

Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel von Echinodermen.

Von
Otto Cohnheim.

(Aus dem physiologischen Laboratorium der zoologischen Station zu Neapel.)

(Der Redaction zugegangen am 12. Juni 1901.)

Bei den Untersuchungen der letzten Jahre über Darmresorption, Nierensecretion und Lymphbildung hat sich ergeben, dass es nicht möglich ist, mit Kräften auszukommen, die der Zusammensetzung der Flüssigkeiten oder dem Aufbau der Wand ihren Ursprung verdanken. Bei diesen Processen wirken Kräfte, die von dem Protoplasma der Zellen geliefert, aus den Spannkraften der Nahrung von ihm erzeugt werden. Zusammen mit ihnen wirken nun aber oft auch osmotische und andere Kräfte, deren vollständige Trennung von den anderen bisher noch in keinem Falle gelungen ist. Eine stets wiederkehrende Schwierigkeit bei diesen Untersuchungen besteht nun bekanntlich darin, dass wir meist gar nicht in der Lage sind, die fraglichen Flüssigkeiten in ihrem ursprünglichen Zustande zu untersuchen, in dem sie aus der Arbeit der Organe hervorgegangen sind. Am Darm speciell haben sich alle bisherigen Untersucher nur mit den Veränderungen beschäftigen können, welche die in sein Lumen eingebrachte Flüssigkeit daselbst erfährt. Eine Feststellung der resorbierten Substanzen auf der anderen Seite der Membran, im Blute, war unmöglich. Denn am lebenden Thiere wird das durch die Capillaren der Darmwand strömende Blut durch die Circulation fortwährend erneuert, sodass in jeder einzelnen Portion nur äusserst geringe Substanzmengen sich finden, und am isolirten, aus der Circulation entfernten Darne vermochte ich zwar eine Resorption

von Flüssigkeit zu beobachten,¹⁾ dagegen keinen Transport von gelösten Substanzen durch den Darm hindurch nach aussen.

Diese Schwierigkeiten konnten vielleicht vermieden werden, wenn man die Resorptionsversuche nicht, wie bisher, ausschliesslich an warmblütigen Wirbelthieren anstellte, sondern sich unter den Wirbellosen nach geeigneten Objecten umsah. Aus zwei Gründen wählte ich die Echinodermen. Einmal besitzen, wie den Zoologen längst bekannt war, und wie neuerdings die Versuche v. Uexküll's und Anderer gezeigt haben, bei den Echinodermen die einzelnen Körpertheile eine grosse functionelle und nervöse Unabhängigkeit von einander, und es war daher zu hoffen, dass die zu untersuchenden Organe genügend lange und in hinreichend physiologischem Zustande überlebensfähig bleiben würden. Sodann aber ist bei den Echinodermen nichts von einer Circulation bekannt.

Den Einwand, dass man von so abweichend gebauten Thieren keine Rückschlüsse auf die Verhältnisse bei Säugethieren machen dürfte, brauche ich nicht zurückzuweisen. Nachdem die Morphologen seit Decennien diesen Weg beschritten haben, sind ihnen in der letzten Zeit immer zahlreichere Physiologen, wie Biedermann, Bethe, v. Uexküll, Löb u. A., gefolgt und haben an Wirbellosen verschiedener Typen und Klassen Thatsachen von allgemein physiologischer Bedeutung festgestellt. Allerdings hat v. Uexküll²⁾ dagegen Verwahrung eingelegt, dass die Physiologen die niederen Thiere nur als Forschungsobjecte für allgemein biologische Fragen betrachteten, die aus technischen Gründen bequemer an ihnen zu lösen seien, als an den sonst verwendeten Wirbelthieren. Er reclamirt alle diese Untersuchungen für die vergleichende Physiologie als eigene Wissenschaft und fordert die Beobachtung der Functionen der niederen Thiere, um derart eine Kenntniss der Physiologie der betreffenden Thierspecies zu gewinnen, und nicht um allgemeine Schlüsse daraus abzuleiten. Aber eine derartige Untersuchung gehört doch mehr zu den

1) O. Cohnheim, Zeitschr. f. Biologie, 38, 419, 1899.

2) J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biologie, 37, 334, 1898.

Aufgaben der beschreibenden Zoologie, und so wünschenswerth es für sehr viele wirbellose Thiere ist, dass von dieser Seite die Function der einzelnen Organe auch durch physiologische Experimente ermittelt, und nicht nur aus vergleichend-anatomischen und histologischen Befunden erschlossen wird, so sind die Fragen, die uns als Physiologen beschäftigen, doch wohl andere. Für gewisse Probleme des Stoffwechsels und der Zellthätigkeit ist das Object, an dem wir experimentiren, gleichgültig und wir sind daher berechtigt, aber auch gezwungen, uns aus der gesammten Reihe der Organismen die geeigneten Objecte auszuwählen, und andererseits gestattet die Untersuchung von Thieren aus verschiedenen Typen, also mit ganz verschiedenem Bauplan, die allen gemeinsamen und nothwendigen Eigenschaften von den secundär bei dem einzelnen Thier entstandenen zu trennen.

In praxi wird diese Unterscheidung einstweilen wohl ziemlich gegenstandslos sein; in der vorliegenden Untersuchung benutzte ich die Holothurien und Seeigel zunächst wesentlich als bequeme Untersuchungsobjecte, es ergaben sich aber eine Reihe den Bau dieser Thiere an sich betreffender Thatsachen.

Die Untersuchung wurde im physiologischen Laboratorium der zoologischen Station zu Neapel ausgeführt. Herrn Geheirath Dohrn gestatte ich mir, auch an dieser Stelle für sein liebenswürdiges Entgegenkommen meinen verbindlichsten Dank auszusprechen; desgleichen Herrn Professor Eisig für sein bereitwilliges Eingehen auf meine Wünsche und seine fort-dauernde Unterstützung. Zu grossem Danke bin ich auch Herrn Cav. Dr. Lo Bianco verpflichtet, der mich mit dem sehr reichlichen, für die Versuche erforderlichen Thiermateriale versorgt hat. Der Arbeitsplatz wurde mir von dem Grossherzoglich Badischen Ministerium für Kultus und Unterricht bewilligt, der Aufenthalt in Neapel durch eine Unterstützung der Königlich Preussischen Akademie der Wissenschaften ermöglicht.

Anatomische Vorbemerkungen.

Zu den Versuchen dienten *Holothuria tubulosa*, *Sphærechinus granularis* und *Astropecten aurantiacus*.

Die Holothurien besitzen eine gurkenförmige Gestalt, mit einer von einem Tentakelkranz umgebenen Mund- und einer Afteröffnung an den beiden Körperenden. Die Körperwand ist 0,5 cm. dick, bei grossen Thieren auch noch dicker, und von einer fast knorpelhaften Consistenz; die eigenthümliche Verschleimung, die Lindemann¹⁾ bei *Stichopus regalis* beschrieben hat, zeigt sie nicht. Die Härte und Derbheit beruht nur zum kleinsten Theil auf den eingelagerten Kalkkörperchen, ist vielmehr im wesentlichen von dem Wassergehalt abhängig; in Alkohol aufbewahrte, d. h. entwässerte Holothurienhaut ist papierdünn. Die Haut scheint eine von der Muskulatur unabhängige Contractilität zu besitzen. Diese Körperwand umschliesst die mit Flüssigkeit gefüllte Leibeshöhle, die bei grossen Thieren 100—200 ccm. Flüssigkeit enthält. An der Innenseite der Körperwand ziehen von der Mund- zur Afteröffnung fünf flache Muskeln. Vom Mund zum After zieht auch der zweimal gewundene Darm; er besitzt etwa doppelte Körperlänge und fasst 10—35 ccm. Gleich hinter dem Mund durchsetzt er einen Kalkring, an dem er befestigt ist. Am After zeigt er eine deutliche Einschnürung und etwa 3—4 cm. vorher eine weitere Einschnürung; in das Stück zwischen ihnen, die Kloake, mündet die Wasserlunge, die theils frei, theils durch ein Mesenterium mit dem Darm verbunden, in der Leibeshöhle liegt. Das Athmen der Holothurien geschieht, indem sie durch die Afteröffnung in regelmässiger Folge Wasser einziehen und ausströmen lassen; bei ungenügender Lüftung, in einem zu kleinen Bassin, oder wenn man die Holothurien auf 30° C. erwärmt, werden die Athembewegungen sehr lebhaft und häufig.

Eine deutliche Gliederung in Abschnitte bemerkt man bei dem Darm nicht, doch unterscheidet Hamann²⁾ das vordere, engere, glatte Stück als Drüsenmagen von dem weiteren, mehr gefalteten Dünndarm. Die Histologie der Darmschleim-

1) Lindemann, Zeitschr. f. Biologie, 39, 18. 1900.

2) O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., 39, 145. 1883. — O. Hamann, Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Bd. I—III. 1884 ff.

haut ist ausser von Hamann zuletzt von Frenzel¹⁾ beschrieben worden, der Cylinderzellen verschiedener Grösse und Form und daneben Wanderzellen mit wechselnden Einschlüssen, Hamann's «Plasmawanderzellen», rothe «Secretzellen» und «Fermentzellen» unterscheidet. — Der Darm ist durch ein netzförmiges Mesenterium an der Leibeswand befestigt, das auch die Darmschlingen unter sich und zum Theil mit der Wasserlunge verbindet. — Zu erinnern ist an die bekannte Eigenthümlichkeit der Holothurien, sich auf äussere Reize ihrer Eingeweide zu entledigen. Es reisst dann der Darm am Schlundring und unmittelbar vor dem After ab und wird in sonst unversehrtem Zustande mitsammt dem Mesenterium und der Lunge durch den After entleert. Dies Auswerfen sah ich nur dann häufiger, wenn ich die Thiere auf 30° C. erwärmte, oder wenn die Lüftung ungenügend war; doch wurden auch derartige darmlose Thiere gelegentlich von den Fischern eingebracht. Die Thiere leben in diesem Zustande noch tagelang und bieten in Aussehen und Bewegung nichts Abnormes. Beobachtungen über Regeneration der Eingeweide habe ich nicht gemacht. Endlich ist zu erwähnen, dass in der Lunge vieler Holothurien ein grosser Fisch schmarotzt, der *Fierasfer acutus*; da man seine Anwesenheit am unversehrten Thier nicht feststellen kann, bildet er unter Umständen eine sehr unerwünschte Complication.

Sphärechinus granularis ist ein regulärer Seeigel, d. h. er hat eine kugelförmige, an der Unterseite abgeplattete Gestalt, die Mundöffnung in der Mitte der Unterseite, die Afteröffnung gerade gegenüber, an dem dorsalen Pole oder Scheitel. Er besteht aus einer derben Kalkschale, welche die geräumige Leibeshöhle umschliesst. Ein kleines Exemplar mit einem — durch Wasserverdrängung bestimmten — Cubikinhalte von 225 ccm. enthielt 175 ccm. Leibeshöhleninhalt. An der Aussenseite der Kalkschale sitzen Pedicellarien, Saugfüsschen und die Stacheln mit ihren Muskeln. In der Mitte der Unter-

¹⁾ J. Frenzel, Beiträge z. vergl. Physiologie u. Histologie der Verdauung. Arch. f. (Anatom. u.) Phys. 1892, S. 81.

seite findet sich eine etwa thalergrosse Oeffnung in der Kalkschale, die durch eine weiche Membran und den in deren Mitte befindlichen mächtigen Kauapparat der Seeigel, die sogenannte Laterne des Aristoteles, eingenommen wird. Der Kauapparat wird von dem Schlund, dem Anfangstheil des Verdauungskanals, durchsetzt; von ihm läuft der stark gewundene Darm zum After; er ist sehr geräumig, aber dünnwandig, und ist durch ein netzartiges Mesenterium an der Innenseite der Kalkschale aufgehängt. Erkennbare Abschnitte besitzt er, abgesehen von dem allerersten, engeren Stück, dem sogenannten Oesophagus, nicht. Mikroskopisch besteht sein Epithel, nach Frenzel und Hamann, ebenfalls aus Cylinderzellen und zahlreichen amöboiden Wanderzellen, die völlig übereinstimmen mit den in der Leibeshöhle schwimmenden Blutkörperchen und den Wanderzellen, die man in den anderen Organen des Seeigels trifft. Ein Theil enthält einen intensiv gelbroth gefärbten, etwa die Hälfte der Zelle einnehmenden Körper, andere enthalten Eiweisskrystalle, die List¹⁾ genauer untersucht hat. — Von anderen Organen des Seeigels sind nur die 5 Genitalschläuche zu erwähnen, die an der Innenseite der Kalkschale zwischen den Darmschlingen sitzen und in den Monaten Januar bis April, während denen ich an den Seeigeln experimentirte, stark entwickelt waren. Ein Zusammenhang mit den Organen an der Aussenseite der Schale besteht, abgesehen von der Mundplatte, nur an den Ambulacren, durch deren Poren Wassergefässe und Nerven treten. Man sieht an ihrer Innenseite kissenartige Wülste, in denen viele Wanderzellen stecken.

Astropecten aurantiacus ist ein flachgedrückter Seestern mit bedeutend entwickelter Mittelplatte. Die Rückseite ist mit einer weichen, aber durch Kalkeinlagerungen verstärkten Haut bedeckt, die Unterseite zeigt dagegen das harte Kalkskelett, zwischen dem die spitzen, nicht mit einer Haftscheibe versehenen Saugfüßchen hervordringen. Fast das gesammte

1) Th. List, Ueber die Entwicklung von Proteinkrystalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echinoiden. Anat. Anzeiger 14, 185. 1897.

Mittelstück des Thieres wird von dem sehr geräumigen und dehnbaren Magen eingenommen, von dem aus sich in die Arme hinein, je 2 in jeden Arm, die vielverästelten, sogenannten Blinddärme erstrecken, welche nach Griffiths,¹⁾ Chapeaux²⁾ und Frentzel die Verdauungssecrete für den Magen secerniren, also dem Pankreas der Wirbelthiere entsprechen würden. Hamann glaubt, dass die verdauten Nahrungsstoffe in sie eindringen, sie also auch der Resorption dienen. Das Epithel des Magens ist nach Frentzel zum Theil ein Flimmerepithel, zum Theil enthält es Becherzellen und Cylinderzellen, ausserdem auch wieder zahlreiche amöboide Wanderzellen. Die Mundöffnung ist für gewöhnlich klein, aber äusserst dehnbar, da man in dem Magen von grossen Seesternen Muschelschalen von 3 cm. Durchmesser findet; ein After fehlt bei *Astropecten*. Der Magen ist durch eine Reihe massiver Stränge an dem Kalkskelett, besonders an der Rückenwand befestigt, die Blinddärme sitzen der Rückenwand kurz auf. Die Leibeshöhle ist viel weniger entwickelt, als bei den anderen Echinodermen. Anfangs hielt ich diese Seesterne wegen ihres riesigen Magens und ihrer gewaltigen Verdauungsfähigkeit — ich konnte die Beobachtungen von Ludwig, Lang, Hamann und Schiemenz³⁾ oft bestätigen über die grosse Zahl von Muskeln und Schnecken, bezw. deren Gehäusen, die man in einem *Astropecten*magen findet — für die geeignetsten Objecte zu Verdauungs- und Resorptionszwecken. Es gelingt in der That bei einiger Uebung, den Magen mit seinen Anhängen unverletzt zu isoliren, indem man das Thier sozusagen von seinem Magen abpräparirt. Aber im Gegensatz zu dem einfach schlauchförmigen Verdauungskanal der *Holothurien* ist für die Thätigkeit des Seesternmagens ein complicirter Bewegungsmechanismus nöthig, den das von dem übrigen Thier losgelöste Organ nicht mehr leisten kann. Führt man feste Nahrung in den Magen ein, z. B. zerschnittenes

1) A. B. Griffiths, Proc. Roy. Soc. 44, 325. 1888.

2) Marcellin Chapeaux, Nutrition des Echinodermes. Bull. de l'Acad. royale des Sciences etc. de Belgique. III. Sér., T. 26, S. 227. 1893.

3) P. Schiemenz, Wie öffnen die Seesterne Austern? Mittheil. des deutschen Seefischereivereins, 1896 Nr. 6.

Muschelfleisch oder Fibrin, so wird es nicht verdaut, da die Fermente nicht in den Magen gelangen. Mit Flüssigkeit aber lässt sich der dünnwandige, des stützenden Kalkgerüsts entbehrende Magen nicht füllen.

Ebensowenig führten Resorptionsversuche am unverletzten Thiere zum Ziel, da die Leibeshöhle bei den Seesternen nicht das grosse Flüssigkeitsreservoir bildet, wie bei den Seeigeln und Holothurien. So habe ich mich bei den Seesternen auf einige unten anzuführende Fermentuntersuchungen beschränken müssen, sowie auf die Feststellung, dass in den Magen eingeführte Farbstoffe, z. B. Indigcarmin, in die «Blinddärme» eindringen. Verdauungsprodukte des Eiweisses vermochte ich während der Verdauung von Muscheln im Magen nicht nachzuweisen.

Gefässsystem und Leibeshöhlenflüssigkeit.

Bekanntlich besitzen die Echinodermen 3 Systeme von mit Flüssigkeit gefüllten Hohlräumen, die Leibeshöhle, das Wassergefässsystem und das Blutgefäss- oder Lacunarsystem. Seit der Entdecker des Wassergefässsystems, Tiedemann,¹⁾ in seiner noch heute unübertroffenen Anatomie der Holothurien, Seeigel und Seesterne diese Systeme als getrennt beschrieben hat, ist zwar gelegentlich ein Zusammenhang zwischen ihnen oder zwischen einem von ihnen und dem umgebenden Meerwasser behauptet worden. Aber nach den übereinstimmenden Angaben von Johannes Müller,²⁾ Semper,³⁾ Prouho,⁴⁾

1) F. Tiedemann, Anatomie der Röhrenholothurie (*Holothuria tubulosa*), des pomeranzenfarbigen Seesterns (*Astropecten aurantiacus*) und des Steinseeigels (*Echinus saxatilis*). Landshut 1816. Preisschrift der Pariser Akademie von 1812.

2) Johannes Müller, Müller's Archiv 1850, S. 117 u. 225. — Derselbe, Ueber den Bau der Echinodermen. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften 1853.

3) C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen II. Th. 1. Bd. 1867.

4) H. Prouho, Arch. de Zoologie expérimentale, 2. Ser., T. 5, 213. 1887.

Hérouard,¹⁾ Ludwig,²⁾ Hamann³⁾ und Lang⁴⁾ kann es keinem Zweifel unterliegen, dass man es wirklich mit 3 Flüssigkeitssystemen zu thun hat, die von einander durch Wandungen geschieden sind, und die in keiner direkten Verbindung mit einander stehen. Das Wassergefässsystem verbreitet sich in der Aussenwand der Thiere; von ihm aus werden die Saugfüsschen gefüllt und entleert; ausserdem besitzt es Zusammenhänge mit den Poli'schen Blasen. Es dient also der Locomotion und vielleicht der Athmung. Die inneren Organe, speciell den Verdauungskanal, berührt es nicht. An diesem verzweigt sich dafür das Lacunarsystem, das bei den Seeigeln schwächer als bei den Holothurien entwickelt ist. Es besteht bei diesen aus einem dorsalen und einem ventralen Darmgefäss, die entlang dem Darm ziehen, und von denen aus zahlreiche Aestchen im Darmmesenterium verlaufen, die sich dann wieder zu 2 grösseren Stämmen vereinigen. Ausser dem Darm verbreitet es sich an der Wasserlunge, dagegen nicht an der Körperwandung; über seine Function ist nichts bekannt. Lang⁵⁾ sagt von ihm: «Im Bindegewebe verschiedener Körpertheile kommt in den meisten Echinodermenklassen ein stark entwickeltes System von sehr kleinen Lücken oder Lacunen vor, die sich in einander öffnen, und die bald an den Oberflächen gewisser Organe ein dichtes und feines, flächenhaft ausgebildetes Lacunennetz darstellen, bald zu Bündeln von in bestimmten Richtungen verlaufenden und mit einander anastomosirenden Kanälen zusammenfliessen. Dieses Lacunarsystem würde früher allgemein als Blutgefässsystem bezeichnet und mag auch hier noch diesen Namen beibehalten, obschon eine regelmässige Circulation der in ihm enthaltenen Flüssigkeit nach

1) E. Hérouard, *ibid.* (2), 7, 535. 1889.

2) H. Ludwig, *Echinodermen, Bronns Klassen u. Ordnungen II.* 3, S. 198 ff., S. 559 ff. 1889—1892.

3) O. Hamann, *Bronns Klassen etc. Fortsetzung*, S. 724 ff. — Derselbe, *Beiträge zur Histologie der Echinodermen*, I.—III. 1884 ff.

4) A. Lang, *Lehrbuch der vergl. Anatomie*, Bd. 4, *Echinodermata*. 1894, S. 1006 ff.

5) A. Lang, *Lehrbuch der vergl. Anatomie*, Bd. 4, *Echinodermata*. Jena 1894, S. 1040.

bestimmten Richtungen hin in keinem einzigen Falle nachgewiesen wurde.

Die mit einander communicirenden Lacunen, aus denen das Blutgefässsystem besteht, entbehren jeglicher besonderen Wandung, auch jeglicher Endothelauskleidung, und ihre Anordnung zu Netzen oder Geflechten, die bald flächenartig ausgebreitet sind, bald zu «Gefässstämmen» sich verdichten, ist für die Echinodermen absolut charakteristisch.

Ein localisirter propulsatorischer Apparat fehlt. Was früher als Herz bezeichnet wurde, hat mit dem Blutgefässsystem nichts zu thun; es ist das Axialorgan

«Contractionen sind nur in ganz unregelmässiger und wenig deutlicher Weise an den Gefässstämmen des Darms von Holothurien beobachtet worden.» — Auch Hamann (l. c.) nennt das «Blutgefässsystem» lediglich ein System von Spalträumen in der Bindegewebsschicht.

Was die Contractionen, die Tiedemann zuerst gesehen hat, anlangt, so kann man an den grossen Gefässstämmen der Holothurien in der That mit der Zeiss'schen binocularen Lupe sehr gut in regelmässigem Rhythmus auftretende Verengerungen und Erweiterungen der Gefässe beobachten. Ebenso kann man sich aber auch, wenn man auf ein kleines Convolut von Blutkörperchen einstellt, davon überzeugen, dass ein Transport eines solchen Klümpchens durch diese Bewegungen nicht herbeigeführt wird, sondern dass sie es nur hin- und herflottiren lassen.

Das, was für meine Versuche von Bedeutung ist, und weshalb ich auf diese Verhältnisse näher eingegangen bin, ist, dass bei den Seeigeln und Holothurien jede Circulation überhaupt und insbesondere jede circulatorische Verbindung zwischen dem Verdauungskanal und dem übrigen Körper fehlt. Wasser und in ihm gelöste feste Stoffe, die bei der Verdauung entstehen, haben keine andere Möglichkeit, zu den übrigen Organen, die sie ernähren sollen, zu gelangen, als dass sie aus dem Darm in die Leibeshöhle eintreten, und durch diese hindurch zu den andern Organen gelangen. Die Echinodermen

ermöglichen also in der That, die gestellte Aufgabe, den Stofftransport aus einer Höhlung in die andere, zu untersuchen.

Was die Litteratur über die Verdauung und den Stoffwechsel der Echinodermen angeht, so ist darüber wenig zu sagen. Abgesehen von einigen ganz unzuverlässigen Angaben von Krukenberg¹⁾ über Enzyme bei Holothurien und Seesternen, ist vor Allem eine Untersuchung von Chapeaux²⁾ zu erwähnen, der in den Blinddärmen der Seesterne ein Stärke verzuckerndes und ein Eiweiss spaltendes Enzym fand; ausserdem beobachtete er das Durchtreten von Fetttröpfchen aus dem Darm in die Leibeshöhle und eine fettspaltende Wirkung der Amöbocyten der Seesterne. Das Vorkommen von verdauenden Enzymen in den Därmen der Seesterne beobachtete auch Griffiths.³⁾ Schiemenz⁴⁾ sah bei einem anderen Seestern, dem *Asterias rubens*, einem gefürchteten Räuber, der grosse Mengen von Muscheln mit seinem hervorgestülpten Magen ausserhalb seines Körpers verdaut, dass zur völligen Auflösung der Weichtheile einer Auster von 2,5 cm. Länge 4 Stunden, einer 3,7 cm. langen anderen Muschel — Venus — 8 $\frac{1}{2}$ Stunden erforderlich waren. Frentzel⁵⁾ schreibt für den Process der Verdauung, wie des Nahrungstransportes im Körper den Amöbocyten oder Wanderzellen der Echinodermen die allergrösste Bedeutung zu, Schulz⁶⁾ und Barthels⁷⁾ lassen auch die Excretion bei den Holothurien wesentlich durch sie besorgen. Auch Ludwig, Hamann und Lang schliessen sich in ihren citirten, zusammenhängenden Darstellungen dem an,

1) F. C. W. Krukenberg, Grundzüge einer vergleichenden Physiologie der Verdauung, Heidelberg 1880, IV, S. 58 ff. — Derselbe, Enzymbildung bei Evertebraten, Untersuchungen a. d. physiol. Institut Heidelberg. II., 338, 1879.

2) M. Chapeaux, Bull. de l'Acad. royale de Belgique, 3^e Série, T. 26, S. 227, 1893.

3) A. B. Griffiths, Proc. Roy. Soc. 44, 325. 1888.

4) P. Schiemenz, Mittheil. des Deutschen Seelischereivereins 1896. Nr. 6.

5) J. Frentzel, Arch. für (Anat. u.) Physiol. 1892, S. 81.

6) Eugen Schulz, Biologisches Centralbl., 15, 390. 1895.

7) Ph. Barthels, Zool. Anzeiger, 18, 493. 1895.

und betonen die grosse Rolle der Wanderzellen für alle vegetativen Prozesse der Echinodermen.

Die Resorptionswege und die bei der Resorption wirkenden Kräfte.

Es galt zunächst, die normale Zusammensetzung der Leibesflüssigkeit dieser Thiere festzustellen. Den Inhalt der «Blutgefässe» direkt zu untersuchen, ist unmöglich; die vorliegenden Angaben von Cuénot (siehe unten) und Anderen über einen geringen Eiweissgehalt der Lacunarflüssigkeit gründen sich denn auch nur auf die mikroskopische Beobachtung an Schnitten, und dabei ist eine Vermischung mit Zellsaft nicht auszuschliessen. Nur Hamann erwähnt eine am lebenden Thier beobachtete Gerinnung. Doch wird die Gleichartigkeit der Flüssigkeit in den Lacunen, dem Wassergefässsystem und der Leibeshöhle von allen Autoren anerkannt. Die Leibeshöhlenflüssigkeit ist dagegen leicht in grosser Menge zu erhalten. Allerdings muss man sich bei Holothurien wie bei Seeigeln vor einer Verunreinigung mit dem Schleim hüten, den die Haut der Thiere auf jeden Eingriff reichlichst producirt. Die Holothurien trocknete ich gut ab und öffnete sie mit einem raschen Scheerenschnitt, wobei die Flüssigkeit aus dem sich kräftig contrahirenden Thiere hervorstürzt. Bei den Seeigeln machte ich mit dem Troikart entweder an der Mundmembran 2 Löcher oder nur eines dort, das andere seitlich von dem After und der Madreporenplatte im Scheitel — in beiden Fällen verletzt man keine inneren Organe — und hebte sie dann aus. Die Flüssigkeit enthält zahlreiche Amöbocyten von verschiedenen Formen und mit verschiedenen Einschlüssen, die namentlich Cuénot¹⁾ genau beschrieben hat. Bei den Seeigeln ballen sich die Blutkörperchen beim Stehen zu einem Pseudogerinnsel zusammen; sie lassen sich durch Centrifugiren leicht entfernen. Im Uebrigen besteht sie aus

¹⁾ L. Cuénot, Arch. de Zool. expériment. 2 Sér., 9, 365 und 592, 1891. — Vgl. auch J. Frenzel, Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1892, 81. — Th. List, Anat. Anzeiger, 14, 185, 1897. Ferner die citirten Lehrbücher, besonders Hamann.

nahezu reinem Seewasser. Sie ist schwach alkalisch wie das Seewasser und gibt beim vorsichtigen Ansäuern weder in der Kälte noch beim Kochen einen Niederschlag oder auch nur eine Trübung, enthält also weder Eiweiss noch Mucin. Sie gibt weder die Biuretreaction noch eine der anderen Farbenreactionen der Eiweisskörper und Peptone. Ferner enthält die Leibeshöhlenflüssigkeit keine Kohlehydrate; sie reducirt weder direkt noch nach dem Kochen mit Säuren und gibt die Molisch'sche Reaction mit Thymol nicht. Sie gibt keine Fällung mit ammoniakalischer Silberlösung — selbstverständlich nach Entfernung des Salzniederschlages, den Ammoniak in ihr so gut wie im Seewasser entstehen lässt. Auch beim Eindampfen zur Trockne zeigt sich, dass keine organischen Substanzen in nennenswerther Menge vorhanden sind. Nur Phosphorwolframsäure erzeugt eine Trübung, die sich nach einigen Stunden als dünner Belag an den Wänden des Becherglases absetzt; das Meerwasser aus der Aquariumsleitung verhält sich ebenso, d. h. es enthält Spuren von mit Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen. Der Niederschlag ist etwas stärker als im Meerwasser, von einer Bestimmung konnte in diesen Spuren nicht die Rede sein. Entsprechend ergab eine Prüfung mit dem Nessler'schen Reagens auf Ammoniak eine etwas stärkere Färbung als im Meerwasser. Endlich wurde der Stickstoffgehalt nach Kjeldahl bestimmt:

100 ccm. Meerwasser	enthalten 0,4 mg N,
100 » Holothurieninhalte	» 2,5 » »
100 » Seeigelinhalte	» 5,7 » »

Von dem Stickstoff ist vielleicht ein Theil noch auf Ammoniak zu beziehen. Dass diese Flüssigkeit trotzdem Enzyme enthält, davon wird weiter unten noch die Rede sein. — Für die Resorptionsfragen ist zunächst die Feststellung von Wichtigkeit, dass an und für sich irgend beträchtliche Mengen organischer Körper in der Leibeshöhle fehlen, dass die Flüssigkeit insbesondere weder Eiweiss noch Kohlehydrate enthält. Dieses Resultat habe ich in einer ganzen Reihe von Versuchen immer wieder bestätigt, sowohl an hungernden Thieren, als an solchen, die frisch eingefangen waren, und

deren Darmkanal vollgestopft war, die sich also in voller Verdauung befanden. Die Leibeshöhlenflüssigkeiten der Seeigel *Echinus melo* und *Dorocidaris papillata*, der Holothurie *Stichopus regalis* und der Seesterne *Astropecten aurantiacus* und *Asterias glacialis* — von dem letzteren untersuchte ich allerdings nur hungernde Exemplare — verhalten sich ebenso. Die abweichenden Angaben in der Litteratur — Cuénot,¹⁾ Howell²⁾ und Williams³⁾ sprechen von reinem oder nahezu reinem Seewasser, Cuénot⁴⁾ an anderer Stelle, Semper⁵⁾ und Geddes⁶⁾ dagegen von einem grösseren oder geringeren Eiweissgehalt — beruhen anscheinend auf Verunreinigungen mit dem Hautschleim oder auf Auslaugen der Blutkörperchen. Bei Seeigeln kann man an absterbenden Exemplaren gelegentlich etwas Eiweiss neben Farbstoff aus dem Darm finden. Doch finden sich dann auch immer andere Veränderungen, Stachelverlust etc. Bei normalen Holothurien und Seeigeln habe ich niemals Eiweiss oder Kohlehydrate, oft kaum den Phosphorwolframsäureniederschlag, und als Maximum der organischen stickstoffhaltigen Substanz bei den Exemplaren mit stärkstem Phosphorwolframsäureniederschlag die oben gegebenen Zahlen gefunden.

Versuche an Holothurien.

Frisch eingefangene Holothurien haben immer ihren gesammten Darm prall mit Meeressand gefüllt, in dem man gelegentlich Stückchen von Holz, Pflanzentheile, auch kleine Muscheln findet. Sie scheinen sich also wesentlich von dem Seesand mit den in ihm befindlichen, lebenden oder toden,

1) L. Cuénot, Arch. de Zoologie expériment., 2^e Sér., 5^{bis}, S. 63, 1887.

2) W. H. Howell, Studies from the Biolog. Laboratory of the John-Hopkins-University, III, 267, 1887.

3) Th. Williams, Philosoph. Transactions, 1852. 595.

4) L. Cuénot, Arch. de Zoolog. expériment., 2^e Sér., 9, 365 und 592, 1891.

5) C. Semper, Reisen im Archipel der Philippinen, II. Theil, Bd. I, 1867.

6) P. Geddes, Arch. de Zoolog. expériment., 1^e Sér., 8, 483, 1879.

organischen Bestandtheilen zu nähren. Doch wird angegeben,¹⁾ dass sie auch schwimmende kleine Thiere, Infusorien, Diatomeen, Crustaceen mittelst ihres Tentakelkranzes in sich hineinstrudeln und verzehren. Ich habe den Stickstoffgehalt des Sandes, den ich aus dem vorderen Drittel von Holothuriendärmen entleerte, und den von frisch eingebrachtem Seesand verglichen. Die Bestimmung geschah nach Kjeldahl:

21 g Sand aus Holothuriendärmen enthält 8,1 mg N,
 40 » Seesand enthält 2,6 »

Will man nicht die ganze Differenz auf Verdauungsecrete beziehen, so geht hieraus hervor, dass die Holothurien ausser dem Sande noch stickstoffhaltige, organische Nahrung aufgenommen haben müssen. Im Aquarium entleeren die Thiere alsbald Koth, d. h. wurstförmige 1—5 cm. lange, durch etwas Schleim locker zusammengehaltene Sandbrocken. Nach einem bis spätestens drei Tagen ist der Darm frei von Sand, aber er ist dann nicht leer und zusammengefallen, sondern mehr oder weniger prall mit einer gelblichen, wasserklaren, etwas fadenziehenden Flüssigkeit gefüllt, in der sich geringe Mengen der verdauenden Enzyme befinden, von denen noch die Rede sein wird.

Ich wartete, bis die Holothurien derart den Sand entleert hatten, und untersuchte zunächst die Resorption am isolirten Darm. Anfangs versuchte ich, die Thiere ihren Darm selbst herauswerfen zu lassen, und setzte sie zu diesem Zweck in Meerwasser von 30° C., wobei kleine Exemplare ihre Eingeweide bald auswerfen. Bei grossen dauert es dagegen sehr lange, und die Thiere zeigten dann starke Asphyxie, so dass ich nicht wusste, inwieweit der Darm unverändert war. Ich habe später die Holothurien mit einem Scheerenschnitt an der Unterseite geöffnet; dann wird durch die starke Contraction der Leibeswand der Darm hervorgedrängt, und es gelingt durch etwas Drücken und Ziehen leicht, den Darm, der am Schlundring und unmittelbar vor dem After abreisst, mit Wasserlunge und Mesenterium unverletzt zu er-

1) M. Schmidt, Zoolog. Garten, 19, 244, 1878.

halten. Ich trennte dann mit der Scheere das Mesenterium vom Darm ab, entfernte das Rectum mit der Einmündung der Lunge, entleerte den Darm, füllte ihn unter geringem Druck aus einer Bürette, band ihn vorn und hinten zu, und legte ihn in gelüftetes Seewasser. Anfangs liess ich durch das Gefäss einen Luftstrom perlen, musste mich aber überzeugen, dass dies auch in den Wintermonaten nicht genügt. Grosse Holothurien werden in 1 l. Seewasser, das mit Luft durchströmt wird, nach spätestens 24 Stunden asphyktisch und werfen ihre Eingeweide aus. Ich habe daher bei den meisten Versuchen einen Sauerstoffstrom durch das Gefäss gehen lassen. Am derart isolirten Darm sieht man am nächsten Tage noch peristaltische Bewegungen; dass die resorbirende und oxydirende Fähigkeit der Zellen noch vorhanden war, wird sich aus den Versuchen ergeben.

Zunächst brachte ich reines Seewasser in die Därme, so dass sich also aussen und innen die gleiche Flüssigkeit befand. Dann fand ich ausnahmslos nach 24 und noch deutlicher nach 48 Stunden den Darm stark zusammengefallen, statt 20 ccm. nur noch 3—4 ccm. enthaltend; einmal fand ich ihn auch völlig leer. Die Aussenflüssigkeit hatte sich entsprechend vermehrt, wenn auch wegen der Verdunstung etwas weniger, als der Verminderung im Darm entsprach. Dasselbe war gut zu sehen, als ich statt des reinen Seewassers mit Seewasser bereiteten Stärkekleister einführte, der ausserdem noch in feiner Vertheilung ungelöste Stärke enthielt. Nach 2 Tagen war das Wasser aus dem Darm verschwunden, der stark contrahirte Darm war mit der zusammengebackenen Stärke gefüllt. Als ich verdünnte Milch von dem Darm resorbiren liess, war nach 24 Stunden die Milch geronnen und der Darm deutlich contrahirt, nach 48 Stunden enthielt er nur ein festes Käsegerinnsel, keine Spur von Flüssigkeit; in beiden Fällen geringe, aber trotz der Verdunstung deutliche Vermehrung der Aussenflüssigkeit. Wenn die in den Darm eingeführte Flüssigkeit nicht nur aus Seewasser bestand, sondern Salze oder andere Körper gelöst enthielt, so war die Flüssigkeitsresorption ebenso gut zu beobachten, daneben aber konnte

ich die gelösten Substanzen jenseits des Darmes auffinden. Ich nahm Jodnatrium, in 1%iger Lösung dem Seewasser zugesetzt: am nächsten Tage war die Flüssigkeit innen vermindert, aussen und innen war nach Behandlung mit salpetriger Säure durch Ausschütteln mit Chloroform reichlich Jodnatrium nachweisbar. Ferner löste ich Natriumphosphat 1:250 in Seewasser, klärte die alkalische trübe Lösung durch Hinzufügen von Salzsäure, bis die Reaction auf Lackmus neutral war, und füllte die Lösung in Holothuriendärme. Am folgenden Tage erzeugte molybdänsaures Ammon in der Aussenflüssigkeit einen deutlichen Niederschlag, Phosphorsäure war also übergegangen: innen waren nur noch wenige Cubikcentimeter Flüssigkeit anzutreffen, die ebenfalls eine deutliche Phosphorsäurereaction gaben.

Quantitative Bestimmungen habe ich bei diesen Versuchen nicht gemacht, wohl aber bei den folgenden Resorptionsversuchen mit Traubenzucker und Rohrzucker. Die Bestimmung geschah wieder durch Titration mit ammoniakalischer Kupfersulfatlösung nach Pavy.¹⁾ Ich habe mich durch wiederholte Versuche überzeugt, dass diese Methode auch bei dem hohen Salzgehalt des Meerwassers anwendbar ist, und dass sie bei sorgfältiger Ausführung und genügender Uebung bis auf 0,01 bis 0,02% genau arbeitet. Der Rohrzucker wurde erst durch einstündiges Kochen mit sehr verdünnter Salzsäure invertirt und der Invertzucker titrimetrisch bestimmt. — Eine erhebliche Complication erfahren diese Versuche dadurch, dass der Zucker in ihrem Verlaufe von dem lebenden Darne verbrannt, oxydirt wird. Davon wird noch eingehend die Rede sein. Hier soll nur die Flüssigkeitsverschiebung und die Vertheilung des nicht verbrannten Zuckers inner- und ausserhalb des Darmes besprochen werden. Ich habe die Resultate in folgender Tabelle vereinigt:

Zu dieser Tabelle ist noch zu bemerken: Die Därme wurden in der Regel Nachmittags gefüllt und in das gelüftete Seewasser gelegt und am nächsten Tage Vormittags unter-

1) O. Cohnheim, Zeitschr. f. Biolog., Bd. 37, 129. 1898.

sucht. Die Versuchsdauer betrug daher etwa 18—22 Stunden, nur bei Versuch 5 und 10 einen Tag länger. Die Aussenflüssigkeit war immer Seewasser, das nur in Versuch 7 und 8 ausserdem 5% Dextrose enthielt. Bei den Rohrzuckerversuchen zeigte der Darminhalt stets Reduction, es war also eine theilweise Spaltung des Rohrzuckers eingetreten. Ihre Grösse wurde durch direktes Titriren ohne vorherige Inversion bestimmt und ist in Klammern beigefügt. Danach ist im Darm etwa der 10. bis 5. Theil des Rohrzuckers invertirt, der Rest als solcher vorhanden. Auch die Aussenflüssigkeit enthielt neben dem Rohrzucker immer gespaltenen Zucker, aber wenig, immer unter 0,1%.

Wenn man zunächst die Zahlen der Spalte 12 betrachtet, so sieht man, wie in den meisten Versuchen mit geringem Gehalt an Zucker eine deutliche Flüssigkeitsresorption stattgefunden hat. Einzelne Abweichungen beruhten wohl auf mangelhafter Lüftung oder von vornherein schlechtem Zustande der Thiere. Anders bei hohem Zuckergehalt: In den Versuchen 6 und 10—13 hat keine Resorption stattgefunden, sondern im Gegentheil eine Flüssigkeitsvermehrung. Der Holothuriendarm zeigt also die gleichen Verhältnisse, wie wir sie vom Wirbelthierdarm her kennen. Wird der Darmwand ein zu grosses Druckgefälle zugemuthet, so verhält sie sich in Bezug auf den Flüssigkeitswechsel wie eine beliebige Membran, die Diffusion und Osmose gestattet, bei geringen Concentrationen aber kommt ihre physiologische Fähigkeit des activen Flüssigkeitstransportes zur Geltung. Eine Grenze zwischen beiden ist schwer zu ziehen, da einmal (Versuch 9) eine 10%ige Dextroselösung noch gut resorbirt wurde, andererseits eine von 7,5% (Versuch 4) schon schlecht. Bei den Rohrzuckerlösungen von 5% (Versuch 2), 15% (Versuch 6) und 18% (Versuch 12 und 13) war die Resorption viel schlechter, trotzdem dass ihre molekulare Concentration ja geringer ist. Noch schlechter war die Resorption bei 2 Versuchen mit Milchzucker, in denen 10%ige Lösungen sich erheblich — von 5 auf 8, von 10 auf 18 ccm. — vermehrten. Doch war in 24 Stunden ungespaltenen Milchzucker — kenntlich an der

Veränderung der Polarisation beim Kochen mit Salzsäure — in der Aussenflüssigkeit nachweisbar. Quantitative Bestimmungen habe ich bei diesen Versuchen nicht gemacht.

Zum Vergleich habe ich dann eine Reihe von Versuchen am vergifteten oder abgetödteten Darm angestellt.

Tabelle II.

Nr.	Eingeführt wurden			Entleert wurden			Aussenflüssigkeit				Re-sor-birt ccm.	Ver-brannt g	
	ccm.	%	g	ccm.	%	g	vorher ccm.	nach-her ccm.	%	g			
1	30	10	3	32	3,3	1,1	40	38	3,3	1,2	— 2	0,7	2 Tage. See-wasser innen etwas verdünnt.
2	30	10	3	36	—	—	30	21	2,0	0,4	— 6	—	1 Tag.
3	10,5	3	0,315	9	starke Reduct.		50	50	starke Reduct		1,5	—	1 Tag.
4	12	3	0,36	10	—	—	50	50	—	—	2	0,36	1 Tag.

Dazu sind zunächst einige Versuche zu rechnen, bei denen durch einen Unfall der Luftstrom versagte, der Darm also erstickte (Versuch 1 und 2). Sodann tödtete ich den Darm dadurch, dass ich ihn in Chloroformwasser legte (Versuch 3), oder dass ich Fluornatrium der zu resorbirenden Lösung beifügte (Versuch 4). Es ergibt sich, dass unter diesen nicht normalen Umständen die Flüssigkeitsresorption aufhörte; im Gegentheil fand sich eine Vermehrung der Flüssigkeit im Innern des Darmes, wie es bei einer Diffusion und Osmose zu erwarten steht. Dagegen war Zucker in der Aussenflüssigkeit nachzuweisen, und auch die Verbrennung des Zuckers hatte nicht aufgehört.

Dasselbe Resultat erhielt ich, als ich verdünnte Lösungen von Jodnatrium resorbiren liess und den Darm abtödtete; die Flüssigkeit im Darm blieb unverändert, das Jodnatrium war in der Aussenflüssigkeit nachweisbar. Auch bei Resorption von reinem Seewasser kam keine Flüssigkeitsverminderung zu Stande. Um festzustellen, ob etwa die Geschwindigkeit des Durchtrittes gelöster Substanzen beim lebenden und todten Darm eine verschiedene sei, legte ich einen Darm 24 Stunden in Chloroformwasser, einen andern nahm ich frisch aus dem

Thier, füllte beide mit einer verdünnten Lösung von Ferrocyannatrium in Seewasser und setzte sie in gelüftetes Seewasser. Bei dem todten war nach 45, bei dem lebenden nach 70 Minuten die erste Spur von Ferrocyannatrium nachzuweisen. Also kein Unterschied zu Gunsten des lebenden.

Endlich vertauschte ich bei einer Reihe von Versuchen die Flüssigkeiten. Ich füllte die Därme mit Seewasser, oder liess ihnen auch einfach ihren Inhalt und fügte der Aussenflüssigkeit Jodnatrium, phosphorsaures Natrium oder Zucker bei. In allen, oft wiederholten Versuchen fand eine Flüssigkeitsverminderung im Darm statt, sodass sich nur noch wenige Cubikcentimeter am nächsten Tage in ihm fanden, aber in dieser geringen Menge war immer Jodnatrium, phosphorsaures Natrium oder Dextrose nachzuweisen. Nur in einem Falle, als ich einen theils mit Sand, theils mit Wasser gefüllten Darm in Zuckerlösung setzte, war am folgenden Tage nur noch Sand im Darm, in dem ich keinen Zucker mehr nachweisen konnte. In einem andern Darm, der nur Spuren von Schleim enthielt, gaben diese auch eine schwache Jodreaction. Quantitative Zuckerbestimmungen waren in den sehr geringen Flüssigkeitsmengen im Darm nicht ausführbar, die Bestimmung des Zuckers in der Aussenflüssigkeit ergab, dass immer eine starke Verbrennung stattgefunden hatte.

Der Durchtritt der Stoffe durch den Darm erfolgt also gleichmässig in beiden Richtungen; von einer Differenz in dieser Hinsicht, wie ich sie am Wirbelthierdarm beobachtet habe, ist nichts zu sehen. Bevor dies Ergebniss näher besprochen wird, will ich noch eine Reihe von Versuchen anführen, die ich an ganzen Holothurien angestellt habe.

Die Holothurien wurden erst 2—3 Tage ins Aquarium gesetzt, bis sie ihren Koth entleert hatten, und dann in eine verdünnte, durch einen Sauerstoffstrom gut gelüftete Zuckerlösung gesetzt, nach 24 Stunden der Darminhalt und der Leibesinhalt untersucht. Zunächst musste aber festgestellt werden, ob die Resorption durch den Darm den einzigen Zugang zu der Leibeshöhle bildete, und nicht etwa aus der Wasserlunge Substanzen aufgenommen werden konnten. Zu diesem Zwecke setzte ich

Holothurien in eine 0,5% ige Traubenzuckerlösung von 30° C., worauf sie sehr oft und lebhaft athmen. Nach einer halben Stunde nahm ich sie heraus; das von ihnen aus der Afteröffnung entleerte Athemwasser enthielt 0,5% Zucker, auch im Darm war bereits eine geringe Menge Zucker zu finden, die Leibeshöhle war dagegen zuckerfrei. In 30 Minuten hatte also durch die äusserst dünne Wand der Lunge¹⁾ keine Diffusion stattgefunden, kann also wohl für ausgeschlossen gelten. Nach 24 Stunden ergeben sich dagegen folgende Resultate:

1. 2500 ccm. Seewasser mit 15 g Dextrose. Darin 3 Holothurien, von denen eine verloren geht. Die beiden andern haben in der Leibeshöhle 0,11 und 0,12% Zucker, die vereinigten Darminhalte < 0,15%.

2. 2500 ccm. mit 25 g Rohrzucker (1%). Da herein 3 grosse Holothurien. Nach 24 Stunden im Wasser 0,55% Rohrzucker, in dem vereinigten Darminhalt der 3 Thiere 0,22% Rohrzucker. Die Leibeshöhlenflüssigkeiten, die aber alle 3 durch Athemwasser von 0,55% verunreinigt sind, enthalten 0,32, 0,45 und 0,57% Rohrzucker. Eine Reduction war nirgends zu beobachten, dagegen im Ganzen ein starker Verbrauch des Rohrzuckers. Einige in derselben Art angestellte Versuche ohne quantitative Zuckerbestimmung ergaben das gleiche Resultat: Im Darm und in der Leibeshöhle findet sich Zucker, aber immer erheblich weniger, als in der Aussenflüssigkeit, sodass also von einem einfachen Ausgleich etwa durch die Leibeswand oder das Wassergefässsystem keine Rede sein kann. Die Aufnahme erfolgt nur durch den Darm und durch diesen hindurch in die Leibeshöhle.

Doch auch der umgekehrte Weg aus der Leibeshöhle in den Darm steht dem Zucker offen. Ich spritzte mit einer Serumspritze mehreren Holothurien in die Leibeshöhle 10 ccm. Rohrzuckerlösung, die 1,5 bis 3,6 g Rohrzucker enthielt, und setzte sie in gelüftetes Seewasser. Am nächsten Tage fand ich in dem Aussenwasser keine Spur von Zucker, bei dem einen Thier, das nur 1,5 g Zucker erhalten hatte, war über-

1) Eug. Schulz, Biolog. Centralblatt, Bd. 15, S. 390, 1895.

haupt nichts mehr zu finden, der Zucker war verbrannt worden. Die andern 4 Thiere mit mehr Zucker dagegen wiesen in dem Darm wie in der Leibeshöhle reichlich Rohrzucker auf, dem Aussehen nach im Darm weniger als in der Leibeshöhle; eine direkte Reduction ohne vorherige Inversion war nirgends zu beobachten. Der Rohrzucker war also in diesen Versuchen aus der Leibeshöhle in den Darm getreten, nicht anders als er es bei den vorigen Versuchen in umgekehrter Richtung gethan hatte.

Das Ergebniss dieser Versuche an Holothuriendärmen lässt sich dahin zusammenfassen, dass man mit Bestimmtheit eine aktive Wasserresorption beobachten kann, die sich aus osmotischen Kräften allein nicht erklären lässt. Denn die geringe Wasserverdunstung und dadurch bedingte Concentrationsvermehrung der Aussenflüssigkeit genügt, wie ein Blick auf die Zahlen zeigt, bei Weitem nicht, um die vollständige Entleerung des Darmes in das Aussenwasser herbeizuführen. Dass nicht etwa zwischen Darm und Leibeshöhle offene Communicationen bestehen, durch die hindurch der Darminhalt nach aussen tritt, wird durch die auch am Schluss aller Versuche (Tabelle I) stets noch vorhandenen Concentrationsdifferenzen zwischen Darm und Leibeshöhle bewiesen. Die Wanderung und Vertheilung der wasserlöslichen Substanzen ist dagegen nicht anders, als sie bei Diffusionsmembranen sein würde; durch die Wand hindurch findet eine allmähliche Ausgleichung der Druckdifferenzen statt und es werden keine neuen geschaffen. Auch findet sich kein Anzeichen dafür, dass die Darmwand etwa nach den beiden Seiten orientirt ist, wie es Waymouth Reid¹⁾ und ich²⁾ für den Dünndarm der Säugethiere festgestellt haben. Und dass diese Fähigkeit nicht etwa nur dem isolirten Darm, als erstes Zeichen seines Absterbens, verloren gegangen ist, beweisen die zuletzt aufgeführten Versuche am unverletzten Thiere. Die Zucker-

1) E. Waymouth Reid, On intestinal absorption. Philos. Transactions. Ser. B. Vol. 192. 211. 1900.

2) O. Cohnheim, Zeitschr. f. Biolog., 36, 129. 1898. — 37, 443. 1899.

vertheilung ist hier vollständig erklärlich durch langsames Verschlucken in den Darm, Diffundiren aus diesem in die Leibeshöhle oder umgekehrt und allmähliche Verbrennung des Zuckers auf diesem Wege.

Dies Resultat findet in den folgenden Versuchen an Seeigeln seine Bestätigung.

Versuche an Seeigeln.

Anfangs machte ich die Versuche so, dass ich die Mundmembran der Seeigel rings um die Laterne durchschnitt, diese herausnahm, in den «Oesophagus» einen dünnen Seidenkatheter einführte und damit den Darm füllte. Diese Methode hat den Vortheil, dass man sich nach erfolgter Injection überzeugen kann, ob der Darm nicht etwa verletzt ist und die injicirte Flüssigkeit direkt in die Leibeshöhle gelaufen ist. Aber sie bedeutet für den Seeigel einen sehr schweren Eingriff, da seine Athmung, wie die Coordination seiner Bewegungen durch die Zerstörung der Mundmembran gehindert ist.¹⁾ Da ich ausserdem die Leibeshöhlenflüssigkeit unvermischt untersuchen wollte, musste ich die Thiere nach der Operation mit dem After nach unten legen und sie vor dem Herumdrehen bewahren, was sie übrigens auch nach dem Eingriffe in der Regel nicht mehr können. Ich versuchte darauf, neben der Afteröffnung ein Loch in die Schale des Seeigels zu machen, was auch in der That ohne Verletzung der inneren Organe gelingt. Die Versuche, in denen Lösungen in die Leibeshöhle eingeführt wurden, sind auf diese Weise gemacht. Die Thiere wurden dann so in ein Gefäss gesetzt, dass die oberste Kuppe mit dem Loch aus dem Wasser hervorragte. Da es mir aber nicht gelang, in das Rectum eine Canüle ohne Verletzung einzuführen, benutzte ich ein einfacheres Verfahren und führte ein Glasröhrchen in die Mundöffnung des Thieres ein, das dann von dem Seeigel selbst mit den Zähnen gefasst und festgehalten wird. So konnte ich unschwer 10—12 cem. einlaufen lassen, wobei der Seeigel die Laterne rhythmisch hebt und senkt. Wenn man nach erfolgter Injection einige Minuten

¹⁾ J. v. Uexküll, Zeitschr. f. Biolog., 34, 298. — 37, 334. 1898.

wartet und dann das Röhrchen herauszieht, fliesst auch beim Herumdrehen des Thieres nichts aus. Der Seeigel wurde dann in ein Gefäss mit gelüftetem Wasser gesetzt und am nächsten Tage die Leibeshöhlenflüssigkeit wie der Darminhalt untersucht. Die Seeigel halten sich dabei auffallend schlecht. Luftdurchleitung genügte kaum je, und selbst bei starker Sauerstoffdurchleitung zeigten die Thiere oft schon nach 24, immer nach 48 Stunden Stachelverlust, also schwere Veränderungen. Als normal betrachtete ich sie, wenn sie keine oder nur vereinzelte Stacheln verloren hatten, die von v. Uexküll beschriebenen Stachelreflexe gut zeigten und sich noch umdrehen konnten.

Der Darm frisch gefangener Seeigel ist stets prall gefüllt, theils mit Pflanzenresten und anderen Partikelchen, theils mit kleinen, etwa stecknadelkopfgrossen oder etwas grösseren, grünen oder gelbbraunen Kügelchen, selten mit etwas Sand. Die Kügelchen werden als Koth reichlich durch den After entleert; aber der Darm ist auch nach 4—6 Tagen noch nicht ganz leer; in den vorderen Partien ist er dann mit Flüssigkeit gefüllt und reisst an dem geöffneten, seiner Leibeshöhlenflüssigkeit beraubten Thiere leicht ein. Doch lässt sich bei einiger Vorsicht der Seeigel durch ein Loch am dorsalen Pol ohne Verletzung vollständig ausspülen.

Zunächst machte ich einige Versuche mit Einführung von Jodnatrium in den Darm und in die Leibeshöhle, das ich dann immer im Darm und in der Leibeshöhle wiederfand, das also wie bei den Holothurien gleichmässig nach beiden Richtungen durch die Darmwand hindurchgeht. Die Zucker- versuche sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt.

Tabelle III.

Z	Zucker- art	Eingeführt		Im Darm gefunden			In der Leibeshöhle gefunden			Ver- braunt %	Bemerkungen
		ccm.	g	ccm.	‰	g	ccm.	‰	g		
1	Dextrose	8	0,4	34	0,5	0,17	168	0	0	0,23	
2	„	16	1,6	45	0,6	0,3	266	0,3	0,8	0,5	
3	Rohrzuck.	10	1,2	37	0,3	0,11	225	0,34	0,765	0,3	
4	Dextrose	16	1,6	?	0	0	510	0,14	0,7	0,9	In Leibeshöhle See.
5	„	13	1,3	70	0,2	0,14	108	0,43	0,46	0,7	
6	„	12,5	1,5	55	1,1	0,71	207	0,19	0,4	0,4	Keine Blatkörperch.
7	„	10	0,5	—	0	0	—	0	0	0,5	

1) Dazu Spülwasser.

Es geht aus diesen Zahlen hervor, dass auch bei den Seeigeln eine Vertheilung des Zuckers zwischen Darm und Leibeshöhle statthat. Nur bei einem Versuche (4) war im Darm kein Zucker mehr nachzuweisen, wohl aber in der Leibeshöhle. Aber der Zuckergehalt in der Leibeshöhle war sehr gering und die Differenz könnte sehr wohl durch die stärkere Verbrennung im Darm erklärt werden. Jedenfalls ergibt sich aus den Versuchen keine Thatsache, welche die Annahme besonderer Kräfte neben der Diffusion sicher erforderlich machte. Und dasselbe Resultat zeigten einige Versuche, bei denen ich Zuckerlösungen direkt in die Leibeshöhle brachte.

Tabelle IV.

Nr.	Zuckerart	Eingeführt g	In der Leibeshöhle gefunden			Verbrannt	Bemerkungen
			cem.	%	g		
1	Dextrose	2,5	372	0,49	1,8	< 0,45	In Aussensflüssigkeit 0,25 g = 0,018 % Zucker, im Darm etwas Zucker.
2		0,84	175	0,3	0,525	< 0,3	Im Darm etwas Zucker.
3	Rohrzuck.	1,5	285	0,3	0,86	< 0,64	» » » » »
4	Dextrose	0,48	35	1,0	0,35	0,06	Aussen 0,07 g. Darm u. Genitalien entfernt.
5		0,5	130	0,29	0,38	0,12	Aussen kein Zucker. Darm war entfernt.
6	Rohrzuck.	0,75	167	0,3	0,5	0,25	Darm u. Genitalien entfernt.

Die ersten drei Versuche der Tabelle sind in dieser Art gemacht worden, und es fand sich immer — mit Ausnahme von einem Versuche — im Darm etwas Zucker, während der normale Darminhalt weder direkt, noch nach Kochen mit Salzsäure eine Reduction zeigte. Der Zucker, Trauben- wie Rohrzucker, war also trotz seiner geringen Concentration in der Leibesflüssigkeit in umgekehrter Richtung, als normal, durch die Darmwand hindurchgetreten, die also auch beim Seeigel für Zucker so wenig wie für Jodnatrium eine Orientirung besitzt.

Die in der Tabelle III und IV angeführten Versuche sollten gleichzeitig noch eine andere Frage beantworten. Wie erwähnt, hat der Mangel einer Circulation bei den Echinodermen

viele Zoologen zu der Vorstellung geführt, die Aufnahme und Vertheilung der Nahrungsstoffe im Körper erfolge bei ihnen gar nicht oder doch nur zum Theil in gelöster Form, sondern durch Vermittelung der Amöbocyten, der allgegenwärtigen Wanderzellen, die sich im Darm mit den Nahrungsstoffen beladen und diese dann durch die Leibeshöhle zu den Organen transportiren sollten. Aber schon die bisherigen Versuche haben gezeigt, dass gelöste Stoffe leicht durch die Darmwand hindurchtreten, und der active Wassertransport der Holothurien unterstützt dies ja offenbar. Ich habe nun noch eine Reihe Versuche angestellt, bei denen ich die Amöbocyten entfernte. Ich machte mit dem Troikart ein Loch in der Mundhaut neben der Laterne und ein zweites am Scheitel, liess die Thiere leerlaufen und füllte sie mit Seewasser; im Laufe der nächsten 24 bis 48 Stunden wiederholte ich dies Verfahren mehrmals, da sich aus den Geweben stammende Amöbocyten immer wieder in der Leibeshöhle sammelten. Die Seeigel vertrugen den Eingriff nicht besonders gut, sondern zeigten schon am 2., fast alle am 3. Tage Stachelverlust und andere Zeichen abnormen Verhaltens. Erst als ich die Operation mit sterilisirten Instrumenten ausführte und die Thiere mit ausgekochtem Seewasser füllte, wurden die Resultate besser, und es blieb ein Theil der Thiere 3 Tage lang gesund. Von diesen stammen die Versuche 4, 5 und 6 von Tabelle III, welche beweisen, dass unter diesen Umständen, d. h. bei Fehlen der Amöbocyten, gerade so gut ein Stofftransport und gerade so gut eine Verbrennung statthat, wie bei Vorhandensein der Wanderzellen. Gegen dies letztere könnte der Einwand erhoben werden, es sei zwar der Zucker herausgetreten, aber er habe nicht der Ernährung des übrigen Körpers gedient, sondern die beobachtete Verbrennung beruhe allein auf der Thätigkeit des Darmes, die anderen Gewebe erhielten den Zucker gar nicht. In Folge dessen habe ich einige Seeigel an der dorsalen Kuppe breit geöffnet, sie ausgeschüttet, den ganzen Darm und die Genitalien sorgfältig herausgenommen, die Thiere gründlich ausgespült und, mit zuckerhaltigem Seewasser gefüllt, in gelüftetes Seewasser gesetzt. Eine Verminderung des Zuckers

bis zum nächsten Tage — es wurden nur die Thiere verwendet, die am Ende des Versuches ihre Stacheln nicht verloren hatten und umherlaufen konnten — konnte dann nur auf der Thätigkeit der anderen Gewebe ausser dem Darm, der Laternenmuskulatur, der Stachelmuskulatur etc., beruhen. Wie die Versuche 4—6 der Tabelle IV lehren, wird dabei nun deutlich Zucker verbrannt, und es ist damit bewiesen, dass die Gewebe der Seeigel wirklich Nahrungsmittel verwenden, die in der Leibeshöhlenflüssigkeit gelöst sind, und dazu nicht der Vermittelung der Wanderzellen bedürfen. Ueber den Weg, den der ernährende Zucker durch die Schale hindurch zu den ausserhalb der Schale gelegenen Muskeln einschlägt, vermag ich nichts zu sagen; auffällig ist aber die sehr viel geringere Verbrennung in Versuch 4, bei dem ausser Darm und Genitalien auch die längs der Ambulacren liegenden «Kissen» weggekratzt waren. Dass die Wanderzellen gar keine Rolle bei dem Stofftransport und der Ernährung der Seeigel spielen, kann ich natürlich nicht behaupten. Wie bald auseinanderzusetzen ist, habe ich gesicherte Resultate nur für die Verdauung und Verbrennung der Kohlehydrate erhalten: bei den anderen Nahrungsstoffen könnte es, soweit diese überhaupt eine Rolle bei der Ernährung der Thiere spielen, anders sein. Der Befund von Eiweisskrystallen in den Amöbocyten der Seeigel durch List,¹⁾ eines fettspaltenden Fermentes in den Amöbocyten der Seesterne durch Chapeaux²⁾ gibt in dieser Beziehung zu denken. Ich habe eine grössere Menge von Seeigelamöbocyten gesammelt, und gefunden, dass die grossen intensivrothen Einschlüsse, die viele von ihnen enthalten, nicht in Alkohol, wohl aber in Aether löslich sind. Sie haben also nichts mit dem alkohollöslichen «Purpur» der Seeigel zu thun und können auf dem Transport begriffenes Fett sein.

Für die löslichen, diffusibeln Produkte der Verdauung,

1) Th. List, Anat. Anzeiger, 14, 185. 1897.

2) M. Chapeaux, Bull. de l'Acad. roy. de Belgique, III. Ser. 26, 227. 1893.

insbesondere also die niederen Kohlehydrate, müssen wir uns den Process der Resorption folgendermassen vorstellen:

Durch die Verdauung entstehen — davon weiter unten — lösliche, diffusible Körper, und diese treten durch den Darm durch in die Leibeshöhle. Die Leibeshöhle aber ist das grosse Reservoir, aus dem alle Organe der Thiere schöpfen. Halten sich der Verbrauch und die Zufuhr aus dem Darm die Wage, so findet sich nichts von Verdauungsprodukten in ihr; so ist es im natürlichen Leben der Thiere, so war es auch z. B. in Versuch 7 der Tabelle III, in dem ich 0,5 g Dextrose in den Darm eines Seeigels brachte und nichts davon wiederfand, weder im Darm, noch in der Leibeshöhle, noch in den Geweben. So auch in Versuch 1, Tabelle I, wo ebenfalls der eingeführte Zucker von einem Holothuriendarm ganz zerstört wurde, und in dem auf Seite 30 erwähnten Versuche, in dem 1,5 g Rohrzucker in einer Holothurie ganz verschwanden. Steigerte ich dagegen künstlich die Zufuhr von löslichen Zuckern aus dem Darm, so konnte ich diese in der Leibeshöhle, wenn auch meist nur in geringer Menge und Concentration, nachweisen. Functionell entspricht so die Leibeshöhle dem Blutgefässsystem der Wirbelthiere, das die Vertheilung der Nahrungsstoffe zu allen Organen des Körpers leistet, und in dem von diesen Stoffen zu jeder Zeit, auch bei reichlichster Zufuhr, nichts oder doch nur wenig nachzuweisen ist.

Was nun die Kräfte anlangt, die den Durchtritt der Stoffe aus dem Darm in die Leibeshöhle bewirken, so ergibt sich aus den Versuchen an den Seeigeln, wie an den Holothurien, dass eine «Orientirung» der Darmwand nach verschiedenen Richtungen, wie sie dem Säugethierdarm zuzukommen scheint, dem Darm der Echinodermen fehlt. Das einzige, durch osmotische Kräfte nicht Erklärbare ist die Wasserresorption im Holothuriendarm, bei der Zellkräfte wirksam sein müssen. Der Uebertritt fester, gelöster Substanzen kann bei Seeigeln, wie bei Holothurien, durch Diffusion erklärt werden, und wir hätten in den Därmen dieser Thiere ähnliche Verhältnisse vor uns, wie ich sie bei der Bauchhöhle

der Kaninchen fand: ¹⁾ einen regelrechten Diffusionsaustausch und daneben eine recht langsame active Flüssigkeitsresorption. Ausgeschlossen ist ja selbstverständlich die Mitwirkung von Zellkräften dabei nicht, aber nothwendig, das ist der entscheidende Punkt, sind sie zur Erklärung auch nicht; für die Stoffaufnahme genügt einstweilen die Annahme einer reinen Diffusion. Wie weit diese dabei durch den activen Wasserstrom beschleunigt und unterstützt wird, entzieht sich der Berechnung. Wenn man, auf diese Befunde gestützt, einen Vergleich mit dem Säugethierdarm wagen will, so liegen zwei Möglichkeiten vor. Man kann entweder in den Erscheinungen bei den Echinodermen eine Bestätigung dafür erblicken, dass bei den Säugethieren der Flüssigkeitsstrom die Hauptsache ist. Ich habe seinerzeit betont, ²⁾ dass dieser thatsächlich die einzige, wirkliche Schwierigkeit darstellt, während die Aufnahme körperfremder Substanzen aus dem Darm ins Blut eventuell auch nur durch Diffusion erklärt werden könnte. Es wäre möglich, diese Eventualität jetzt weiter auszuführen und zu sagen: Constant bei der Resorption der verschiedensten Thiere ist nur der durch die Darmwand hervorgerufene Wasserstrom. Er ist langsam bei den Echinodermen mit ihrem geringen Stoffwechsel, so langsam, dass neben ihm und gegen ihn eine Diffusion gelöster Substanzen stattfinden kann. Bei den Säugethieren erfolgt er hingegen so schnell, dass keine Diffusion mehr möglich ist; er reisst die im Darm befindlichen Substanzen mit und führt das Wasser aus dem Darm fort, ehe etwas aus dem Blut hinein gehen kann. — Die zweite Möglichkeit aber ist die, dass man einfach sagt: Wir haben hier eine neue eigenartige Anordnung vor uns, einen schwachen Flüssigkeitsstrom aus dem Darm in die Leibeshöhle, und neben diesem einen Austausch gelöster Bestandtheile, bei dem wir bisher keine Abweichung von den Diffusionsgesetzen zu erkennen vermögen. Für die circulationslosen Echinodermen genügt diese einfachere Anordnung, bei den Säugethieren sind in der Darm-

1) O. Cohnheim, Zeitschr. f. Biologie. 37, S. 443. 1898.

2) O. Cohnheim, Zeitschr. f. Biologie, 39, S. 169. 1899.

wand noch neue Functionen ausgebildet. Die letztere Auffassung scheint mir zunächst die richtigere zu sein. Jedenfalls hat die Untersuchung der Resorption bei den circulationslosen Echinodermen auf diese Weise eine Trennung und genauere Analysirung der complicirteren Functionen ermöglicht, wie sie der Darm der Säugethiere zeigt.

Die Enzyme und die Verdauung der Kohlehydrate.

Die Holothurien besitzen in ihrem Darm 1. ein diastatisches Ferment, das Stärke in lösliche, reducirende Körper umwandelt, 2. ein invertirendes Ferment, das Rohrzucker in Dextrose und Lävulose spaltet. Die Diastase ist schon von Krukenberg beschrieben worden. Die Reaction im Holothuriendarm habe ich stets schwach alkalisch, gleich der des Meerwassers, gefunden: bei dieser wirken die Enzyme gut, sie wirken bei 40° besser als bei Zimmertemperatur. Um eine Anschauung von der Stärke der Enzyme zu bekommen, habe ich zerschnittene Holothuriendärme mit der etwa fünffachen Menge Meerwasser wochenlang stehen lassen, abfiltrirt und die Wirksamkeit dieser Lösung mit der von menschlichem Speichel verglichen. Ausserdem nahm ich zum Vergleich die diastatische Wirkung des Extractes der Leber von *Octopus vulgaris*, einem sehr gut und schnell verdauenden Wirbellosen. Es verging Zeit, bis zum ersten Male eine Reduction nachweisbar war, bei

	20°	40°
Speichel und Stärkekleister	6 Min.	<1 Min.
Holothuriendärmen und Stärkekleister . . .	300 »	120 »
Holothuriendärmen und Rohrzucker	90 »	25 »
Octopusleber und Stärkekleister	60 »	5 »

Die Fermente der Holothuriendärme sind also — wenigstens im Winter — wenig wirksam; das Invertin wirkt schneller als die Diastase. Auch wird von zugesetztem Stärkekleister immer nur ein kleiner Theil gespalten, während das Invertin sehr viel intensiver wirkt. Auch der wässerige Darminhalt hungernder Holothurien enthält beide Fermente, und ebenso

der Sand im Darm frischgefangener Thiere: beide sind viel weniger wirksam als die Darmschleimhaut selbst, bezw. deren Extract. Der Darm von *Stichopus regalis* hat die gleichen beiden Fermente wie der von *Holothuria tubulosa*.

Die Versuche wurden unter Zusatz von Toluol ausgeführt, um Bakterienwirkungen auszuschliessen. Der Umstand, dass der Darminhalt viel schwächer wirksam ist, als der Darm selbst, beweist auch, dass es sich nicht etwa um Enzyme handelt, die von Bakterien schon vorher erzeugt waren, sondern dass die Fermente wirklich von der Darmschleimhaut producirt werden.

Bei den Seeigeln fand ich dieselben beiden Enzyme, ein diastatisches und ein invertirendes. Das diastatische wirkt schnell und stark, das invertirende dagegen nur schwach. Ich konnte es nur dadurch nachweisen, dass ich durch starken Toluolzusatz die Darmschleimhaut abtödtete und so die Weiterverbrennung der gebildeten einfachen Zucker verhinderte. Dann war stets nach 24 Stunden eine deutliche, aber nie starke Reduction vorhanden, die in den Kontrollpräparaten ohne Rohrzuckerzusatz ausblieb; die Seeigel produciren also ein Invertin.

Die Seesterne — *Astropecten aurantiacus* — produciren in den «Blinddärmen» ein sehr schwaches, diastatisches Ferment, das schon Griffiths beschreibt, und ein viel stärkeres Invertin, das schneller wirkt, als das der Holothurien.

Es erhebt sich nun die Frage, was denn die Thiere mit diesen ihren Enzymen machen. Das diastatische Ferment ist verständlich; denn Holothurien und Seeigel nähren sich von verschiedenen Pflanzen, die sicherlich Stärke enthalten, und die Hauptnahrung der Seesterne, die ausschliesslich Fleischfresser sind, bilden Muscheln und Schnecken, die reichlich colloidale Kohlehydrate, Verwandte des Glycogens etc. enthalten. Aber von einem reichlicheren Vorkommen des Rohrzuckers bei niederen Meerespflanzen ist nichts bekannt und ebensowenig der Synarthrose, auf die nach Kjeldahl¹⁾ das sonst bekannte

1) Maly's Jahresbericht f. Thierchemie, 11. 83. 1881.

Invertin ebenfalls wirkt. Es war daher nach einem anderen Zucker zu suchen, und ein Hinweis bot sich in dem ausgeprägt süßen Geschmack vieler bei Neapel vorkommender Muscheln. Ich nahm eine grössere Menge Muscheln von den Gattungen *Tapes*, *Pecten* und *Cytherea*, die ich alle in den Mägen von Seesternen gefunden hatte, zerschnitt sie, zerrieb sie mit Sand und presste sie unter Zusatz von Meerwasser mit einer Tincturenpresse aus. Ich erhielt so eine Flüssigkeit, die reich an Eiweiss, richtiger an mit Säure fällbaren Proteiden war. Nach deren Entfernung zeigte das Filtrat keine Reduction.

Ein Monosaccharid ist also in den Schnecken nicht enthalten. Als ich aber nach Hammarsten's¹⁾ Vorschrift die Schnecken mit 5%iger Kalilauge behandelte und das gebildete Albuminat durch Säure fällte, erhielt ich ein Filtrat, das nicht direkt, wohl aber nach dem Kochen mit Säuren reducirte. Die untersuchten Meeresschnecken enthalten also, wie die Weinbergschnecke nach Hammarsten¹⁾ u. A., ein höheres Kohlehydrat. Der Versuch, es rein darzustellen, führte zu keinem sicheren Resultate und ich kann daher auch nicht angeben, ob das Kohlehydrat als solches in den Schnecken enthalten ist, oder bei der Behandlung aus einem Glycoproteid entstand.

Als ich zu dem beschriebenen Muschelpresssaft oder zu zerschnittenen Muschelstückchen die Verdauungsorgane von Seesternen oder Holothuriendärme setzte, bekam ich nach einigen Stunden eine sehr starke Reduction. Bakterienwirkung war durch Toluol ausgeschlossen, die Holothuriendärme allein geben auch nach Wochen keine Reduction, die Blinddärme von Seesternen manchmal nach mehreren Tagen eine ganz unbedeutende, vermuthlich von langsam verdauten Nahrungsresten herrührend. Die zerschnittenen und ausgepressten Muscheln, die ja auch deren Verdauungsorgane und Darminhalt enthalten, zeigen, sich selbst überlassen, nach 2—3 Tagen eine schwache Reduction, die nicht verglichen werden kann mit der intensiven Reduction, wie sie die Einwirkung der Seesternschläuche auf die Schnecken hervorbringt.

1. O. Hammarsten, Pflüger's Archiv, 36, 373. 1885.

Ich nehme daher an, dass es dies Kohlehydrat ist, das sich in ihrer Nahrung, den Muscheln, reichlich findet, für das die Verdauungsorgane der Echinodermata ihr invertirendes Enzym produciren. Bei den fleischfressenden Seesternen sind wir zu dieser Annahme gezwungen, bei den Holothurien und Seeigeln ist die Möglichkeit vorhanden, dass sie, daneben ihr Invertin für pflanzliche Kohlehydrate, vielleicht für Rohrzucker selbst, verwenden können.

Die Fermente der Holothurien und Seeigel finden sich reichlich nur in der Darmschleimhaut, gar nicht in den anderen Organen, dagegen gelegentlich in geringer Menge in der Leibeshöhlenflüssigkeit. Bei frischgefangenen, also in Verdauung begriffenen Seeigeln fand ich mehrmals in der Leibeshöhle ein diastatisches, bei Holothurien ein diastatisches und ein invertirendes Ferment. Der Befund war nicht constant, bei vielen anderen Exemplaren vermisste ich die Fermente, auch war die Wirkung recht gering und die Reduction bei Zimmertemperatur erst nach 24 Stunden oder noch später nachzuweisen. Da aber Bakterienwirkung durch reichlichen Toluolzusatz ausgeschlossen war und ich mich stets durch Kontrollversuche von der Unwirksamkeit der betreffenden Flüssigkeit nach dem Kochen überzeugte, kann an dem gelegentlichen Vorhandensein der Fermente in der Leibeshöhle nicht gezweifelt werden. Dieser Befund ist chemisch interessant, weil er das Vorhandensein von Fermenten in einer Lösung zeigt, die weder Eiweiss noch Kohlehydrate und überhaupt organische Substanz nur in Spuren enthält und so einen Beweis mehr für die Nichteiweissnatur dieser Körper liefert. An einer wesentlichen Function dieser Fermentspuren im Körper ist dagegen wohl zu zweifeln; sie sind vielmehr den geringen Mengen von Pepsin, Labferment etc., den «Fermentschlacken»,¹⁾ gleichzusetzen, die im Blut und im Harn der Säugethiere mehr oder weniger constant gefunden werden. Es zeigt wieder die functionelle Gleichwerthigkeit der Leibeshöhle der Echinodermen

¹⁾ Boas, Zeitschr. f. klin. Med., 14, 249. 1888. — F. Helwes, Pflüger's Archiv, 43, 384. 1888.

mit den Blutgefässen der Säugethiere. Was die Darmwand passiren kann, tritt in sie ein; die geringen Mengen verdaulicher Produkte werden in der Norm immer gleich wieder von den Körpergeweben mit Beschlag belegt, die unverwerthbaren Fermente sammeln sich so gut in ihr an, wie das künstlich in den Darm eingebrachte Jodnatrium.

Die Stärke wird also von den Echinodermen verzuckert, der Rohrzucker in einfache Zucker gespalten, die einfachen Zucker aber werden von ihren Geweben verbrannt.

Ich habe bei den oben angeführten Resorptionsversuchen schon jedesmal die Menge Zucker angegeben, die dabei von dem Darm oder dem ganzen Thiere verbrannt wurde, genauer gesagt, die bei Beendigung des Versuches weniger vorhanden war, als im Anfang. Ich habe mich durch eine Reihe von Versuchen überzeugt, dass der Zucker nicht etwa durch die Gewebe beschlagnahmt war. Es liess sich weder aus dem Darm noch aus den ganzen Thieren durch Kochen mit Wasser bei neutraler oder schwach saurer Reaction mehr als Spuren Zucker gewinnen und zugesetzter Traubenzucker konnte von Holothurien wie von Seeigeln quantitativ wieder gewonnen werden.

Auf verschiedene Versuche, bei denen ich die Zuckerzerstörung durch den Darm von Holothurien noch weiter bestimmte, gehe ich nicht ein, da sie nichts ergaben, als was auch aus den Resorptionsversuchen ersichtlich ist, dass der herausgenommene Darm, wie die ganze Holothurie, Traubenzucker in beträchtlicher Menge zerstört. Das schliessliche Produkt dieser Oxydation ist Kohlensäure, deren Bestimmung weiter unten beschrieben wird; Zwischenprodukte habe ich nicht auffinden können, insbesondere war niemals eine saure Reaction nachweisbar. Ob die Zersetzung des Zuckers nur durch die lebenden, organisirten Zellen oder durch eine Oxydase vor sich geht, ist natürlich nicht zu entscheiden. Jedenfalls wirkt die letztere, wie alle Oxydationsfermente, intracellulär und wird nicht nach aussen secernirt.

Zu 40 ccm. Darminhalt von Holothurien wurde 1 g Dextrose gesetzt, nach 24 stündiger Luftdurchleitung wurde auf 10 ccm. aufgefüllt und 2,5% Zucker = 1 g gefunden.

Je 50 ccm. Holothurien- und Seeigelleibesflüssigkeit, theils mit, theils ohne Blutkörperchen, wurden mit je 0,5 g Dextrose versetzt und 24 Stunden Luft durchgeleitet: dann fanden sich bei verschiedenen Versuchen wechselnd 0,48—0,51 g Dextrose, mit andern Worten, es hatte keine, die Versuchsfehler übersteigende Zuckerzerstörung stattgehabt. Gleichzeitig bilden diese Versuche, die ohne Zusatz eines Desinficiens gemacht sind, den Beweis dafür, dass die sonst beobachtete Zuckerzehrung nicht etwa durch Bacterien vorgetäuscht war. Der lebhafteste Luftstrom bei allen Versuchen ist ja ihrer Entwicklung auch nicht günstig.

Wenn ich die Holothurien nicht lüftete und so asphyktisch machte, war die Zuckerzehrung herabgesetzt, durch Chloroform wurde sie aufgehoben, oder doch mindestens sehr stark herabgesetzt, durch Fluornatrium nicht deutlich beeinflusst. Vergleiche dafür Tabelle II, ausserdem sei folgender Versuch angeführt:

In Gefässe mit je 500 ccm. Seewasser und 5 g Dextrose werden gesetzt:

1. Eine grosse Holothurie. Gute Lüftung. Am nächsten Tage 3,6 g Zucker. 1,4 g verbrannt.
2. Eine kleine Holothurie. Gute Lüftung. Am nächsten Tage 4,3 g Zucker. 0,7 g verbrannt.
3. Eine etwas grössere Holothurie. Keine Lüftung. Am nächsten Tage ist die Holothurie todt und hat vorher ihren Darm ausgeworfen. Gefunden 4,9 g Zucker. 0,1 g verbrannt.
4. Holothurie mit herausgenommenen Organen. Durch Aufkochen getödtet. 5,0 g gefunden.

Ob etwa die ausgepressten Organsäfte einer Oxydation des Zuckers fähig sind, wie wir es von den Wirbelthieren wissen, darüber habe ich keine Versuche angestellt. Dagegen ermöglicht der Umstand, dass das Invertin und die Diastase unabhängig von den Zellen wirken, die «Glucose» aber nicht, einen Versuch anzustellen, der den Resorptionsprocess der Thiere beleuchtet. Wenn man in einen Holothuriendarm Stärkekleister füllt, so kann man, wie beschrieben, die Wasserresorption gut beobachten: man findet nach 2 Tagen innen nur mehr feste Stärke, aber weder aussen noch innen Zucker.

Als ich aber den Versuch wiederholte und, statt zu lüften, den Darm durch Chloroformwasser abtödtete, fand keine Wasserresorption statt, aber aussen und innen war — natürlich nach Entfernung des Chloroforms — reichlich Zucker nachzuweisen. Dasselbe zeigen die Versuche mit Rohrzucker. Wenn ich den isolirten Darm mit Rohrzucker füllte, Tabelle I, S. 26, beobachtete ich neben dem Rohrzucker aussen und innen eine deutliche Reduction, die bei den Versuchen am ganzen Thiere (S. 30) ebenso constant fehlte.

In diesem Zusammenhange sei auch wieder an die aus Tabelle I hervorgehende schlechtere Resorption des Rohrzuckers im Vergleich zum Traubenzucker erinnert. In der Norm geht der Process der Nahrungsaufnahme so vor sich, dass die höheren Zucker erst durch die Darmfermente in einfache Zucker zerlegt werden, diese durch die Darmwand in der geschilderten Weise hindurchtreten, durch die Leibeshöhlenflüssigkeit zu allen Organen der Thiere gelangen und daselbst verbrannt werden, ohne dass man sie je auf diesem Wege findet, solange sich Zufuhr und Abbau die Wage halten.

Die interessante Frage, ob die übrigen Gewebe der Holothurien den ungespaltenen Rohrzucker zu verbrennen vermögen, habe ich nicht entscheiden können, da ihres Darmes beraubte Holothurien einen zu geringen Stoffwechsel zeigten. Die Differenzen waren immer so klein, dass sie nichts bewiesen.

Dagegen sei noch mit ein paar Worten der Ausnutzung der Kohlehydratnahrung durch Seeigel und Holothurien gedacht. Strasburger¹⁾ hat angegeben, dass man durch Kochen mit 2%iger Salzsäure im menschlichen Koth die nicht verdauten, aber noch verdaulichen Kohlehydrate gewinnen könne. Holothurien- und Seeigelkoth gab nach 1 1/2 stündigem Kochen mit Salzsäure von 2% keine Reduction, dagegen einmal Holothurienkoth nach dem Kochen mit concentrirter Salzsäure, die ja auch feste Cellulose angreifen kann. Noch überzeugender dürfte folgende Anordnung sein. Ich versetzte Holothurien- und Seeigelkoth mit einem an wirksamem diastatischen und

1) J. Strasburger, Pflüger's Archiv, Bd. 84, S. 173, 1901.

invertirenden Fermente reichen Extract der Därme der betreffenden Thiere, ausserdem mit Toluol, vermochte aber auch nach Tagen keine Reduction nachzuweisen. Kontrollversuche mit Zusatz von Stärke und Rohrzucker fielen positiv aus.

Die Ausnutzung der verdaulichen Kohlehydrate im Darm der Holothurien und Seeigel scheint also vollständig zu sein.

Der Stickstoff-Stoffwechsel.

In Bezug auf diesen habe ich nur wenig Positives ermitteln können.

Die Holothuriendärme geben auch nach wochenlangem Stehen an Meerwasser kein Ferment ab, das rohes Fibrin löst. Das Fibrin bleibt bei Toluolzusatz auch bei Bruttemperatur 1 Tag lang unverändert: dass es sich in 2—3 Tagen auflöst, beweist bei den bekannten Eigenschaften des Fibrins nichts für die Gegenwart eines Fermentes. Auch Muschelfleisch wurde durch Darmextract anscheinend nicht verändert. Besondere Verdauungsdrüsen aber, die ein eiweisslösendes Ferment liefern könnten, fehlen den Holothurien. Derartigen negativen Resultaten gegenüber hat man sich in der Regel durch die Annahme einer intracellulären Verdauung im Gegensatz zur secretiven geholfen. Aber dazu müssen den Zellen doch jedenfalls lösliche Eiweisskörper zugeführt werden, wovon bei den Holothurien nichts bekannt ist. Auch würden die betreffenden Organe dann wenigstens eine Selbstverdauung zeigen, wie sie erst neuerdings wieder Hahn und Geret¹⁾ und Kutscher²⁾ bei der Hefe beobachtet haben. Aber die Holothuriendärme bleiben bei wochenlangem Stehen unter Toluolzusatz bei Zimmer- wie bei Bruttemperatur unverändert, wogegen sie durch Pepsin und Trypsin leicht gelöst werden, also aus verdaulichen Eiweisskörpern bestehen. Nach wochenlangem Stehen ging nur etwas Eiweiss, bzw. ein mucinähnlicher Körper in Lösung, nach deren Entfernung die Flüssigkeit keine Biuretreaction oder Millon'sche Reaction zeigte. Phosphorwolframsäure erzeugte

1) M. Hahn und L. Geret, Zeitschr. f. Biologie, Bd. 40, S. 117, 1900.

2) F. Kutscher, Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. XXXII, S. 59, 1900.

eine spärliche Fällung, in der sich kein durch Silbernitrat fällbarer Körper befand, sodass Arginin ausgeschlossen war. Das Filtrat von dem Phosphorwolframsäureniederschlag wurde eingedampft, liess aber die so leicht zu findenden Krystalle von Leucin und Tyrosin vermissen.

Kein anderes Resultat hatten Resorptionsversuche mit stickstoffhaltiger Nahrung. Ich legte 3 Därme frisch gefangener Holothurien, also mit Sand und Nahrung gefüllt, in Seewasser, leitete Sauerstoff hindurch und liess diesen durch Schwefelsäure von bekanntem Gehalt streichen. Ausserdem füllte ich 4 Holothuriendärme mit dem Seite 41 erwähnten Presssaft aus zerriebenen und ausgepressten Muscheln, der reichlich Eiweisskörper enthielt, 3 andere mit Casein, das in Seewasser theils gelöst, theils aufgeschwemmt war, und behandelte zum Vergleich 3 leere Därme in derselben Weise. Bei allen Versuchen hatte sich der Titer der vorgelegten Schwefelsäure nicht geändert, Ammoniak oder andere flüchtige Basen waren also nicht resorbirt worden. In dem Aussenwasser gab Essigsäure eine leichte, nicht abfiltrirbare Trübung, die beim Kochen nicht zunahm, Phosphorwolframsäure eine äusserst geringe Fällung; die Eiweissfarbenreactionen waren negativ. Stickstoffbestimmungen nach Kjeldahl ergaben im Maximum eine Absättigung von 1 ccm. $\frac{1}{10}$ n-Schwefelsäure durch 25 ccm. Aussenwasser, was 11 mg Stickstoff im Ganzen, in 200 ccm., entsprechen würde. Deutliche Unterschiede waren zwischen den 4 Versuchen nicht zu sehen. Das Casein war im Darm geronnen, das Wasser wegresorbirt worden, in dem Muschelpresssaft war es zu einer reichlichen Bacterienentwicklung gekommen, die sich auch auf das Aussenwasser erstreckte. Ich möchte aus diesen Versuchen nur schliessen, dass die Resorption stickstoffhaltiger Körper sehr gering ist, im Vergleich mit der reichlichen Resorption und Verbrennung von Kohlehydraten, zu gering jedenfalls, als dass ich sie erfolgreich untersuchen konnte. Wie und in welcher Form die Holothurien stickstoffhaltige Nahrung aufnehmen, vermag ich danach nicht anzugeben. Ferner suchte ich die Stickstoffausscheidung ganzer Holothurien zu bestimmen. Zu diesem Zwecke wurden frisch gefangene Thiere in ein mit

Meerwasser gefülltes Gefäss gesetzt, das einen doppelt durchbohrten Gummistopfen trug. Durch die eine Bohrung lief ein Rohr bis zum Boden des Gefässes, das zur Durchleitung von Sauerstoff diente. In der anderen Bohrung steckte ein Rohr, mittelst dessen die durchströmende Luft durch eine mit Schwefelsäure gefüllte Waschflasche geleitet wurde. In mehreren Versuchen, in denen daneben die Kohlensäureproduktion bestimmt wurde, ging die Luft vor der Schwefelsäure erst durch Barytwasser. Es konnte aber niemals eine Aenderung des Titors der Schwefelsäure beobachtet werden; Ammoniak oder andere flüchtige Basen wurden also nicht gebildet. Ebenso wenig fand ich in dem Aussenwasser bei Stickstoffbestimmungen nach Kjeldahl Stickstoff. Die Holothurien scheiden Stickstoff nur durch den Koth aus. Von dem Koth habe ich einige Stickstoffbestimmungen nach Kjeldahl gemacht.

1. Der in 2 Tagen — bis zur völligen Entleerung des Darmes — abgesetzte Koth von drei grossen frischgefangenen Holothurien enthielt 17,6 mg N.

2. Der vollständige Koth von 6 kleinen Holothurien enthielt 16,4 mg N.

3. 21 g Koth enthielten 8,1 mg N.

4. 21 g Koth enthielten 7,8 mg N.

Der Koth gibt keine Murexidprobe und gibt an verdünnte Natronlauge keine mit Phosphorwolframsäure fällbaren Substanzen ab, so dass die Hauptmasse der bei Wirbelthieren bekannten Harnbestandtheile und lösliche Eiweisskörper auszuschliessen sind.

Da ich die Stickstoffaufnahme nicht direkt bestimmen konnte, nahm ich zum Vergleich mit dem Koth den aus Sand bestehenden Darminhalt aus dem vorderen Stück des Darmkanals von frisch eingefangenen Holothurien, also aus dem sogenannten Magen, und behandelte ihn nach Kjeldahl.

21 g enthielten 8,0 mg N,

21 g " 8,1 mg N.

Wie man sieht, stimmen diese Zahlen ganz auffallend mit dem Stickstoffgehalt des Kothes überein. Nun liegen drei Möglichkeiten vor: Erstens können sich in der Nahrung unverdau-

liche stickstoffhaltige Substanzen befinden, die den Darm einfach passiren. Zweitens kann der Stickstoff von Verdauungsecreten herrühren, die in den vorderen Theil des Darms ergossen werden, den Hamann ja als Drüsenmagen bezeichnet. Drittens kann der Stickstoff im Darm verschluckte, noch nicht resorbirte Nahrung sein, der eine gleich hohe Ausscheidung in den Darm gegenübersteht. Die beiden letzten Fälle würden für die Bilanz des Thieres identisch sein, da die Secrete ja von dem Thier geliefert werden, also durch Stickstoffaufnahme ergänzt werden müssen. Der erste Fall ist recht unwahrscheinlich, und die Stickstoffausscheidung der Holothurien ist danach nicht unbeträchtlich. Denn dieselben drei Holothurien, deren Koth — oben unter 1. angeführt — 17,6 mg Stickstoff enthielt, schieden gleichzeitig — siehe weiter unten — 0,146 g CO₂ aus. Ein Mensch — um irgend einen Vergleich zu ermöglichen — würde nach Voit bei gemischter Kost (mit 137 g Eiweiss) auf 0,146 g Kohlensäure nur 6 mg Stickstoff ausscheiden. Wenn also selbst ein Theil des Stickstoffs als einfach durch den Darm durchgegangen abzuziehen wäre, bliebe die Stickstoffausscheidung der Holothurien relativ hoch, im scharfen Gegensatz zu der nicht nachgewiesenen Eiweissverdauung und der mindestens sehr unbedeutenden Resorption stickstoffhaltiger Nahrung aus dem Darm. Die letztere liesse sich freilich dadurch erklären, dass der Darm den Stickstoff auch wieder aufgesammelt hat, seiner Rolle als Ausscheidungsorgan gemäss. Eines besonderen Ausscheidungsorgans, einer Niere, bedürfen die Holothurien nicht, da ihr Darm auch diese Function besorgt.

Bei *Astropecten aurantiacus* konnte ich dagegen eine, wenn auch sehr langsame und unvollständige, doch deutliche Selbstverdauung seiner mit Meerwasser angesetzten Verdauungsorgane, Magen und Blinddärme, beobachten und als Produkte derselben in Uebereinstimmung mit Griffiths Leucin und Tyrosin in charakteristischen Krystallen erhalten. Im Filtrat vom noch unverdauten Eiweiss bekam ich niemals die Biuretreaction, sodass Albumosen und Peptone dabei anscheinend nicht gebildet oder gleich weiter zerlegt werden.

Fünf grosse, frisch gefangene Seesterne wurden 40 Stunden in 8100 ccm. Meerwasser gesetzt, Sauerstoff durchgeleitet und dieser, allerdings nur theilweise, durch Schwefelsäure geleitet. Ammoniak ging nicht über. Am Boden fanden sich Muschelreste und Detritus. 500 g Wasser enthielten 3,9 mg Stickstoff; da aber 500 g Meerwasser allein etwa 2,0 mg enthalten (s. S. 21) und die Seesterne etwas Schleim producirt hatten, halte ich die Zahlen für unverwendbar. Dasselbe gilt von einem Versuch mit 15 Stück Ophiuren, *Ophioderma longicauda*, die ebenfalls kein Ammoniak producirten und in 200 ccm. Meerwasser und dem ausgeschiedenen Detritus 3,2 mg Stickstoff enthielten.

Der Stoffwechsel der Holothurien.

Untersuchungen über die Kohlensäureproduktion verschiedener Wirbellosen hat Vernon¹⁾ mitgetheilt. Angaben über die Echinodermen habe ich nicht finden können.

Ich setzte die Holothurien in der (S. 48) beschriebenen Weise in ein Gefäss mit doppelt durchbohrtem Stopfen, fing den Sauerstoff, der durch das Wasser geleitet wurde, in Barytwasser von bekanntem Gehalt auf, filtrirte am Schluss des Versuches von dem gebildeten kohlensauren Baryum ab, titrirte das Barytwasser und berechnete daraus die von den Thieren producirte Kohlensäure. Den Sauerstoff liess ich zur Vorsicht aus der Bombe erst durch Natronlauge, dann durch Wasser, dann erst durch das Gefäss mit den Thieren streichen. Die Resultate sind in der folgenden Tabelle zusammengestellt. Die Thiere waren am Schluss der Versuche lebend und anscheinend normal, hatten auch keine Fierasfer als Schmarotzer in sich. Die Därme liessen — in Versuch 5 und 6 — Flüssigkeitsresorption beobachten. Die Temperatur war bei allen Versuchen recht constant, da sie kurz hintereinander Mitte April gemacht sind, wurde aber leider nicht bestimmt. Die Versuchsdauer betrug meist 48 Stunden, die beiden Tage sind zweimal getrennt angegeben.

¹⁾ H. M. Vernon, The respiratory exchange of the lower marine invertebrates. Journ. of Physiol. 19, 18. 1895.

Nr.	Anordnung	1. Tag CO ₂ g	2. Tag CO ₂ g	Summe CO ₂ g	Pro kg und 24 Std.	
1.	3 grosse, frisch gefangene Holothurien von 630 g . .	0,078	0,068	0,146	0,116	—
2.	7 kleine, frisch gefangene Holothurien von 510 g . .	0,099	0,083	0,182	0,179	—
3.	3 Holothuriendärme mit Sand und Nahrung gefüllt	—	—	0,052	—	—
4.	3 Holothuriendärme, leer . .	—	—	0,028	—	—
5.	3 Holothuriendärme mit 1 g Dextrose gefüllt	—	—	0,061	—	Dextrose verbrannt.
6.	Mehrere Holothuriendärme mit Muschelproteiden gefüllt .	—	—	0,106	—	40 Stunden.
7.	Dextrose mit Darminhalt . .	—	—	0,012	—	—
8.	15 Stück Ophiuren (Ophio- derma longicauda) von 125 g	—	—	0,057	0,228	—

Versuch 7 ist ein Kontrollversuch, um den Antheil zu bestimmen, den die bakterielle Zersetzung der Nahrungsmittel durch die im Darminhalt befindlichen Bakterien, ohne dass sich lebendes Gewebe dabei befindet, aber bei sonst gleicher Versuchsanordnung, betragen kann. Er ist nicht gross und kann jedenfalls die anderen Zahlen nicht wesentlich beeinflussen.

Bei den Versuchen 1, 3, 4 und 5 wurde darauf gesehen, dass je drei etwa gleich grosse Holothurien verwendet wurden, um die Versuche unter sich vergleichbar zu machen. Die «Muschelproteide» in Versuch 6 stammen von den Seite 41 beschriebenen Muscheln. Sie wurden aus dem Presssaft mit Essigsäure gefällt, in Natronlauge gelöst, nochmals gefällt und in Meerwasser aufgeschwemmt. Es ergibt sich das zu erwartende Resultat, dass die thätigen, verdauenden Därme einen viel lebhafteren Stoffwechsel besitzen, als die leeren, und dass durch die Hinzufügung eines leicht verbrennbaren Stoffes, wie des Traubenzuckers, der Stoffwechsel gegenüber

der Norm noch gesteigert wird. Gleichzeitig beweisen diese Versuche, dass der Darm auch am 2. Tage nach dem Tode noch Kohlensäure producirt, also lebt, eine Bestätigung der Resultate der Resorptionsversuche. Ferner zeigt sich der grosse Antheil, den der Stoffwechsel des Darmes an dem Gesamtstoffwechsel der Holothurien besitzt, mehr als ein Drittel. Für den Hammel hat Hagemann¹⁾ die Kosten der Verdauungsarbeit auf 5,5% des Verbrennungswerthes der Nahrung berechnet. Allerdings ist dies ein Minimalwerth, aber auch bei dem Holothuriendarm handelt es sich ja um Minimalwerthe, da er in seinem normalen Zusammenhange jedenfalls besser arbeitet als im isolirten Zustande und während der Zeit keine neue Nahrung aufnimmt. Ich glaube, wir dürfen aus den angegebenen Zahlen unbedenklich schliessen, dass die «Selbstkosten» des Organismus, die von seinem Nahrungswerthe abzuziehen sind, bei den Holothurien sehr hoch sind, die Verwerthung ihrer Nahrung somit eine schlechtere ist, als bei den Wirbelthieren.

Was nun die Gesamtkohlensäureproduktion betrifft, so ist diese, wenigstens bei der relativ niederen Temperatur des Frühlings, eine sehr geringe. Selbst die höchste erreichte Menge von 0,179 g pro Kilogramm beträgt nur den dreissigsten Theil von dem, was etwa gleichschwere Frösche nach Krehl und Soetbeer,²⁾ allerdings bei 22° C., also etwas höherer Temperatur, ausscheiden. Dies Resultat steht im Einklange mit den Angaben Vernon's für andere wirbellose Thiere, deren Stoffwechsel pro Gewichtseinheit zum Theil noch kleiner ist, als der der Holothurien. Es ist dies kein Wunder bei den äusserst trägen Bewegungen und dem sehr wenig ausgebildeten Nervensystem und Locomotionsapparat der Holothurien, die bei meinen Versuchen fast immer unbeweglich waren. Schon die flinken, freilich auch kleinen, Ophiuren (Versuch 8) haben einen lebhafteren Stoffwechsel auf die Gewichtseinheit. Aber derartige Vergleiche zwischen Thieren von ganz verschiedenem

1) O. Hagemann. Arch. f. (Anat. u.) Physiol., 1899, Suppl. 111 u. 382.

2) L. Krehl u. F. Soetbeer, Schmiedeberg's Arch., 40. 275. 1898.

Bauplan scheinen mir überhaupt unzulässig. Man kann wohl verschiedene Säugethiere miteinander vergleichen, man kann vielleicht auch noch, wie Vernon, zwei Cölenteraten, wie *Cestus veneris* und *Rhizostoma pulmo*, vergleichen. Aber es ist offenbar unmöglich, ein Thier mit einem Kalkskelett oder einem Hautpanzer in Parallele zu stellen mit einer Meduse, die überhaupt nur 0,24% Trockensubstanz hat, oder etwa eine Holothurie, von deren Gewicht nahezu die Hälfte auf das Wasser ihrer Leibeshöhle und ein weiterer grosser Theil auf die Haut mit ihrem massenhaften Quellungswasser kommt, mit den muskulösen Mollusken. Wozu solche Vergleiche führen, zeigt das Beispiel Vernon's, der bei der Berechnung auf Trockensubstanz den höchsten Werth von allen Thieren überhaupt bei den Medusen findet.

Darum sind auch die bisherigen Angaben über den bestimmenden Einfluss der Oberfläche auf den Stoffwechsel auch der Kaltblüter recht unsicher und es ist doppelt interessant, aus den obigen Zahlen für die Holothurien zu ersehen, dass auch bei Poikilothermen einer Species kleine Thiere relativ mehr Kohlensäure produciren als grosse. Zum Theil ist dieser Unterschied auch hier durch die relativ grössere Entwicklung der inneren Organe bei den kleineren Thieren bedingt. Darm und Wasserlunge wogen bei den grossen Holothurien von 630 g zusammen 32 g, bei den kleinen von 510 g dagegen 35 g. Das vermag den Unterschied zu verringern, nicht aber ganz auszugleichen. Diese Versuche sind vielmehr eine erfreuliche Bestätigung der Ausführungen, die E. Voit¹⁾ kürzlich gemacht hat. Die Poikilothermen haben keine Eigentemperatur, sondern sind, wie Soetbeer²⁾ bewiesen hat, wirklich ein Spielball der Umgebung. Wenn auch bei ihnen die relativ grössere Oberfläche eine Steigerung des Stoffwechsels mit sich bringt, so kann das nur daran liegen, dass die grössere Oberfläche Gelegenheit bietet, dass eine grössere «Zahl von Erregungsmomenten der

1) E. Voit, Zeitschr. f. Biologie, 41, 113. 1901.

2) F. Soetbeer, Schmiedeberg's Arch., 40, 53. 1898.

Zellmasse zugeleitet wird. Aber gerade wenn man in den Reizen, die von aussen her auf ein Thier einwirken, das bestimmende Moment für seinen Stoffwechsel erblickt, darf man nur Thiere von einer Art miteinander vergleichen. Denn nur von ihnen weiss man, dass die gleichen sensibeln Reize auf ihre Receptionsorgane wirken.

Bei *Holothuria tubulosa* aber ist es in der That der Fall, dass kleine Thiere lebhafter leben als grosse.

Die Resultate der vorliegenden Untersuchung lassen sich zusammenfassen wie folgt:

1. Bei den circulationslosen Holothurien und Seeigeln treten die Verdauungsprodukte in gelöster Form in die Leibeshöhle, die das grosse Reservoir bildet, aus dem alle Organe schöpfen. Dabei finden sich in der Norm in der Leibeshöhle ebensowenig erheblichere Mengen der resorbirten Nahrung, wie in dem Blutgefässsystem der Wirbelthiere, dem sie functionell gleichwerthig ist.

2. Für diesen Uebertritt gelöster Substanzen aus dem Darm haben sich keine Abweichungen von den Diffusionsgesetzen ergeben; ausserdem aber lässt sich bei den Holothurien ein activer Wassertransport aus dem Darm in die Leibeshöhle beobachten, der nur durch Zellkräfte bewirkt sein kann.

3. Die Holothurien und Seeigel produciren in ihren Därmen ein invertirendes und ein diastatisches Ferment, die Seesterne ein invertirendes neben dem schon bekannten diastatischen und proteolytischen Ferment.

4. Der Eiweissstoffwechsel der Holothurien wurde nicht aufgeklärt. Die Holothurien scheiden stickstoffhaltige Substanzen nur mit dem Koth aus; Holothurien, Seesterne und Ophiuren scheiden kein Ammoniak aus.

5. Die Kohlensäureproduktion der Holothurien ist klein; von ihr kommt über ein Drittel auf den Darm.

6. Kleine Holothurien der gleichen Art haben einen lebhafteren Stoffwechsel als grosse.