

Archiv für Molluskenkunde

der

Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft

Herausgegeben von Dr. W. WENZ und Dr. A. ZILCH

Ueber das Fluchtphänomen und die Chemorezeption von *Helisoma (Taphius) nigricans* SPIX.

Von Walther Kempendorff, Hannover.*)

A. Einleitung.

Schon früh sind die Sinnesorgane der Mollusken von in- und ausländischen Naturforschern untersucht worden. Die Deutung ihrer Funktion aber erfolgte zum größten Teil auf Grund histologischer Befunde, auch bezüglich der Organe des chemischen Sinnes, über deren Sitz und Funktionen man bis heute noch kein sicheres Urteil abgeben kann.

Eine Beobachtung, die ich als langjähriger Aquarien- und Terrarienfleger schon wiederholt machen konnte, regte mich zu den folgenden Untersuchungen an. Ich pflegte einige kleine nord-amerikanische Schmuckschildkröten (*Pseudemys elegans*), von denen die eine mit besonderer Vorliebe Wasserschnecken fraß. Zu dem Zwecke setzte ich sie ab und zu in ein größeres mit Fischen besetztes Aquarium, in dem sich die Schnecken (*Helisoma [Taphius] nigricans* Spix) zu Hunderten vermehrt hatten. Kaum hatte die Schildkröte jedoch die ersten zerknackt und verschluckt, begann unter dem gesamten Schneckenvolk eine Massenflucht, indem es sich durch schleunigstes Eingraben vor der drohenden Gefahr zu retten suchte. Diese verblüffend sinnvolle Handlung, die man einem so niedrig organisierten Tier wie der Schnecke nicht zutrauen möchte, geschieht so unauffällig, daß sie bisher den meisten Liebhabern verborgen geblieben ist. Nur die Tatsache, daß die Schnecken nach Verfolgungen irgendwelcher Art verschwanden, aber bald in großer Zahl wieder auftauchten, war von einigen

*) Aus dem Institut für Parasitologie u. vet. med. Zoologie d. Tierärztl. Hochschule Hannover. Direktor: Prof. Dr. F. SCHMID.

Aquarienfrenden nach einer Veröffentlichung meiner Beobachtungen erörtert worden. Auch Erklärungen wurden von verschiedenen Seiten versucht, die Meinungen sind aber, wie man im nächsten Kapitel sehen wird, über die Ursache und Form der Reaktion noch recht geteilt.

B. I. Bisherige Beobachtungen.

Nachdem ich die geschilderte Reaktion bei meinen Schnecken häufig beobachtet hatte, stellte ich den Fall im Februar 1940 in der „Wochenschrift für Aquarien- und Terrarienkunde“ (Heft 8) zur Diskussion und warf dabei die Frage auf, ob mechanische, akustische oder chemische Reize das Fluchtphänomen auslösten, und ob gleiche oder ähnliche Reaktionen von andern Liebhabern schon einmal bemerkt worden sind. Ich hatte dabei die Vermutung ausgesprochen, es könne sich um einen chemischen Reiz handeln, da man auch bei Ellritzenschwärmen erst kürzlich das Vorhandensein eines „Schreckstoffes“ nachgewiesen habe¹⁾. Zu diesen Fragen wurden vier interessante Beiträge geliefert.

Herr WEISE, der Herausgeber der Zeitschrift, berichtet im gleichen Heft, er habe sich in ein Aquarium mit *Pterophyllum eimekei* eine kleine Posthornsneckenart eingeschleppt, die sich bei 23–24° C ungeheuer vermehrte. Um sie zu vernichten, habe er täglich eine große Anzahl im Wasser zerdrückt, weil sie auch von den Fischen gern gefressen wurden. „Schon nach kurzer Zeit glaubte ich die meisten Schnecken, die vorher in der Umgebung überall herumsaßen, vernichtet, da sie verschwunden waren. Mein Erstaunen wuchs, als es nach zwei bis drei Tagen wieder überall von Schnecken wimmelte. Es gelang mir nie, alle zu erwischen, so daß auch mir der Gedanke kam, daß die Schnecken durch einen chemischen Reiz, denn ein anderer kam wohl kaum in Betracht, zur Flucht veranlaßt wurden. Dieser Kampf zieht sich nun schon wochenlang hin, ohne daß ich der Schnecken bisher gänzlich Herr geworden wäre. Allerdings wird die Zahl der jeweils zerdrückten immer geringer, weil allem Anschein nach jetzt schon der geringste Reiz die Fluchtreaktion auslöst.“ Leider hat Herr WEISE nicht darauf geachtet, auf welche Art sich die Schnecken der Vernichtung entzogen. Immerhin kann man annehmen, daß sie sich ebenfalls eingruben. Denn man sieht meistens nur die Schnecken, die

¹⁾ Vgl. FRISCH, K. v. (1941): Die Bedeutung des Geruchssinnes im Leben der Fische. Naturwiss. 29, 321–333, 1941.

sich in greifbarer Nähe befinden, und merkt dabei nicht, wie inzwischen die am Boden befindlichen „volle Deckung nehmen“.

An zweiter Stelle antwortete Herr FRÖMMING, Schwanebeck, in Heft 18 derselben Zeitschrift. Er stellte in Abrede, daß das Eingraben in ursächlichem Zusammenhang damit stünde, daß einige Artgenossen gefressen wurden, und erklärte, Schnecken könnten praktisch weder hören, sehen, noch riechen! Um noch einmal auf den chemischen Reiz zurückzukommen, so wäre es theoretisch denkbar, daß die Haut der Schnecken den Reiz übermittelt — aber bisher ist lediglich von den Landlungenschnecken bekannt, daß sie über einen gewissen Hautlichtsinn verfügen, sonst weiß man nichts. Ich halte derartige Reaktionen — ich meine solche, die verletzte Schnecken abgeben — für ausgeschlossen, da mir in meiner zwanzigjährigen Praxis speziell der Schneckenzucht und -Pflege niemals derartige Erscheinungen vorgekommen sind. Derartige Beobachtungen sind bisher weder bei *Planorbis*, noch bei *Limnaea* oder bei *Physa* gemacht worden. Auch aus dem fremdsprachlichen Schrifttum sind mir solche Mitteilungen nicht bekannt.“ Zu Herrn WEISE'S Schilderung, der die gleichen Beobachtungen wie ich gemacht hatte, bemerkt FRÖMMING: „Was den hier geschilderten Fall angeht, so glaube ich, ihn dadurch erklären zu können, daß sich die Schnecken durch die Erschütterung, die durch das Zerdrücken einiger Tiere an Glas und Pflanzen hervorgerufen wurde, zu Boden fallen ließen (diese Reaktion ist bekannt!), was natürlich dem Beobachter an einem großen und wahrscheinlich gut bepflanzten Becken leicht entgehen kann; am nächsten Tage waren die Schnecken natürlich wieder sichtbar, d. h. also an Glas und Pflanzen wieder nach oben gekrochen.

Im Falle KEMPENDORFF wird es ebenso gewesen sein — nur daß hier die *Pseudemys elegans* die Rolle der menschlichen Hand übernehmen, d. h. Glaswand und Pflanzen erschüttert hat; hier kam noch hinzu, daß durch das lebhaftes Umherschwimmen des Tieres das Wasser bzw. etwas Bodengrund aufgewirbelt wurde und vielleicht eine gewisse Sauerstoffarmut auftrat, was einige Tiere veranlaßte, das Wasser zu verlassen.

Auf diese Weise glaube ich, das „merkwürdige Verhalten der Schnecken“ zwanglos aufgeklärt zu haben. Auch in diesen Fällen ist man ausgehend von richtigen Beobachtungen, zu unrichtigen Schlußfolgerungen gelangt — die Biologie ist ja an solchen Beispielen nicht arm. Ich erinnere nur an die „Blütenbestäubung

durch Schnecken“, an die durch „Schutzmittel vor Schneckenfraß geschützten Pflanzen“ usw.“

Herr FRÖMMING führt also die Reaktion der Schnecken ausschließlich auf mechanische Reize zurück. Außerdem geht er überhaupt nicht auf das Eingraben der Schnecken ein, sondern redet nur von „Zu-Boden-fallen-lassen“ Ich hatte aber ausdrücklich das Eingraben beschrieben, ferner würde auch Herr WEISE der Herausgeber der „Wochenschrift“ es bestimmt gemerkt haben, wenn sich nun alle Schnecken nur auf dem Bodengrund befunden hätten.

In Heft 24 der „Wochenschrift“ schreibt Herr BRÖHL, Bonn, über seine Beobachtungen:

Meine Beobachtungen decken sich fast genau mit den obengenannten (KEMPENDORFF und WEISE) und gehen noch weiter. Nach etwa halbjähriger Abwesenheit fand ich im Januar ds. Js. eines meiner mäßig bepflanzten vermulmten Meterbecken stark mit bis 15 mm großen Tellerschnecken, wahrscheinlich *Planorbis* besetzt. Ich versuchte nun fast täglich deren Vernichtung durch Ablesen der größeren und Zerquetschen der zahlreichen bis um 10 mm großen Schnecken an den Aquarienwänden und zwischen den Fingern, damit zugleich den Fischen eine animalische Bereicherung des Speisezettels bietend. Nach etwa 8 Tagen fiel mir auf, daß jeweils bei Zerdrücken einiger Schnecken (vielleicht auch durch die damit verbundene stärkere Wasserbewegung?) die übrigen sich zu Boden fallen ließen oder zu Boden krochen, abgesehen von größeren und ganz vereinzelt kleineren Exemplaren. Der Fluchtreflex zeigte sich allmählich so ausgesprochen, daß, wenn man nur mit der Hand in ihre Nähe kam und nur geringe Wasserverdrängung verursachte, die Schnecken zusammenzuckten und reihenweise zu Boden fielen. Nach 14 Tagen war am Tage kaum noch eine Schnecke zu sehen, während in der Nacht, allerdings nur noch in geringer Zahl, Pflanzen und Scheiben von ihnen besetzt waren. Wurde dann das Licht eingeschaltet, so verschwanden sie in kurzer Zeit nach unten oder in den Pflanzen. Da die völlige Vernichtung der Schnecken nicht gelingen wollte, entfernte ich Pflanzen und Mulm, und als ich keine Schnecke mehr entdecken konnte, setzte ich die Pflanzen, hauptsächlich Vallisnerien, wieder ein. Zu meinem Erstaunen hatte sich in der Nacht wieder etwa ein Dutzend Schnecken auf die Pflanzen gesetzt. Wenn auch einzelne Schnecken, durch die Entfernung weniger Pflanzen, die gut gereinigt wurden, verschüttet sein konnten, so habe ich für das Wiedererscheinen

einer größeren Anzahl nur die eine Erklärung, daß sie sich eingruben, wie es WALTHER KEMPENDORFF beobachtete. Zuletzt hielten sich die Schnecken nur noch bis in etwa 10 cm Höhe über dem Boden auf. Nachdem ich erneut einen Monat abwesend war, fand ich etwa ein Dutzend Schnecken, (außer einigen inzwischen ausgeschlüpften) in verschiedensten Höhen, auch bei Tage an Pflanzen und Wänden, die sich leicht fangen ließen.“

Der letzte Beitrag, ein Bericht des Aquarien- und Terr.-Vereins Düsseldorf in Heft 26 der „Wochenschrift“, lautet wie folgt:

Zu dem Thema „Reagieren Schnecken auf chemische oder akustische Reize“ möchten wir bemerken: Worauf die Schnecken reagieren, wissen wir natürlich nicht, aber daß sie reagieren, ist für uns sicher. Bei Versuchen habe ich selbst festgestellt (in Gegenwart von anderen), nachdem ich etwa 30 Schnecken zerdrückt hatte, gingen fast 80% aller Schnecken aus dem Wasser bis zu 2 cm über den Wasserspiegel. Bei den Schnecken, die sich am Boden aufhielten, ist allerdings kein verändertes Benehmen festzustellen gewesen. Weiter ist es doch sonderbar, wenn ein Fisch eingeht, ist er innerhalb einer Stunde mit Schnecken besetzt und zwar nicht nur mit solchen, die gerade in der Nähe des toten Fischkörpers waren. Wir beobachteten, daß Schnecken, die 60—70 cm entfernt waren, in gerader Linie dorthin zogen. Auch die Möglichkeit von begabten und unbegabten Schnecken ist nicht von der Hand zu weisen, denn nicht alle Schnecken gingen auf die vorgenannten Versuche ein, was wir auch festgestellt haben. Wir denken uns den Grund hierfür so: Die Schnecken werden schon seit Generationen in Aquarien gezüchtet, dadurch kann die Fähigkeit, auf Gefahren und Reize zu antworten, verloren gegangen sein; dagegen sind diese Fähigkeiten bei anderen Schnecken noch vorhanden. Wir könnten uns in dieser Form das verschiedene Verhalten der Schnecken erklären.“

Leider ist in dem Bericht die Artzugehörigkeit der Schnecken nicht erwähnt. Da aber von Züchtung seit Generationen die Rede ist, dürfte es sich ebenfalls um *Helisoma* handeln. — Eigenartig ist, daß in diesem Falle kein Eingraben, sondern zum größten Teil ein Verlassen des Wassers beobachtet wurde, während meine Schnecken nur selten letztere Reaktion aufwiesen.

Es war zunächst die Frage aufgeworfen worden, ob es sich um einen mechanischen Reiz handele. Diese Deutung war nicht auszuschließen; denn von den Aquarium eingesetzten Schildkröten wurde eine bedeutend stärkere Wasserbewegung als von

den dauernd darin befindlichen Zahnkarpfen verursacht. Ein Aufwirbeln von Bodenteilchen fand aber nur in sehr geringem Maße statt, weil ich als Bodengrund gut gewaschenen Sand verwendete. Das Auftreten eines Sauerstoffmangels kommt daher gar nicht in Frage.

Man könnte ferner an akustische Einflüsse denken; denn beim Zerbeißen der Schalen entsteht ein deutlich hörbares, knirschendes Geräusch, das sich im Wasser sehr gut fortpflanzt.

Als dritten Gesichtspunkt hatte ich chemische Vorgänge in Betracht gezogen. Beim Kauakt der aquatilen Schildkröten tritt nämlich der größte Teil des in die Mundhöhle aufgenommenen Wassers durch die Nasenlöcher wieder aus, ebenso beim Abschlucken. Dies geschieht unter starkem Druck, so daß sich die ausgestossenen Wassermengen im weitesten Umkreise mit dem Aquarienwasser vermischen²⁾. Die Flüssigkeit aber, die die Mundhöhle der Schildkröte passiert hat, ist mit einem großen Teil des Körpersaftes der zerkauten Schnecken versetzt; infolgedessen muß sich nach kurzer Zeit im ganzen Behälter der Schneckenquetschsaft verbreiten.

Also lag es für mich am nächsten, den Vorgang der Verbreitung des Quetschsaftes mit der Flucht der Schnecken in Zusammenhang zu bringen, zumal sich die Helisomen nicht stören ließen, wenn die Schildkröten gesättigt waren und nicht fraßen, oder wenn sie z. B. Cyclops oder Mückenlarven verspeisten.

Optische Reize glaube ich ausschalten zu können, da ich mich schon häufig davon überzeugen konnte, daß rasche Bewegungen oder plötzlicher Wechsel von Hell und Dunkel auf die Schnecken keinen Einfluß ausübten, während Fische und Schildkröten, ja sogar Mückenlarven, äußerst empfindlich dagegen sind. Lediglich eine ziemlich starke positive Phototaxis war zu beobachten.

Man mußte also feststellen, ob das Fluchtphänomen auf einem mechanischen, akustischen oder chemischen Reiz beruhte. Im Falle eines chemischen Reizes mußte untersucht werden, ob es sich um

²⁾ Man kann die Wirbelbildung und das Ausstoßen des Wassers aus den Nasenlöchern an mitgerissenen feinen Futterpartikelchen erkennen. Im Versuch läßt sich der Vorgang durch Fütterung von Schildkröten in mit Aluminiumstaub versetzten Wasser verdeutlichen. Ich pflege ferner seit 13 Jahren eine *Emys orbicularis*, die sehr zahm ist und nicht nur im flachen Wasser, sondern auch auf dem Lande frißt, eine Fähigkeit, die man bei Sumpfschildkröten sehr selten findet. Bei der Fütterung am Rande ihres Freilandbeckens konnte man häufig beobachten, wie sie beim Schlucken den Kopf über den Wasserspiegel erhob, wobei das mit dem Futterbissen aufgenommene Wasser in hohem Bogen aus beiden Nasenlöchern spritzte.

eine ganz spezifische Art des Einflusses handelte, oder ob eine Reaktionsänderung des Wassers verantwortlich zu machen war. Schließlich bedurfte noch die Fragestellung nach dem Sitz des Rezeptionsorgans einer Klärung. Zu diesem Zweck habe ich mit einigen unserer bekanntesten Aquarienschnecken systematisch Versuche unternommen.

II. Versuchstierarten.

Wenn ich in meinem ersten Bericht in der „Wochenschrift“ von halbwüchsigen und erwachsenen Schnecken sprach, die eine verschiedenartige Reaktion zeigen, so beruhte das auf einem Irrtum, auf den ich erst durch den Aufsatz SEXLEUTHNERS in Heft 39 derselben Zeitschrift aufmerksam wurde. Er beschreibt darin *Helisoma (Taphius) nigricans* als eine „neue Warmwasserschnecke“. Sie ist an und für sich schon länger bekannt, nur war sie bisher ziemlich selten und hat erst in den letzten Jahren eine große Verbreitung in den Liebhaberkreisen gefunden. Ich kannte sie nicht und hielt sie infolgedessen für eine halbwüchsige rote *Planorbis*, wenn ich mich auch häufig über die starke Vermehrung „im Jugendstadium“ gewundert hatte. Ihre Neigung zur pigmentarmen Mutation scheint noch größer als bei *Planorbis* zu sein. Jedenfalls ist fast meine gesamte Nachzucht rot ausgefallen, trotzdem ich — vor zwei Jahren — einige dunkle Exemplare besaß. In der Reaktion ist kein Unterschied zwischen beiden zu bemerken. Zum Vergleich zog ich zu meinen Versuchen außer der beschriebenen Art noch *Planorbarius corneus*, *Limnaea stagnalis* und *Physa acuta* hinzu. Alle diese Schnecken gehören zu den Basommatophoren unter den Pulmonaten, die das Süßwasser bewohnen. Sie sind zum Teil in der Lage, sich sowohl der Luft, als auch der Wasseratmung zu bedienen.

III. Versuche.

a) Versuchsanordnung.

Die Aufgabe der folgenden Versuche bestand darin, auf die Schnecken die gleichen Reize einwirken zu lassen, die bei der Schildkrötenfütterung auftraten, aber streng isoliert, und die Ergebnisse zu registrieren. Beim ersten Versuch kamen also nur mechanische, beim zweiten nur akustische, beim dritten rein chemische Reize in Anwendung. Es wurden in den meisten Fällen 6 Behälter aus Vollglas mit 50 ccm Wasser von 19—20° C verwandt. Diese wurden mit je 10 ungefähr gleichaltrigen, erwachsenen Helisomen besetzt. In den Tabellen sind Behältergröße, Bodengrund, Schneckenart und -zahl sowie Reiz- und Reaktionsart, genau angegeben. Die

römischen Zahlen bezeichnen die Behälter, die arabischen die Menge der positiv bzw. negativ reagierenden Schnecken.

Auf Abweichungen ist besonders hingewiesen.

b) Versuche über die Art des Reizes.

1. Mechanische Reize.

Im ersten Versuche sollte festgestellt werden, ob die Fluchtreaktion allein durch Erschütterung ausgelöst werden kann. Zu diesem Zweck wurde einmal das Aquarium durch Anklopfen erschüttert, ein anderes Mal wurde das Wasser umgerührt, so daß Bodengrund aufgewirbelt wurde, und die Schnecken durch die Strömung und die Bodenteilchen belästigt wurden. Zur Kontrolle wurden außer *Helisoma* auch *Planorbis* benutzt.

Tabelle I: Behälter 12×11×10.

Von 10 <i>Helisoma</i> reagierten							Bodengrund-Gartenerde
Reaktionsart:	I	II	III	IV	V	VI	Mittel Reizart
Absinken:	6	5	6	3	5	7	5,3 Erschütterung
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0
Absinken:	4	7	6	6	7	5	5,8 Umrühren
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0
Von 10 <i>Planorbis</i> reagierten							
Absinken:	4	6	3	5	5	6	4,8 Erschütterung
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0
Absinken:	8	6	4	4	5	4	5,1 Umrühren
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0

Reaktion Auf die Erschütterung ließ sich ungefähr die Hälfte der Schnecken unter Abgabe von Luftblasen absinken. Am Boden blieben sie kurze Zeit ins Gehäuse zurückgezogen unbeweglich liegen. Verschiedene reagierten nicht, auch auf erneutes Klopfen wurde der Reflex nicht ausgelöst, während andere, die schon am Boden lagen, nochmals Blasen abgaben. Keine grub sich ein!

Auf Umrühren wiederum Absinken eines großen Teiles der Schnecken unter Abgabe von Luftblasen. Kein Eingraben!

Die Reaktionen von *Planorbis* verliefen unter gleichen Symptomen in ähnlichem Verhältnis. Einzelheiten sind aus Tabelle I zu ersehen.

2. Akustische Reize.

Die Versuche hierzu sollten nachprüfen, ob zwischen dem Kapitationsgeräusch der Schalen und der Fluchtreaktion ein Zusammenhang bestand. Ich zerdrückte dazu leere Schneckengehäuse unterhalb des Wasserspiegels unter Vermeidung der Erschütterung an der Glaswand.

Tabelle II: Behälter 12×11×10.

Von 10 Helisomen reagierten

Reaktionsart:	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	Reizart
Absinken:	0	0	0	1	0	0	0,1	Zerdrücken von leeren Gehäusen
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0	

Von 10 Planorbarien reagierten

Absinken:	0	0	0	0	0	0	0	Zerdrücken von leeren Gehäusen
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0	

Reaktion Bei vorsichtigem Hantieren unter Vermeidung der Wasserbewegung waren überhaupt keine Besonderheiten festzustellen. Die eine positive Reaktion in Becken IV der Helisomen zeigte eine Schnecke, die sich in unmittelbarer Nähe des Fingers befand, so daß sie von einer leichten Wasserwelle ergriffen wurde. *Planorbis* zeigte keine Reaktionen.

3. Chemische Reize.

Reize mit arteigenem Quetschsaft.

Ziel der folgenden Untersuchungen war, den Einfluß des frischen Körpersaftes der eigenen Art auf *Helisoma* zu beobachten. dazu wurden wieder dieselben Behälter und Schnecken wie zu den vorigen Versuchen benutzt, jedoch nach 14-tägiger Ruhepause. Zum Quetschsaftreiz wurden entweder eine erwachsene oder zwei halb-wüchsige Helisomen in 5 ccm Wasser verrieben und mit der Pipette eingeträufelt, um jegliche störende Nebeneinflüsse auszuschalten. Um gleichzeitig die Stärke der Reizwirkung zu ermitteln, setze ich immer mit einem Intervall von 2 Tagen den 6 Versuchsbehältern in vier Folgen jedesmal eine geringere Menge des Quetschsaftes zu, so daß die Konzentration, in der sich die Flüssigkeit im Aquarium verbreitete, von Mal zu Mal schwächer wurde.

Tabelle III: Behälter 12×11×10.

Von 10 Helisomen reagierten

Reaktionsart :	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	Reizart
Eingraben :	10	9	10	10	7	0	0,2	5 ccm Quetschsaft
Herauskriechen :	0	1	0	0	1	0	0,3	
negativ :	0	0	0	0	2	1	0,5	
2 Tage Pause.								
Eingraben :	9	10	10	10	9	10	9,7	3 ccm Quetschsaft
Herauskriechen :	0	0	0	0	0	0	0	
negativ :	1	0	0	0	1	0	0,3	
2 Tage Pause.								
Eingraben :	10	8	9	10	10	10	9,6	1 ccm Quetschsaft
Herauskriechen :	0	1	0	0	0	0	0,2	
negativ :	0	1	0	0	0	0	0,2	
2 Tage Pause.								
Eingraben :	7	6	6	9	8	7	7,1	1/2 ccm Quetschsaft
Herauskriechen :	0	0	0	0	0	0	0	
negativ :	3	4	4	1	2	3	2,9	

Reaktion Mit Verbreitung des Quetschsaftes heftige Bewegung unter allen Helisomen, fast bei allen — besonders beim Zusatz von 5 ccm Reizstoff — unmittelbares Eingraben! In seltenen Fällen verließ auch eine der Schnecken das Wasser und blieb ca. 1 cm oberhalb des Wasserspiegels am Glase haften. Eingraben und Herauskriechen waren unabhängig vom vorherigen Sitz der Tiere, d. h. Schnecken, die am Boden saßen, gruben sich nicht unbedingt ein, sondern verließen auch mitunter das Wasser, trotz des weiten Weges zur Wasseroberfläche. Der chemische Charakter der Fluchtreaktion war somit eindeutig bewiesen.

Reize mit artfremden Stoffen.

Nun stand noch die Frage offen, ob es sich in diesem Falle um einen artspezifischen Wirkstoff handelte, oder ob auch der Saft anderer Schnecken die gleiche Wirkung hervorrief, ferner ob eine bloße pH-Wert-Änderung des Wassers eingetreten und verantwortlich zu machen ist. Ich gab daher Quetschsaft von *Limnaea*, *Planorbarius* und *Physa* in steigenden Konzentrationen in dieselben Behälter mit denselben Versuchstieren, die vorher so ausgezeichnet auf ihren art eigenen Quetschsaft geantwortet hatten.

Ich beschränke mich auf die tabellarische Wiedergabe der Versuche, die mit 5 ccm Reizflüssigkeit angesetzt wurden.

Um den Einfluß einer pH-Wert-Senkung bzw. -Erhöhung festzustellen, setzte ich tropfenweise bei 3 Behältern Essigsäure, bei 3 anderen Natronlauge hinzu.

Tabelle IV: Behälter 12×11×10.

Von 10 Helisomen reagierten

Reaktionsart:	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	Reizart
Eingraben:	0	1	0	0	1	0	0,3	5 ccm Quetschsaft von <i>Planorbarius</i>
negativ:	10	9	10	10	9	10	9,7	
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0	5 ccm Quetschsaft von <i>Limnaea</i>
negativ:	10	10	10	10	10	10	10	
Eingraben:	0	0	0	0	0	0	0	5 ccm Quetschsaft von <i>Physa</i>
negativ:	10	10	10	10	10	10	10	

Tabelle V: Behälter 12×11×10.

Reaktion:	I	II	III	Mittel	Zusatz von
Eingraben:	0	0	0	0	3 Tropfen Essigsäure 10%ig
negativ:	10	10	10	10	
Eingraben:	0	0	0	0	3 Tropfen Natronlauge 10%ig
negativ:	10	10	10	10	

Reaktion Beim Zusatz von *Planorbarius*-Quetschsaft war in ganz seltenen Fällen eine schwache Reaktion zu verzeichnen. Auf *Limnaea*- und *Physa*-Quetschsaft geschah überhaupt nichts. Des-

gleichen verliefen die Versuche mit Säuren- und Basenzusatz negativ. Es war lediglich bei stärkerer Zugabe ein Zurückziehen ins Gehäuse zu bemerken.

Versuche, auch bei *Planorbarius*, *Limnaea* oder *Physa* durch eigenen oder fremden Quetschsaft eine Fluchtreaktion zu erzielen, blieben ohne Erfolg!

Es handelt sich somit beim Fluchtphänomen der Helisomen um eine artspezifische Eigenschaft.

Reize mit arteigenem Quetschsaft bei verschiedenen Bodenverhältnissen.

Um der Ursache für die Variation der Fluchtreaktion — nämlich dem Verlassen des Wassers — auf die Spur zu kommen, setzte ich einen Teil vorher verwendeter Schnecken nach einwöchiger Pause in Aquarien der gleichen Größe wie vorher, aber mit verschiedenem Bodengrund. Es wurden hier nur 3 Behälter, einer mit feinem Sand, einer mit grobem Kies und einer ohne Bodengrund, aber mit einem Algenbusch verwandt. Die Menge der Reizflüssigkeit betrug wieder 5 ccm. Die römischen Zahlen sind diesmal nicht mit der Anzahl der Behälter identisch, sondern geben die Anzahl der Versuche mit demselben Behälter an verschiedenen Tagen an.

Tabelle VI: Behälter 12×11×10.

Von 10 Helisomen reagierten

Reaktionsart:	Zusatz von 5 ccm artspez. Quetschsaft							Bodengrund
	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	
Eingraben:	5	7	4	6	6	7	5,9	feiner Sand
Herauskriechen:	1	0	0	1	0	2	0,6	
negativ:	4	3	6	3	4	1	3,5	
Eingraben:	8	7	7	5	8	8	7,2	grober Sand
Herauskriechen:	1	1	0	2	1	2	1,1	
negativ:	1	2	3	3	1	0	1,7	
lebhaftes								kein Bodengrund, aber 1 Algenbüschel
Umherkriechen:	2	3	2	4	3	2	2,7	
Herauskriechen:	2	1	3	2	1	3	2	
Verkriechen im								
Algenbüschel:	6	5	5	4	6	4	5	
negativ:	0	1	0	0	0	1	0,3	

Reaktion Das Eingraben vollzog sich unter den erschwerten Umständen bedeutend langsamer. Während bei weichem Bodengrund der fast immer schon nach wenigen Augenblicken einsetzende Eingrabevorgang höchstens 5 Minuten in Anspruch nahm, kann er bei Sand und Kies bis zu 15 Minuten dauern. Manchmal wird auch das Eingraben unterbrochen, und es schließt sich eine unruhige Wanderung an. Dies betrifft einen Teil der Schnecken im Behälter mit feinem Sand. In der Tabelle ist diese Reaktionsform als negativ

aufgezeichnet, da ein zweites Eingraben nicht stattfand. Im Behälter mit Kiesbodengrund war ein stärker positives Ergebnis zu verzeichnen. Offenbar beeinflusst Sand den Kriech- und Eingrabeakt ungünstig. Im dritten Behälter, der nur mit einem Algenbüschel ausgestattet ist, überrascht die überwiegende Reaktionsform des Verkriechens.

Ich hatte eigentlich ein vermehrtes Verlassen des Wassers erwartet. Im übrigen sind die Ergebnisse ziemlich undeutlich, so daß ich hier keine Schlußfolgerungen ziehen möchte.

c) Versuche über die Reaktionsbereitschaft von *Helisomen* verschiedener Alterstufen.

Bei Versuchen, die ich in meinem *Helisoma*-Zuchtaquarium selbst anstellte, fiel mir auf, daß sich die jüngsten Schnecken in viel geringerer Zahl eingruben, als ältere und erwachsene. Um das Verhältnis zwischen den drei Altersstufen bezüglich ihrer Reizempfindlichkeit festzustellen, setzte ich je 10 gleichaltrige *Helisomen* in drei verschiedene Behälter und reizte sie in der üblichen Weise an 6 verschiedenen Tagen. Die römischen Zahlen geben hier wieder die Anzahl der Versuche an.

Tabelle VII: Behälter 12×11×10.

Von 10 *Helisomen* gruben sich ein

Reaktionsart:	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	Altersstufe
positiv:	3	4	4	3	5	3	3,7	Jüngste
negativ:	7	6	6	7	5	7	6,3	
positiv:	5	7	4	6	8	7	6,2	Halbwüchsige
negativ:	5	3	6	4	2	3	3,8	
positiv:	8	8	9	10	9	10	9	Erwachsene
negativ:	2	2	1	0	1	0	1	

Reaktion Wie aus der Tabelle ersichtlich, zeigten die jüngsten Schnecken die geringste Reizempfindlichkeit, von halbwüchsigen gruben sich schon mehr als die Hälfte ein, und die Reaktion der erwachsenen ergab ein Verhältnis von 9:1.

d) Versuche über Gewöhnung.

Um festzustellen, wie weit die Gewöhnung bei der besseren Reaktion der erwachsenen *Helisomen* eine Rolle spielt, setzte ich je 10 halbwüchsige bisher ungereizte *Helisomen* (erwachsene standen mir in der erforderlichen Anzahl nicht mehr zur Verfügung) in 12 Behälter, reizte alle Schnecken einmal und ließ darauf die eine Hälfte ungereizt, die andere bekam täglich den Quetschsaft zugesetzt. Die Tabelle zeigt die Vergleichsdaten der Behälter nach einem Monat.

Tabelle VIII: Behälter 12×11×10.

Von 10 bisher ungereizten Helisomen reagierten

Reaktionsart:	I	II	III	IV	V	VI	Mittel	Reizart
positiv:	7	5	6	5	7	6	6	5 ccm Quetschsaft
negativ:	3	5	4	5	3	4	4	

Nach einem Monat täglicher Reizung

positiv:	8	9	9	6	7	9	8	5 ccm Quetschsaft
negativ:	2	1	1	4	3	1	2	

Von 10 bisher ungereizten Helisomen gruben sich ein:

positiv :	7	6	6	6	5	8	6,3	5 ccm Quetschsaft
negativ :	3	4	4	4	5	2	3,7	

Nach einem Monat ohne Reizung

positiv:	8	7	6	7	7	6	6,9	5 ccm Quetschsaft
negativ:	2	3	4	3	3	4	3,1	

Reaktion Im Durchschnitt ist bei den halbwüchsigen Heliosomen eine geringere Reaktionstendenz festzustellen. Doch zeigt der Versuch recht deutlich, daß durch häufige Reizung eine Erhöhung der Zahl positiv reagierender Schnecken erzielt wurde, während die in Ruhe gelassenen Versuchstiere fast in demselben Verhältnis wie zu Anfang reagierten; den meisten Schnecken muß also der Fluchtreflex angeboren sein, bei einigen aber prägt sich die Empfindlichkeit erst nach häufiger Reizung oder mit zunehmendem Alter aus. Diese Tatsache ist an sich unverständlich, da ja dem Individuum aus dem Reiz kein Schaden erwächst. Man könnte zwar annehmen, daß der Wirkstoff, der dem Wasser beigemengt wird, den Tieren widerlich ist. Ich habe aber nie ein Eingraben beobachtet, wenn z. B. eine Fäulnis des Wassers eintrat, sondern dann nur ein Verlassen des gesundheitsschädlichen Mediums.

e) Einfluß der Temperatur auf die Reaktion.

Um den Einfluß der Temperatur auf die Reaktion zu ermitteln, reizte ich 10^j Schnecken an vier verschiedenen Tagen bei absteigender Temperatur.

Tabelle IX:

10 Helisomen bei Zusatz von 5 ccm Quetschsaft.

1.) 22° C.

[illegible]

2.) 18°C .

[illegible]

3.) 14° C.

Minuten :	1	2	3	4	5	6	7	8	10	12	15
Eingraben :			3	1	2	1		1			
negativ :	2										

4.) 10° C.

Minuten :	1	2	3	4	5	6	7	8	10	12	15
Eingraben :											
negativ :	10										

Wie aus der Tabelle ersichtlich, nimmt die Reaktionsbereitschaft bei Temperaturen unter 18° C stark ab. Das Optimum liegt zwischen 20° und 25° C. Hier lassen sich keine merkbaren Schwankungen feststellen.

f) Versuche mit Futterreizen.

Zur Vervollkommenung der die Chemorezeption betreffenden Versuche stellte ich nach dem Vorbild anderer Autoren, deren Versuche sich aber hauptsächlich auf Landschnecken bezogen, solche in ähnlicher Weise mit Futter bei Süßwasserschnecken an. Ich untersuchte den Futtergeruchssinn bei allen schon vorher erwähnten Arten. Ich gebe aber nur die Reaktionstabelle von *Helisoma* wieder, da die Reizerscheinungen der andern (*Planorbis*, *Limnaea*, *Physa*) zu unsicher und unregelmäßig auftraten, um tabellarisch erfaßt werden zu können und ein abgeschlossenes Bild ihrer Chemorezeptionsfähigkeit abzugeben. *Planorbis* folgte jedenfalls in weitem Abstand nach *Helisoma*, während man bei *Physa* und *Limnaea* überhaupt nicht den Eindruck einer planvollen Futtersuche gewinnen konnte. Allerdings sind diese beiden Arten bedeutend lebhafter und befinden sich in einem unermüdlichen Suchgang, wobei sie oft noch schneller — aber ziel- und planlos — zum Futterbrocken gelangen als *Helisoma* und *Planorbis*. Als Futterreiz verwendete ich abwechselnd Vanille-Pudding, Erdbeermarmelade und gekochte Kartoffel, einmal in 6 verschiedenen kleineren Behältern mit je 10 *Helisomen*, ein ander Mal in einem größeren Aquarium mit 50 halbwüchsigen *Helisomen*, in letzterem Falle nahm ich nur Pudding.

Tabelle X: Behälter 12×11×10.

Von 10 *Helisomen* waren nach 30 Minuten am Futter.

Futterart :	I	II	III	IV	V	VI	Mittel
$\frac{1}{2}$ ccm Pudding :	9	7	8	8	10	10	8,7
Erdbeermarmelade :	5	3	4	5	4	7	4,7
gekochte Kartoffel :	4	2	3	5	5	6	4,1

6 Liter-Aquarium:

Von 50 halbwüchsigen *Helisomen* waren nach 3 Stunden am Futter :

Pudding :	41	37	43	40	37	45	40,5
-----------	----	----	----	----	----	----	------

Reaktion Ein besonders großer Teil der Helisomen reagierte auf Vanillepudding, dann folgte Marmelade und schließlich Kartoffel. Bemerkenswert war auch die Reaktion der Helisomen im großen Aquarium. Wenn sich in so einem Behälter die Reaktion auch auf Stunden erstreckt, so muß man doch die Sicherheit, mit der die Schnecken auf den Futterbrocken losziehen, immer wieder bewundern, ein Beweis dafür, daß *Helisoma* sich auch bei der Futtersuche hauptsächlich vom Geruchssinn leiten läßt.

g) Versuche über den Ort der Reizaufnahme.

Nach Klärung der Frage nach der Art des Reizes war ferner die Frage nach dem Sitz der Reizaufnahme bei *Helisoma* von Interesse. Da sich in der zum größten Teil sehr alten Literatur die widersprechendsten Ansichten vorfanden, beschloß ich, meine Versuche auch nach dieser Richtung hin auszudehnen. Es folgt ein kurzer Überblick über die bisherigen, die Sinnesorgane der Schnecken betreffenden Untersuchungen.

1. Atmungs- und Chemorezeptionsorgane der Gastropoden nach früheren Untersuchungen.

Atmungsorgane.

Da man früher der Ansicht war, daß Respiration und Geruchsaufnahme auch bei Mollusken zueinander in Beziehung ständen, nehme ich eine kurze Beschreibung der Atmungsorgane und des Atemvorganges bei den Süßwasserpulmonaten vorweg.

Ursprünglich besaßen alle Mollusken ein Atmungsorgan, das man als Ktenidium bezeichnet hat. Dies ist ein vollkommen durch alle Abteilungen hindurch homologisches Organ, eine Art gefiederter Kieme, das sich bei vielen Mollusken zurückgebildet hat und durch neu auftretende Organe ersetzt wird, die aber morphologisch mit der Kieme der Stammform nichts mehr zu tun haben. Der Sitz dieses Atmungsorgans ist die Mantelhöhle. Wichtig ist nun, daß sich an der Basis eines jeden Ktenidiums oder in seiner Nähe immer ein als Geruchsorgan gedeutetes Sinnesorgan befindet, das sogenannte *Osphradium* (SPENGEL'sches Organ, Nebenkieme).

Für die Pulmonaten mit Ausnahme einiger Basommatophoren ist der gänzliche Verlust des typischen Molluskenktenidiums charakteristisch, der mit der Lebensweise dieser luftatmenden Tiere zusammenhängt. Anstatt Wasser wird Luft in die vorn oder seitlich

am Eingeweidesack liegende Mantelhöhle aufgenommen und aus ihr entleert. Ein verschließbares Atemloch ermöglicht die Zu- und Abfuhr der Luft der Lungenhöhle. Gewisse Pulmonaten (Limnaeiden, Planorbiden) haben sich wieder an das Leben im Wasser angepaßt, aber sie atmen wie die Landformen und steigen von Zeit zu Zeit zum Luftholen an die Oberfläche des Wassers.

Immerhin ist ihre Atemhöhle in der Jugend mit Wasser gefüllt, und sie sind dann wasseratmend. Schon seit längerer Zeit kennt man bei *Planorbis* und *Ancylus* einfache Lappenbildungen in ähnlicher Lage wie die Kiemen von *Isodora* und *Protancylus*, die infolgedessen als Überbleibsel eines Ktenidiums bei den höheren Basommatophoren angesehen werden könnten. Eine andere Ansicht geht dahin, daß diese Kiemenbildung der Pulmonaten als ein Neuerwerb aufzufassen sind. Doch ist die zuerst vorgetragene Ansicht wohl begründet, da sich gerade bei den Basommatophoren noch ein Osphradium befindet. Die Planorbiden, zu denen auch *Helisoma* gehört, sind also in der Lage, nach Belieben auch als erwachsene Tiere mit Hilfe eines Kiemenfortsatzes Wasser zu atmen.

Der chemische Sinn.

Was bisher über die Geruchsempfindungen der Mollusken bekannt geworden ist, beruhte zum größten Teil auf Versuchen, die mit *Helix* angestellt wurden. Ältere Versuche von SWAMMERDAM (1806) und CUVIER (1806), MOQUIN-TANDON (1851), VELTEN (1865), ADAMS (1898), NAGEL (1894) und neuere von YUNG (1904) und WÄCHTLER (1927) (alle zitiert in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 3 Bd. Molluska) lassen keinen Zweifel mehr über das Vorhandensein eines Geruchssinnes bei den Stylommatophoren. Anders liegen die Verhältnisse bei den Basommatophoren. Hier ist die Sachlage bisher weniger klar gewesen. Eine Schwierigkeit liegt schon in der bloßen Definition des Geruchssinnes, auf das Wasserleben bezogen. Als Geruchsorgane im eigentlichen Sinne könnte man zunächst nur die Sinnesorgane bezeichnen, die als Respirorezeptoren, Atmungsgeruchsorgane, für die Aufnahme gasförmiger Stoffe in Frage kommen. Faßt man den Geruch aber als einen Sinn auf, der dem Organismus Kunde gibt von Dingen, die räumlich um ein Bedeutendes von ihm getrennt sind, so könnten als Rezeptoren noch viele andere Organe fungieren. HOFFMANN (1928) faßt die Reaktionen, die im Wasser bei direkter Berührung des Reizstoffes mit den Sinneszellen ausgelöst werden, zusammen als chemischen Sinn.

Organe des chemischen Sinnes.

Im folgenden Teil sind alle Organe der Pulmonaten aufgeführt, die mit der Chemorezeption in Zusammenhang gebracht worden sind.

Das Osphradium.

Das Osphradium ist ein Sinnesorgan, das vermöge seiner Lage in der Mantelhöhle und speziell in der Nähe der Kiemen als Hauptfunktion die Untersuchung der Beschaffenheit des Atemwassers innehaben könnte, daß es also, allgemeiner ausgedrückt, ein Organ des chemischen Sinnes sein könnte. HESCHELER (1900) beschreibt es bei *Cassidaria* als ein längliches an beiden Enden zugespitztes Organ, das sich links vom Ktenidium am Mantel in der Mantelhöhle befindet. Es sieht wie bei anderen stark spezialisierten Monotocardiern aus wie eine zweizeilig gefiederte Kieme und ist deshalb auch als „Nebenkieme“ betrachtet und bezeichnet worden. Es besteht aus einem sich auf dem Mantel erhebenden, im Querschnitt annähernd viereckigen Wulste, welcher jederseits 125—150 flache Blättchen trägt, die auf der Fläche des Mantels senkrecht stehen und nicht gedrängt sind, so daß die Flächen der aufeinander folgenden Blättchen aneinander liegen. SPENGEL (1881) äußert sich über die Funktion des Osphradiums wie folgt: „Ich habe dieses Sinnesorgan stets als Geruchsorgan bezeichnet und glaube, daß die Benennung dem entspricht, was man aus der Lage des Organs über seine Funktion schließen kann. Es liegt überall in der Nähe der Kiemen und zwar in unverkennbarer Weise gerade so, daß das Atemwasser über diese Organe hinwegstreichen muß, ehe es zu den Kiemen gelangt. Man sieht dieses sehr hübsch z. B. bei den Streptoneuren, wo das Geruchsorgan gerade hinter dem Siphon liegt, und mit der Spitze noch in denselben hineinragt; ferner ist dies in sehr evidenter Weise bei den Zephalopoden der Fall. Man kann daraus schließen, daß das Organ die Aufgabe hat, die chemischen, resp. die physikalischen Eigenschaften des Atemwassers zu prüfen, und es scheint mir, daß die Prüfung der Beschaffenheit des Atemmediums die primäre Funktion der Geruchsorgane ist, ohne damit bestreiten zu wollen, daß auch die Prüfung der Nahrungsstoffe auf gewisse Eigenschaften Aufgabe der Geruchsorgane sein kann und offenbar in vielen Fällen ist.“ Soweit SPENGEL.

STORK (1934) dagegen äußert sich in seiner Arbeit über das Osphradium der Mollusken über die Ansichten von SPENGEL und HESCHELER folgendermaßen: „Meiner Ansicht nach ist man, was die Feststellung der Funktion (des Osphradiums) betrifft, zu weit ge-

gangen; Bau und Lage lehren uns die Funktion nicht kennen. Zwar ist das Organ eine morpho-physiologische Einheit, und man kann aus dem Bau etwas über die Funktion schließen, hier z. B. daß es ein Sinnesorgan ist, aber weiter darf man nicht gehen. Mehrere Forscher (RAWITZ und MONK) haben darauf aufmerksam gemacht, daß das Osphradium einiger Lamellibranchia auch nicht im Strom des einfließenden Wassers liegt. Die Feststellung der Funktion hat also noch mit Hilfe des Experiments zu geschehen.“

SIMROTH's (1876) Vermutung betreffs der Funktion des Osphradiums ist gänzlich abweichend von früheren, bezüglich der Süßwasserpulmonaten: „Die Lunge der Süßwasserpulmonaten hat vor der der Landschnecken nichts voraus, als daß sie sich nur zu ganz bestimmten Zeiten öffnen darf, nämlich dann, wenn sich eine fest geregelte, kurze Distanz unter dem Wasserspiegel befindet. Die Exaktheit dieses Vorganges, die ich schon zu fühlender Gelegenheit hatte, weist wohl an und für sich darauf hin, daß das Tier ein Organ besitzen möchte, welches über jene Distanz unterrichtet. Ich glaube daher kaum fehl zu gehen, wenn ich diese Aufgabe als die spezifische Funktion des LACAZE'schen Organs betrachte.“

Das SEMPER'sche Organ.

Die weißlichen Lappchen, die, von SEMPER (zitiert in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs) entdeckt, von innen her den Mundeingang meist nur in seinem oberen Umfange bei vielen lissopoden Stylommatophoren umgrenzen, wurden von SOCHACZEWER für Sinnesorgane im Dienste der Geruchsempfindung betrachtet. SIMROTH (1876) beurteilt sie als eine Art vorderster Speicheldrüsen; denn wir haben hier ein aus einer Ansammlung von Schleimzellen bestehendes Organ vor uns.

Die Fußdrüse.

Sie wurde von LEIDY (1846) und später von SOCHACZEWER (beide zitiert in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs) als Geruchsorgan angesehen. SIMROTH dagegen beschreibt sie als Organ mit reinem Drüsencharakter, das die Aufgabe hat, den Weg schlüpfrig zu machen.

Die Fühler.

Die Fühler, die an ihren Enden reich mit Nervenendigungen versehen sind, gehören zu den wichtigsten Sinnesorganen. Sie sind vor allen Dingen zum Tasten, wahrscheinlich aber auch zum Riechen eingerichtet. Dies betrifft aber in erster Linie die Stylommato-

phoren, bei denen die Fühler durch Einspritzen von Blut ausgestülpt, andererseits durch Muskeln zurückgezogen werden können. Bei den Basommatophoren sind die Fühler nicht einstülpbar, sondern lediglich kontraktile. Bei den Landschnecken ist der Fühler wimperlos, bei den Wasserschnecken ist er mit Flimmerepithel besetzt.

Die Fühlerbasis.

Die Frage, ob im Fühler der Basommatophoren ein Ganglion existiere, das dem Stylommatophorenfühler gleichzustellen sei, wurde noch von FLEMMING (1870) dahin beantwortet, daß es fehle. Kurz darauf verfolgte H. DE LACAZE-DUTHIERS (1872) in seiner Arbeit über das Nervensystem der Gastropoden den Tentakelnerven der Gastropoden genau und gab an, daß bei *Physa* und *Planorbis* der oben fadenförmige Fühler sich unten stark verbreitere, wodurch eine Art Platte zustande käme. Auf ihrer Unterseite trage diese eine Furche. In der Platte fand er eng aneinanderliegende weiße Pünktchen, welche bei *Limnaeus* durch Pigment undeutlich wurden. In diese verästelt sich ein Teil des Tentakelnerven. LACAZE zweifelt nicht, daß diese Punkthäufung dem Nervenendkolben des Helizeenfühlers entspreche. Diese Befunde werden von SARASIN (1883) noch erweitert, indem er in den weißen Punkten in der Basalplatte des Basommatophorenfühlers ein wohlausgeprägtes Ganglion zu erkennen glaubt. Danach würde die Fühlergeißel dieser Tiere als sekundäre Erwerbung aufzufassen sein.

Vergleichend stellt SARASIN fest, daß die basale, das Fühlerganglion bergende Platte der Tentakelspitze der Helizeen gleichzustellen sei. Bei den Basommatophoren wäre dann der übrige Tentakelteil, der nur sehr unerheblich bei *Limnaeus*, in langer Geißelform aber bei *Planorbis* auftritt, als ein Anhang aufzufassen, der bei Stylommatophoren sein Analogon nicht fände.

Auch bei *Helisoma* habe ich in der Basalplatte der Tentakel „weiße Punkte“ gefunden, die man aber nicht als Ganglion ansprechen darf, da sie nur im Dunkelfeld als weiße Kugeln, im Hellfeld aber undurchsichtig erscheinen. Es handelt sich wohl um Kalkkugeln, die auch sonst, besonders im Mantelrand, in den Fühlergeißeln vereinzelt, zu finden sind.

Die Haut als Sinnesorgan.

FLEMMING (1869) hat das Epithel der Mollusken und besonders der Süßwasserpulmonaten genau untersucht. Er trennt streng die

mit Zilien versehenen Wimper- oder Flimmerzellen und die Pinselzellen, die unbewegliche, starre Borsten tragen.

Man betrachtet heute diese Pinselzellen, die FLEMMING lediglich als Tastsinnesorgane ansah, als Wechselsinneszellen, die also sowohl zum Tasten als auch zum Riechen dienen. Sie befinden sich in erster Linie auf die Fühler und auf den Kopfteil beschränkt, kommen aber vereinzelt auch an allen übrigen Körperteilen vor. Danach besäßen die Süßwasserpulmonaten ein anelektives Rezeptionsorgan in der Haut, das sowohl chemische wie mechanische Reize in Nervenerrregung verwandelt.

2. Versuche über den Einfluß der Atmungsweise auf die Chemorezeption.

Um die Beteiligung des Osphradiums und somit des Respirationsapparates an der Chemorezeption klarzulegen, versuchte ich durch gewaltsame Änderung des Atemmediums die Geruchsaufnahme günstig bzw. ungünstig zu beeinflussen. Ich sperrte zu diesem Zwecke eine Anzahl Helisomen, Planorben und Limnaeen von der Wasseroberfläche ab und verhinderte dadurch die Luftatmung. Dabei ging ich von der Vorstellung aus, daß das Osphradium nur bei der Wasseratmung seine Funktion als Chemorezeptionsorgan für in Wasser gelöste Stoffe ausüben könnte, und hoffte, wenigstens bei *Helisoma* und *Planorbarius* eine verstärkte Reizwirkung zu erzielen. Um ein Verderben des Wassers in den mit einem GazeNetz verschlossenen Behältern zu verhindern, stellte ich sie in ein größeres, bepflanztes Aquarium. So gelang es mir, auch in undurchlüfteten Behältern monatelang das biologische Gleichgewicht aufrecht zu erhalten. Die Versuche wurden mit je 10 Exemplaren der erwähnten Schneckenarten einmal mit und einmal ohne Durchlüftung ausgeführt.

Tabelle XI:

Nach:	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Tagen starben
Von 10 <i>Limnaea</i> :	0	0	0	1	4	5			ohne Durchlüftung
	0	0	0	0	4	6			mit Durchlüftung
Von 10 <i>Planorb.</i> :	0	0	0	0	0	0	0	0	ohne Durchlüftung
	0	0	0	0	0	0	0	0	mit Durchlüftung
Von 10 <i>Helisom.</i> :	0	0	0	0	0	0	0	0	ohne Durchlüftung
	0	0	0	0	0	0	0	0	mit Durchlüftung

Ergebnis Wie die Tabelle zeigt, überstand *Limnaea* die Prozedur nicht, während *Planorbarius* und *Helisoma* ohne jeden Schaden mit der Wasseratmung auskamen. Bei weiteren Versuchen konnte ich diese beiden Arten noch Wochen und Monate in

den beschriebenen Behältern am Leben erhalten. In großen Aquarien scheint die Wasseratmung insbesondere bei *Helisoma* auch unter normalen Umständen zu überwiegen, denn man sieht sie lange nicht so häufig wie die anderen Arten mit geöffnetem Pneumostom an der Oberfläche Luft austauschen.

Ich habe nicht wie PAULY (1877) die Beobachtung machen können, daß *Limnaea* Blasen, zu denen sie doch im durchlüfteten Behälter leicht Zugang gehabt hätte, in die Atemhöhle eingesogen hat, obgleich sich ständig reichlich Luftblasen unter dem Gaze-netz befanden.

PAULY berichtet hierüber von *Limnaea stagnalis* „Eines Tages bemerkte ich, daß sich eines der Tiere auf eine sonderbare Art und Weise mit einer Luftblase beschäftigte, welche beim Wasserwechsel zufällig unter dem Netz zurückgeblieben war. Ich ließ es gewähren und nun sah ich, daß das Tier, indem es seinen Körper gegen die Atemöffnung hin krümmte, die Blase gegen diese zurückdrängte und einsog. Es bildete nämlich aus dem halbrunden Lappen seiner Atemöffnung, indem es denselben verlängerte und seine seitlichen Ränder aneinanderlegte, einen Hohlkegel, dessen geschlossene Spitze es an die Luftblase setzte, dann öffnete und die Blase aufsog. Kein Tröpfchen Wasser konnte dabei in die Atemhöhle gelangen.“ Er spricht aber auch von anderen Tieren, die sich nicht an diese Art der Luftaufnahme gewöhnten. SIMROTH (1876) berichtet, er habe mehrmals eine *Limnaea* mit einem *Planorbis corneus* von der Luft abgesperrt unter Wasser gehalten und sagte: „*Limnaea* starb nach 2—3 Tagen, wie jede echte Lungenschnecke, welche man ähnlichen Verhältnissen aussetzt, *Planorbis* dagegen streckte seinen Kiemenfortsatz heraus und kroch noch am 7. Tage munter fressend umher. Am 8. erlag auch er endlich. Aber ich bin überzeugt, daß sich dieser Versuch noch viel länger fortsetzen ließe, wenn man das Verwesen der Pflanzen verhinderte und geeigneteres Wasser benutzte“.

Allerdings muß das Wasser in diesem Falle sehr verdorben gewesen sein; denn ich habe *Planorbarius* in allen Größen monatelang ohne Luftzufuhr am Leben erhalten.

Eine Beeinflussung der Reizempfindlichkeit war nicht festzustellen. *Helisoma* reagierte genau so wie unter normalen Umständen, aber auch nicht in gesteigertem Maße, während *Planorbarius* diesmal ebenfalls keinerlei Reizempfindungen beim Zusatz von Quetschsaft eigener und fremder Art äußerte. Ich glaube somit,

war, bediente ich mich des Diathermieverfahrens. Zur Betäubung der Schnecken nahm ich wieder eine 0,5%ige Kokainlösung. Um den Einfluß der Verletzung an sich auf die Schnecken zu erproben, wurden gleichzeitig unter derselben Betäubung 15 Helisomen am Hinterrand des Fußes gebrannt. Ich setzte sie sodann in zwei getrennte Behälter und ließ immer im Abstand von einigen Tagen die üblichen Reize, Quetschsaft und Futter, auf sie einwirken. Da sich in der vierten Woche keine Veränderungen mehr zeigten, hielt ich den Versuch für abgeschlossen.

Tabelle XIII: Behälter 12×11×10.

Von 15 operierten Helisomen waren eingegraben nach 15 Minuten.

Am	1.	3.	7.	14.	21.	Tage
5 ccm Quetschsaft:	1	2	4	6	6	Hauptversuch
	2	3	14	14	15	Kontrollversuch

Von 15 operierten Helisomen waren am Futter nach 60 Minuten.

Am	1.	3.	7.	14.	21.	Tage
1 ccm Pudding:	0	0	1	2	3	Hauptversuch
	1	3	4	7	12	Kontrollversuch

Ergebnis Wenn man die Tabellen vergleicht, so findet man, daß bei den am Kopf operierten sowie bei den am Fuße gebrannten Schnecken eine wesentliche Reaktionsschwäche vorlag, bei letzteren aber nur in den ersten Tagen nach dem Eingriff. Während sich bei ihnen nach kurzer Zeit der alte Zustand wieder ausprägte, blieben die meisten Schnecken, die der Fühlerbasis beraubt waren, bis drei Wochen und länger unempfindlich gegen den Quetschsaftreiz. Die positiv reagierenden gruben sich nur verspätet und unvollkommen ein. Man kann also in der Fühlerbasis den Hauptsitz der Geruchsempfindung suchen. Die bei einigen Tieren auftretende geringgradige Reaktion läßt den Schluß zu, daß sich auch die auf der übrigen Körperfläche besonders im Bereiche des Kopfes verteilten Wechselsinneszellen mehr oder weniger an der Chemorezeption, besonders Schreckstoffaufnahme, beteiligen können.

h) Versuche über die Eigenschaften des Wirkstoffes.

Ich möchte meine Untersuchungen, die sich ganz bewußt vorwiegend auf biologisches Gebiet erstrecken, nicht noch weiter ausdehnen und nur einen ganz kurzen Überblick als Grundlage für weitere Versuche chemischer Art über Eigenschaften wie z. B. Löslichkeit und Haltbarkeit des Quetschsaftes geben.

Die Reaktion des frischen Quetschsaftes ist neutral. An eine pH-Änderung des Wassers beim Zusatz von zerquetschten Schnecken-

ken ist also nicht zu denken. Der aktive Faktor des Quetschsaftes ist nur im Wasser löslich und verliert durch Kochen und bei kurzem von 60° ab seine Wirksamkeit. Auch nach fünfstündigem Stehen bei Zimmertemperatur ist eine Aktivität fast völlig aufgehoben. Ein Azetonauszug nach Art der Hormonauszüge aus dem Harn für Schwangerschaftsdiagnosen hatte ebenso die typischen Eigenschaften eingebüßt.

Auch über die Natur des Schreckstoffes, der Elritzenschwärme zur Flucht veranlaßt, ist nichts Genaues bekannt³⁾.

Einzig und allein in der Wirkung erkennt man sein Vorhandensein. Er ist ebenso artspezifisch ausgebildet und dient dazu, dem Schwarm bei Angriffen von Raubfischen Kunde von der Gefahr zu geben.

C. Schlußbetrachtung.

Mit meinen Versuchen über das von WEISE, BRÖHL und mir beobachtete Fluchtphänomen von *Helisoma nigricans* hoffe ich, die meisten Möglichkeiten erschöpft zu haben, der Art und dem Ort der Aufnahme des Reizes, der die Fluchtreaktion auslöst, auf die Spur zu kommen.

Die Versuche über die Art des Reizes ergaben, daß weder mechanische noch akustische Reize in Frage kommen, sondern daß das Eingraben der Schnecken auf einem chemischen Reiz beruht. Der Wirkstoff, der diesen Reiz ausübt, ist im frischen Quetschsaft der Helisomen enthalten und löst nur bei dieser Art schon beim geringsten Zusatz zum Aquarienwasser die Fluchtreaktion aus. Quetschsaft anderer Schneckenarten ist wirkungslos, nur der von *Planorbarius corneus* ruft in ganz vereinzelt Fällen ähnliche Erscheinungen hervor. Bei *Planorbarius* selbst, ebenso bei *Limnaea* und *Physa* habe ich keine Besonderheiten beim Zusatz von art-eigenem oder artfremdem Preßsaft bemerkt. pH.-Wert-Änderungen spielen keine Rolle, die Preßsäfte reagieren neutral.

Die Fluchtreaktion der Helisomen äußert sich nicht immer durch Eingraben, wenn dies auch bei weitem überwiegt, sondern ferner durch Verlassen des Wassers oder Verkriechen im Pflanzengewirr. Bei Erschwerung des Eingrabens durch harten Bodengrund kommt kein vermehrtes Verlassen des Wassers zustande, sondern viele Schnecken zeigen dann nur eine lebhaft Unruhe. Um die Frage zu klären, warum die Fluchtreaktion in so verschiedener

³⁾ Vgl. HÜTTEL, R. (1941): Die chemische Untersuchung des Schreckstoffes aus Elritzenhaut. Naturwiss. **29**, 333—334, 1941.

Form auftritt, sind noch weitere Versuche notwendig. Ich glaube, daß bei häufiger Reizung unter völliger Verhinderung des Eingrabens ein vermehrtes Verlassen des Wassers eintreten wird.

Erwachsene Schnecken reagieren besser als jüngere. Ob dabei die Gewöhnung eine Rolle spielt, ist schwer zu entscheiden. Jedenfalls ist bei häufiger Reizung keine Abstumpfung, sondern eine Erhöhung der Reizempfindlichkeit zu beobachten. Der Fluchtinstinkt muß angeboren sein, wird aber in der Jugend offenbar erst ausgebildet und vervollkommenet. Dieses Kapitel bedarf ebenfalls weiterer Untersuchungen. Daß die Schnecken BRÖHL's auch auf Lichtreiz hin die Flucht ergriffen, kann ich nur so deuten, daß sich durch dauernde Verfolgungen am Tage der Lichtreiz mit dem Schreckstoffreiz kombinierte; die Schnecken erschienen schließlich am Tage überhaupt nicht mehr, da Licht allein schon als Gefahr empfunden wurde.

Meine Versuche mit Futter ergaben, daß auch hierfür *Helisoma* das beste Rezeptionsvermögen besitzt. Während sie in gerader Linie auf Pudding oder Fruchtmus loszog, gelangten die andern Arten nur nach planlosem Suchgang zum Ziele.

Günstige Temperaturen spielen eine große Rolle. Da *Helisoma* eine „Warmwasserschnecke“ ist und folglich bei 20-28° C die besten Lebensbedingungen findet, sind die Reizerscheinungen auch bei solchen Temperaturen am deutlichsten. Bei Temperaturen unter 18° erfolgt eine Abschwächung der Reaktionsfähigkeit, von 14° ab beginnt bereits Apathie.

Die Versuche über den Ort der Reizaufnahme stellte ich nicht zuletzt deshalb an, um FRÖMMING, der den Schnecken u. a. auch den Geruchssinn abspricht, zu widerlegen. Freilich ist die Geruchaufnahme der Schnecken nicht ein „Riechen“ in unserem Sinne. (Warum soll man aber nicht den chemischen Sinn allgemeinverständlich als Geruch bezeichnen?). Denn wie man heute annimmt, besitzen die Schnecken Wechselsinneszellen in der Haut, vornehmlich im Bereiche des Kopfes, die als Rezeptoren von chemischen und mechanischen Reizen fungieren. Nach Abschneiden der Fühler bleibt die Chemorezeptionsfähigkeit bestehen, und erst nach Entfernung der Fühlerbasis mit der Sinnesplatte wird sie sehr stark eingeschränkt oder erlischt ganz. Der Hauptsitz der Wechselsinneszellen — also der Geruchsempfindung — ist demnach in der Fühlerbasis zu suchen.

Das Wesen des Wirkstoffes selbst ist unklar. Er besitzt Aktivität nur in frischer, wässriger Lösung.

Ich stehe auf dem Standpunkte, daß das Fluchtphänomen von *Helisoma nigricans* in das Kapitel „biologische Düfte“ hineingehört, und daß es sich um eine ähnliche Erscheinung handelt, wie bei der von v. FRITSCH bei Elritzenschwärmen erstmalig entdeckten Schreckreaktion auf Zusatz von artspezifischem Hautextrakt.

Die Antwort auf die Frage, warum gerade *Helisoma* als artspezifische Eigenschaft eine Fluchtreaktion zeigt, ist natürlich schwer zu erteilen. Man kann höchstens annehmen, wenn *Helisoma* auch nicht in Staaten oder Schwärmen organisiert ist, daß sich auf Grund dichten Zusammenlebens Instinkte herausgebildet haben, die dem Individuum und somit der Erhaltung der Art von Nutzen sind. Denn es ist denkbar, daß diese aus Südamerika eingeschleppte Schnecke auch in ihrer Heimat ständig von Feinden — z. B. Sumpfschildkröten — bedroht ist, eine Gefahr, der unsere Posthornschncken nach fast völliger Ausrottung der europäischen Sumpfschildkröte nicht mehr ausgesetzt sind.

D Zusammenfassung.

Bei *Helisoma nigricans*, einer kleinen, aus Südamerika eingeschleppten Posthornschncke, die in ihrer pigmentarmen Form gern in Aquarien gehalten wird, kann man ein Fluchtphänomen beobachten. Es äußert sich in der Form, daß sich die meisten Schnecken schleunigst eingraben, wenn Artgenossen unter Wasser vernichtet werden.

Versuche ergaben, daß weder mechanische noch akustische Reize die auslösenden Faktoren sind, sondern daß der Quetschsaft der eigenen Art beim Übertritt ins Wasser die Fluchtreaktion verursacht. Es handelt sich also um einen chemischen Reiz, der durch einen Wirkstoff ausgelöst wird. Quetschsaft anderer Schneckenarten, desgleichen pH-Wert-Änderungen rufen ähnliche Erscheinungen nicht hervor. Die Fluchtreaktion der Helisomen ist somit eine artspezifische Eigenschaft. Der Fluchtreflex tritt in drei Formen auf: Eingraben, Verlassen des Wassers und Verkriechen im Pflanzengewirr. Stets überwiegt das Eingraben. Die ältesten Schnecken zeigen die beste Reaktionsbereitschaft, während jüngere sich oft passiv verhalten. Die Ursache hierfür ist nicht geklärt. Futterreize werden ebenfalls von *Helisoma* am besten und mit großer Sicherheit aufgenommen und beantwortet. Die Reizaufnahme geschieht durch Organe des chemischen Sinnes. Wahrscheinlich kommen hierfür in der Haut besonders im Bereiche des Kopfes befindliche Wechselsinneszellen in Betracht. Das früher vielfach als

Geruchsorgan angesehene Osphradium scheidet aus. Auch die Fühler sind nicht der Hauptsitz der Geruchsempfindung, denn die Reaktion wurde auch bei fühllosen Schnecken beobachtet. Erst nach Entfernung der Basis der Fühler mit Anhangsläppchen war ein Ausfall oder zum mindestens eine starke Verminderung der Rezeptionsfähigkeit festzustellen. Die Fühlerbasis mit der Sinnesplatte ist also der Hauptsitz der Geruchsempfindung anzusprechen. Die Natur des Wirkstoffes selbst ist klar. Er zeigt Aktivität nur in wässriger Lösung und in frischem Zustande.

Am Schluß möchte ich Herrn Prof. Dr. SCHMID für das meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse und seine Hilfe sowie Herrn Prof. Dr. C. R. BOETTGER für die Bestimmung der Schnecken meinen herzlichsten Dank aussprechen!

Literatur.

- BRÖHL, A. (1940): Meine Beobachtungen des merkwürdigen Verhaltens von Wasserschnellen. Wochenschr. Aquar.- u. Terrar.-Kd. 1940, S. 241.
- FLEMMING, W. (1869): Die haartragenden Sinneszellen in der Oberhaut der Mollusken. Arch. f. mikr. Anat. V, S. 415—444.
- FLEMMING, W. (1870): Untersuchungen über die Sinnesepithelien der Mollusken. Dieselbe Zeitschrift VI, S. 459—468.
- FRÖMMING, E. (1940): Nochmals: merkwürdiges Verhalten an Schnecken. Wochenschr. Aquar.- u. Terrar.-Kd. 1940. S. 179—180.
- GEYER, D. (1927): Unsere Land- und Süßwassermollusken. Stuttgart.
- HESCHELER, K. (1900): Mollusken in A. Lang, Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere.
- KEMPENDORFF, W. (1940): Merkwürdiges Verhalten von Schnecken. Aquar.- u. Terrar.-Kd. 1940, S. 79.
- KEMPENDORFF, W. (1940): Reizerscheinungen bei Schnecken (*Planorbis*). Dieselbe Zeitschr., S. 300.
- PAULY, A. (1877): Über die Wasseratmung der Limnaeiden. Diss. Bonn.
- SARASIN, P. B. (1883): Über drei Sinnesorgane und die Fußdrüse einiger Gastropoden. Arbeiten aus dem Zool. Zoot. Inst. Würzburg VI.
- SIMROTH, H. & HOFFMANN, H. (1928): in BRONN's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, 3. Bd. Molluska. Leipzig. S. 833, 1180—1191 ff.
- SIMROTH, H. (1876): Über die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere. Zeitschr. f. wiss. Zool. XXVI, Leipzig.
- SPENGLER, J. W. (1881): Das Geruchsorgan und das Nervensystem der Mollusken. Zeitschr. f. Zool. XXXV.
- STORK, H. A. (1934): Das Osphradium der Mollusken. Arch. Neerl. Zool. 1, 1. 2, S. 71—99.
- WEISE, H. (1940): Kleine Mitteilungen. Wochenschr. Aquar.- u. Terrar.-Kd. 1940, S. 79.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Archiv für Molluskenkunde](#)

Jahr/Year: 1942

Band/Volume: [74](#)

Autor(en)/Author(s): Kemptendorff Walther, diverse

Artikel/Article: [Ueber das Fluchtphänomen und die Chemorezeption von Helisoma \(Taphius\) nigricans Spix. 1-27](#)