reiz hin, nie spontan auf.

5) Bei der raschen Entleerung der Leuchtdrüsen, wie sie am normalen Tier die Regel ist, wirken Kontraktionen der Elytrophor- und Elytrenmuskulatur und vielleicht auch von contractilen Fasern des subepithelialen Fasergewebes mit.

6) Experimentell läßt sich nachweisen, daß durch Reiz die secretorische Tätigkeit des Leuchtdrüsenkomplexes angeregt wird und ein Ausfließen des Secretes auch ohne Mithilfe von Muskelkontraktionen erfolgen kann.

7) *Acholoe astericola* ist ein typisches Beispiel unter den leuchtenden Tieren, daß mit Hilfe des Lichtes Schreckwirkungen erzielt werden können.

Nebenergebnis:

8) Der Dorsalcirrus ist ein der Elytre völlig homologes Gebilde. Er stimmt in allen Gewebeelementen mit der Elytre überein und trägt auch durchbohrte Papillen, die denen der Elytre sehr ähnlich sehen.

Innsbruck, im Juni 1908.

Nachtrag.

Während vorliegende Arbeit gedruckt wurde, nahm ich Einsicht in drei neu erschienene Arbeiten, die sich ebenfalls mit dem Leuchtproblem befassen. Es sind dies:

MANGOLD, »Leuchtende Schlangensterne und die Flimmerbewegung bei *Ophiopsila*.« Arch. für die ges. Physiologie (PFLÜGER). Bd. CXVIII. 1907.

REICHENSPEGER, »Die Drüsengebilde der Ophiuren.« Diese Zeitschr. Bd. XCI. 1908.

TROJAN, »Das Leuchten der Schlangensterne.« Biolog. Centralbl. Bd. XXVIII. Nr. 10. 1908.

Die Arbeiten behandeln alle das Leuchtvermögen gewisser Ophiuriden. Ihre Verfasser treten den Ansichten des Erl. STERZINGER entgegen, die in ihrer Arbeit: »Über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata*« (diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII, Heft 3) für einen »extracellulären« Leuchtvorgang bei diesem Tiere eintritt, der in der Secretion von Leuchtschleim seine Ursache haben soll.

Oben genannte Verfasser hingegen weisen ein »intracelluläres« bzw. »intraglanduläres« Leuchten mehr oder weniger bestimmt nach. Als Beweise für den »intracellulären« Leuchtprozeß werden angeführt:

1) Ein Abwischen, also räumliche Trennung, des leuchtenden »Secrets« vom Tiere ist nicht möglich.

Auch beim Zerdrücken der Ophiuridenarme erfolgt keinerlei Lichterscheinung.

2) Das Leuchten ist eng an das Leben des Tieres oder seiner Teile gebunden.

3) Die Konturen der leuchtenden Teile bleiben konstant.

4) Die Histologie leuchtender und nicht leuchtender Stellen ist die gleiche.

Dagegen, also für einen »extracellulären« Leuchtprozeß, gibt MANGOLD die Erschöpfung und Erholung beim Leuchten an, die »auf

Verbrauch und Neubildung einer specifischen Leuchtsubstanz hindeuten«. Auch macht letzterer Verfasser die Äußerung:

»Es könnte aber doch das Secret im Augenblicke der Ausscheidung in die umgebende Flüssigkeit aufleuchten.«

Ich muß zugeben, daß auch für *Acholoe astericola* die Punkte 1, 2, und 3 wenigstens teilweise, wie die angestellten Versuche zeigen, Geltung haben.

Doch liegt bei Punkt 4 die Sache bei *Acholoe* wesentlich anders als bei den untersuchten Ophiuriden.

Bei *Acholoe astericola* nämlich haben wir vom übrigen Gewebe scharf unterschiedene histologische Elemente, die sich nur an jenen Stellen der Elytre finden, an denen auch das Leuchten auftritt.

Die Beschaffenheit dieser »Leuchtorgane« aber weist auf einen extracellulären Leuchtvorgang hin, wie ich es in meiner Arbeit darzulegen versucht habe.

Innsbruck, am 8. Oktober 1908.

Benutzte Literatur.

1. IVAR ARWIDSON, Über das Epiderm einer Maldanide. Upsala 1907.
2. JOH. BONGARDT, Beiträge zur Kenntnis einheimischer Lampyriden. Diese Zeitschr. Bd. LXXV. 1903.
3. ED. CLAPARÈDE, Les annélides chétopodes du golfe de Naples. Mém. soc. phys. hist. nat. Genève 1868.
- 1870. do. Supplement.
4. RUD. DITTRICH, Über das Leuchten der Tiere. Wissenschaftl. Beilg. zum Programm d. Realgym. am Zwinger zu Breslau. 1888.
5. HANS DUNCKER, Über die Homologie von Cirrus und Elytron bei den Aphroditiden. Diese Zeitschr. LXXXI. Bd. 1906.
6. H. EISIG, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora d. G. v. Neapel. S. 303. 1887.
7. OTTO v. FÜRTH, Vergleichende chem. Physiologie der niederen Tiere. Jena 1903.
8. W. GIESBRECHT, Mitteilungen über Copepoden. 8. Über das Leuchten der pelagischen Copepoden u. d. tier. Leuchten im allgemeinen. Mitteilg. aus der zoolog. Station zu Neapel. Bd. XI. 1895.
9. R. GREEFF, Über die rosettenförmigen Leuchtorgane der Tomopteriden u. zwei neue Arten von Tomopteris. Zoolog. Anzeiger. 5. Jahrg. 1882.
10. W. A. HASWELL, On the structure and functions of the elytra of the Aphroditic Annelids. Ann. Mag. Nat. Hist. (5) Vol. X. (Auszug in: Journ. R. Microsc. Soc. [2] p. 779—780. 1882.)

11. ET. JOURDAN, Structure des élytres de quelques Polynoës. Zoolog. Anz. Jahrg. VIII. 1885. S. 128—134. Fig. 2 u. 3.
— Structure histologique des téguments et des appendices sensitifs de l'Herminione hystrix et du Polynoe Grubiana. Aus: Arch. Zoolg. Expér. (2) Tome V. 1887.
12. A. B. LEE und P. MAYER, Grundzüge der mikroskop. Technik. Berlin 1907. 3. Auflage.
13. P. MAYER, Über Schleimfärbung. Mitteilg. aus der zoolog. Stat. zu Neapel Bd. XII. S. 303. 1897.
14. PAOLO PANCERI, La luce e gli organi luminosi di alcuni annelidi. Nr. 1. Aus: Atti della R. Accad. della science fisich. e mathemat. Vol. VII. 1878.
15. AUG. PÜTTER, Leuchtende Organismen. Sammelref. in Zeitschr. f. allg. Physiologie. Bd. V. 1905.
16. A. DE QUATREFAGES, Sur un mode nouveau de phosphorescence observé chez quelques Annélides et Ophioures. Ann. d. Sciences nat. (2) Tome XIX. 1843.
— Mémoire sur la phosphorescence de quelques invertébrés marins. Ibid. (3) Tome XIV. 1850.
17. B. RADZISZEWSKI, Über die Phosphorescenz der organisch. u. organisiert. Körper. LIEBIGS Annalen der Chemie. Bd. CCIII. S. 305. 1880.
18. K. C. SCHNEIDER, Lehrbuch d. vergleichenden Histologie d. Tiere. Jena 1902.
19. IRENE STERZINGER, Über das Leuchtvermögen von *Amphiura squamata* Sars. Diese Zeitschr. Bd. LXXXVIII Heft 3. 1907.
20. MAX VERWORN, Allgemeine Physiologie. Jena 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

<i>c</i> , Cuticula; <i>dc</i> , Dorsalcirrus; <i>dep</i> , dorsales Epithel; <i>dk</i> , Leuchtdrüsenkerne; <i>ek</i> , Epithelkerne; <i>elt</i> , Insertionsstelle des Elytrophors; <i>g</i> , Ganglion; <i>m</i> , <i>m'</i> , Muskeln; <i>n</i> , <i>n'</i> , Nerven; <i>nk</i> , Nervenhüllkerne;	<i>p</i> , Leuchtpapillen; <i>pb</i> , Parapodialborsten; <i>pi</i> , Pigment; <i>sf</i> , subepitheliales Fasergewebe; <i>vc</i> , Ventralcirrus; <i>vep</i> , ventrales Epithel; <i>z</i> , Zähnen; <i>zk</i> , Kerne der zähnenbildenden Zellen (Odontoblasten).
---	--

Tafel VI.

(Sämtliche Bilder, mit Ausnahme von Fig. 1, sind mit der Camera entworfen.)

Fig. 1. Segment von *Acholoe astericola*, mit den Elytren. Lage der Zähnen und Leuchtorgane und Verteilung der Hauptnervenzüge in der Elytre. Kombiniertes Bild. Vergr. 70. (Zähnen und Leuchtpapillen sind etwas übertrieben groß gezeichnet.)

102 Fritz Kutschera, Die Leuchtorgane von *Acholoe astericola* Clprd.

Fig. 2. Ausschnitt aus einer Elytre. Nach Mucikarmin- und Hämatoxylin DELAF.-Präparaten kombiniertes Bild. Vergr. 330. Das obere Epithel ist teilweise wegpräpariert gedacht, um Fasergewebe und Nerven zur besseren Anschauung zu bringen.

Querschnitte durch die Elytre von *Acholoe astericola*.

Fig. 3a. Querschnitt durch die Elytre an der Insertionsstelle des Elytrophors. Nach einem HEIDENHAIN-Präparat.

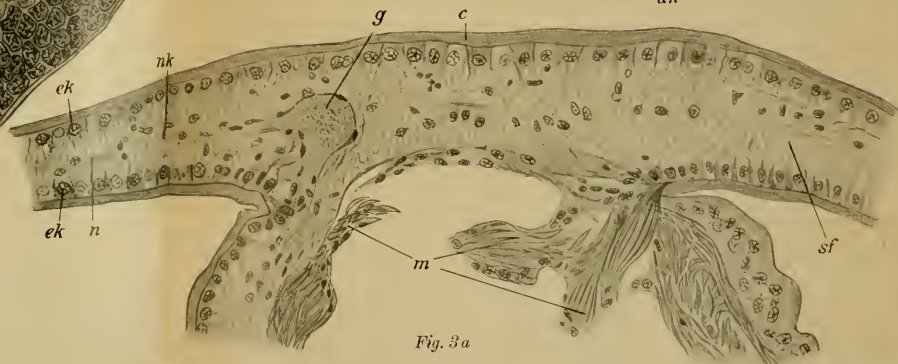
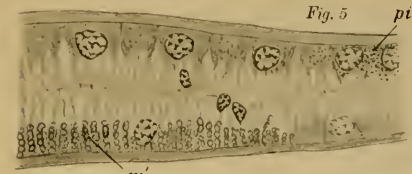
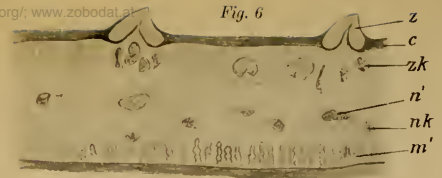
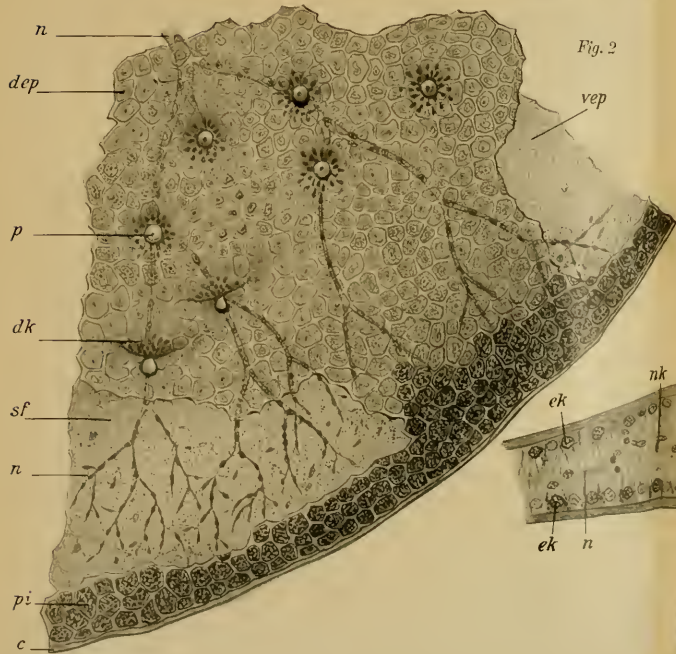
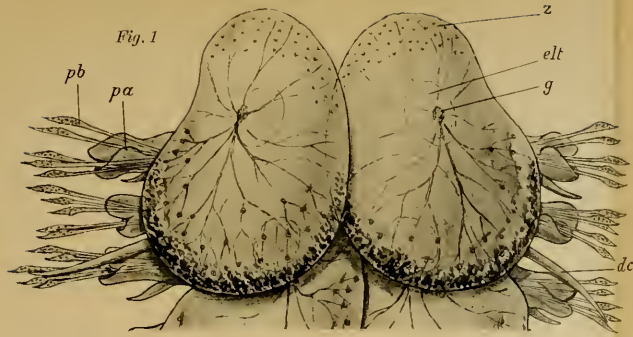
Fig. 3b. Leuchtorgane. Diese Figur ist an der linken Seite der Fig. 3a angeschlossen zu denken. Bei beiden Figuren Vergr. 330.

Fig. 4. Leuchtpapillen und Kernverhältnisse. Homog. Immers. Vergr. 750.

Fig. 5. Muskeln. Pigment. Homog. Immers. Vergr. 750.

Fig. 3a bis Fig. 5 sind nach HEIDENHAIN-Eisenhämatoxilinpräparaten mit Eosinnachfärbung gezeichnet.

Fig. 6. Zähnchen. Muskeln. Homog. Immers. Vergr. 750. Nach einem Mucikarminpräparat.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [92](#)

Autor(en)/Author(s): Kutschera Fritz

Artikel/Article: [Die Leuchtorgane von Acholoe astericola Clprd. 75-102](#)