Diverse Berichte

offen haben) und nicht hören; sie sehen und hören nicht weil sie schlafen.

Was mag die Ursache dieses Schlafes sein? Nach meiner Überzeugung ist er, wie bei Menschen, durch das Ruhebedürfnis während der sommerlichen heißen Mittagsstunden begründet und eher die Folge der erhöhten Temperatur der Wasseroberfläche, welche das Tier einschläfert, als die Folge der Müdigkeit. Sicherlich habe ich nie schlafende Äschen außer der heißen Jahreszeit und außer den Stunden größter Hitze gesehen; meine Beobachtungen erstrecken sich über mehrere Jahre, während denen ich jeden Tag einige Stunden im Boote zubrachte.

Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion.

(Statische Reflexe bei Mollusken.)

Mit 5 Photographien und 6 Textfiguren.

Von Dr. phil. W. Baunacke,
Assistent am Zoolog. Institut Greifswald.

Nach den kürzlich von E. Mangold (1912) in Winterstein's Handbuch der vergleichenden Physiologie zusammengestellten Befunden zahlreicher Untersuchungen über die Frage nach Zweck und Wirkungsweise der Statocysten niederer Tiere erscheint diese Frage noch lange nicht so weit klargestellt, wie es das Verständnis der großen biologischen Bedeutung dieser Organe für ihre Träger erfordert. Nicht nur kommen verschiedene Autoren zu abweichenden Resultaten bezüglich der Annahme einer statischen Funktion für diese Organe bei gewissen Tieren überhaupt, sondern wir finden vor allem auch die verschiedensten Auffassungen bezüglich des Wesens derselben vertreten bei Forschern, welche ihnen eine statische Funktion zusprechen.

Kein Wunder, wenn die Vorstellung, die sich der Nichtspezialist von solchen Gebilden und deren Bedeutung macht, nicht anders als unklar sein kann. Dies geht deutlich schon daraus hervor, dass für ihn gewöhnlich statische Organe schlechthin „Gleichgewichtsorgane“ sind und dass man ferner mitunter ihrer Funktion nach noch völlig unbekannte Sinnesorgane in der Literatur rein hypothetisch als statische angesprochen findet, wohl einfach deshalb, weil sie ihrem Baue nach in keine Kategorie der übrigen allbekannten Sinnesorgane hineinpassen wollen. Vor allem fehlt es uns noch an der geeigneten Definition für den biologischen Zweck dieser Organe, der allein ihre Existenz bei den einen, ihr Fehlen bei anderen Formen bedingt, und der doch im einzelnen so sehr verschieden ist.

Mangold (1912) definiert als spezifisch statische (p. 904) solche Sinnesorgane, „die neben dem optischen und dem Tastsinne die

Lage und Bewegungen des Körpers regulieren". Diese kurze Definition ist ebenso treffend als umfassend. Sie ist so umfassend, dass nicht nur Statocysten und ihnen ähnliche Bildungen, sondern auch die Seitenorgane der Capitelliden und Fische, die Hicks'schen Papillen am Dipterenschwinger, ja schließlich auch wohl solche Tastorgane der Arthropoden u. a., deren spezifische Funktion die Regulierung der Lokomotion in Luft und Wasser durch Wahrnehmung des Druckwiderstandes des zu verdrängenden Mediums ist, sich nach ihr unter dem Sammelbegriff „Statische Sinnesorgane" sehr wohl vereinigen lassen. Es passt eben tatsächlich nach Mangold's Definition alles, was bisher als „statisches Sinnesorgan" angesprochen worden ist, unter diesen Namen, und so ist sie für eine Zusammenfassung dessen die einzig mögliche und rechte.

Gerade diese Dehnbarkeit jenes Sammelnamens ist es aber auch, die eine Abgrenzung der rein statischen von gewöhnlichen Tastsinnesorganen unmöglich macht. Und eine Grenze ist da um so schwerer zu ziehen, als ja schließlich auch rein statische Organe nur eben Tastorgane sind, wie dies ja schon Verworn (1891, p. 471) besonders hervorhebt, und auch schon sehr einfach gebaute Tastorgane mehr oder minder vollkommen in den speziellen Dienst der Orientierung im Raum treten können. Wir dürfen also unter Umständen ein Tasthaar, wie es bei den Arthropoden beispielsweise in so verschiedener Gestalt auftritt, schon als ein statisches Sinnesorgan bezeichnen. So aber darf es uns nicht wundern, wenn die Zusammenstellung physiologisch wie biologisch zum Teil recht sehr verschiedener Dinge unter gemeinsamer viel zu allgemeiner Bezeichnung das Verständnis ihres Wesens nicht eben fördert.

Ich glaube darum, dass es für das Erkennen der speziellen biologischen Bedeutung der einzelnen unter jenem Begriffe zusammengefassten Gebilde von großem Vorteil wäre, wenn eine Scheidung aller dieser im einzelnen doch so stark voneinander abweichenden Sinnesapparate sich ermöglichen ließe. Da stoßen wir indessen auf beträchtliche Schwierigkeiten insofern, als schon die Entscheidung nicht leicht zu treffen ist, ob wir diese Trennung nach physiologischen oder biologischen Gesichtspunkten vorzunehmen haben. Die ganze Frage nach der Funktion und Bedeutung statischer Sinnesorgane ist aber m. E. leider noch nicht soweit gefördert, noch nicht genügend geklärt, als dass die Einteilung jener Organe nach diesen oder jenen Momenten einwandfrei durchgeführt werden könnte. Ja, wir werden Gründe kennen lernen, welche eine solche beinahe unmöglich machen.

Wohl wissen wir, dass bei der großen Mehrzahl statischer Sinnesapparate die Gravitation, bei anderen indessen Trägheit, Luft- resp. Wasserwiderstand oder Strömungsdruck mit größerer oder geringerer Sicherheit als physiologische Faktoren betrachtet werden,

welche reizerzeugend wirken sollen. Eine Einteilung nach diesen physiologischen Momenten ist nun aber solange unmöglich, als jene reizbewirkenden Faktoren bisher nur in wenigen Fällen wirklich einwandsfrei bestimmt sind.

Aber auch biologische Momente sind zu einer Klassifikation nicht recht zu brauchen, denn die Lebensbedingungen sind selbst für nahverwandte Formen doch so verschieden, dass die Funktion der statischen Sinnesorgane nicht nur bei einzelnen Vertretern derselben Klasse eine sehr abweichende, sondern, wie es sich zeigen wird, sogar beim selben Tiere eine mehrfache sein kann. Wir werden sehen, dass die jeweiligen Funktionen statischer Organe durchaus den Bedürfnissen ihrer Träger entsprechen. Die Betrachtung verschiedener Sinnesorgane dieser Art bei verschiedenen Tieren nach biologischen Gesichtspunkten wird zeigen, dass gleiche Bedürfnisse gleichwirkende Organe erfordern und dass wir deren, bei verschiedenen Formen den nämlichen Zweck erfüllende Funktionen auch unter gleichem, die jeweilige Funktion spezieller charakterisierenden gemeinsamen Namen sehr wohl zusammenfassen können. Schon das wird uns die verschiedene Bedeutung dieser Sinnesorgane verständlicher machen. Nicht aber dürfen wir die Organe selbst nach dieser Funktion benennen oder gar einteilen und das aus dem Grunde, weil ein einzelnes Organ recht verschiedene Funktionen in verschiedenen Lebenslagen des Tieres erfüllen kann.

Im allgemeinen lässt sich wohl das Wesen statischer Sinnesorgane dahin definieren, dass es mehr oder minder kompliziert gebaute Organe des Tastsinnes sind. Sie perzipieren Reize, die eine bestimmt gerichtete Kraft direkt oder indirekt auf den Körper ausübt, und lösen Bewegungen aus, die den Körper in eine zur Richtung jener Kraft bestimmte und von biologischen Bedürfnissen bedingte Normallage bringen und darin erhalten.

Hier wollen wir aus der Gesamtheit aller jener Organe als wohl charakterisierte und scharf umschriebene Gruppe einstweilen diejenigen herausgreifen, die ihre Wirksamkeit unmittelbar der Gravitation (indirekt ist das wohl für alle der Fall) verdanken. Nur solche Organe statischer Funktion sollen uns hinsichtlich ihrer biologischen Bedeutung hier zunächst beschäftigen, die einen durch die Schwerkraft bedingten lotrecht gerichteten Kontaktreiz empfangen.

In einer längeren Abhandlung habe ich vor kurzem (1912) den anatomischen und experimentellen Nachweis zu erbringen versucht, dass die sogen. „falschen Stigmen“ der *Nepiden* (Wanzen), ebenso wie die sogen. „Sinnesgruben“ ihrer Larven, in ihrer Gesamtheit ein System von Sinnesorganen bilden, bestimmt, ihren Trägern die Orientierung unter Wasser zu vermitteln. Die Art, wie und unter welchen Bedingungen das geschieht, möge hier, weil es zum Ver-

ständnis meiner weiteren Ausführungen notwendig ist, noch einmal kurz Erwähnung finden.

Die betreffenden Sinnesorgane — Mangold (l. c., p. 899) bezeichnet sie als spezifisch geotaktische — zeigen, wie auch sonst die Organe statischer Funktion der von uns betrachteten Gruppe einen Mechanismus, der den Tieren stets die Lotrechte als Richtungskonstante sichert. Im Gegensatze zu den Statocysten anderer Formen werden hier aber die richtenden Reize hervorgerufen durch das Bestreben eines spezifisch-leichteren Körpers (Luft), im spezifisch-schwereren Medium (Wasser) die höchstmögliche Lage zu gewinnen. Und solche mit jeder Änderung der Körperlage wechselnden Erregungen lösen die nach Mangold (l. c., p 901) als negativ-geotaktisch zu betrachtenden Richtungsbewegungen eines solchen Tieres aus, sobald es, unter Wasser kriechend, durch eintretende Atemnot gezwungen wird, den Rand, resp. die Oberfläche des Wassers und damit die Verbindung mit der Atmosphäre wieder aufzusuchen.

Im Einklang mit diesen Tatsachen stehen die biologischen wie die experimentellen Befunde. Die Tiere finden ihre Nahrung allein im Wasser, sind aber durch ihr Atembedürfnis in hohem Maße auf die Verbindung mit der Atmosphäre angewiesen, die sie vermittels besonderer Atemröhren (Schaufeln bei der Larve) aufrecht erhalten. Immerhin sind sie bis zu einem gewissen Grade befähigt, ihre Atemluft auch dem Wasser direkt zu entnehmen, eine Atmungsweise, die im Winter bei stark reduziertem Stoffwechsel wohl ausreicht, im Sommer dagegen nur als Notbehelf dient, wie unsere Versuche bewiesen haben. Andererseits aber sind diese Tiere so schlechte Schwimmer, dass sie, um rasch nach dem Grunde zu gelangen, ihr spezifisches Gewicht durch spontane, reichliche Luftabgabe so stark erhöhen, dass sie, einmal auf dem Grunde angelangt, nicht mehr imstande sind, nach oben zu schwimmen. Am Boden hinkriechend oder an Pflanzen hochkletternd, gewinnen sie dann den Wasserspiegel wieder.

Es ist klar, dass solche merkwürdigen Lebensbedingungen den Tieren hinsichtlich ihres Aufenthaltsortes starke Beschränkungen auferlegen, dass diese aber andererseits selbst an eine ihnen gut zusagende Örtlichkeit so angepasst sein müssen, wie das die Befriedigung aller ihrer Lebensbedürfnisse verlangt. Und so finden wir die Tiere selten (wohl nur zufällig) im freien Wasser, gewöhnlich aber vielmehr da, wo der Boden der Gewässer, aus feinen Sedimenten gebildet, bank- oder strandartig in schiefer Ebene zum Ufer hin ansteigt (vgl. Fig. 1), oder aber im dichten Pflanzengewirr. Hier wie dort sitzen sie dann so dicht unterm Wasserspiegel, dass sie mit ihren Atemröhren die Atmosphäre eben erreichen, und nur soweit entfernen sie sich kriechend von jener, wie das ihre

Beutezüge erfordern, um dann aufs neue zur Atemstelle zurückzuklettern.

Eintretende Atemnot stellt sich also hier dem Weiterkriechen nach der Tiefe als Reflexhemmung entgegen und zwingt das Tier, jenen Sinnesorganen folgend, umzukehren. Durch deren Vermittlung findet es somit reflektorisch seinen Weg zum Wasserspiegel zurück.

Diese Befunde bei den *Nepiden* legen nun vor allem die Frage nahe, ob nicht auch anderen Tieren, die unter ähnlichen äußeren Bedingungen leben, etwa Organe der gleichen oder ähnlichen Funktion zum Zwecke der Orientierung zur Verfügung stehen. Das

Fig. 1 (Erkl. vgl. Text!).

ist um so wahrscheinlicher, als wir eine Anzahl von Formen kennen, welche eine den *Nepiden* sehr ähnliche Lebensweise führen. Ja, wir müssen nach den Resultaten der obigen Untersuchungen und verschiedenen eingehenderen biologischen Beobachtungen neuerer Autoren m. E. die ganz allgemeine Frage aufwerfen, ob nicht überhaupt die Existenz statischer Sinnesorgane bei denjenigen niederen Tieren, bei denen wir den biologischen Nutzen solcher bisher nicht zu erkennen vermochten, bedingt wird durch Lebensbedürfnisse, welche eine Orientierung besonderer Art voraussetzen, die ihrerseits aber gemäß der Eigenart jener eine wohl sehr verschiedene und doch in hohem Maße charakteristische sein wird.

So zeigen die neuerdings durch von Buddenbrock bei *Pecten*, marinen *Anneliden* und *Synaptiden* eruierten physiologischen Be-

funde ebenso wie die oben rekapitulierten Tatsachen aus dem Leben der *Nepiden* ja zur Genüge, dass wir den Besitz statischer Sinnesapparate bei den genannten Formen als ganz spezielle Anpassungserscheinung an die Eigenart der Umgebung und an die besonderen Bedürfnisse der betreffenden Organismen selbst betrachten müssen. Vor allem aber weist ja schon das wechselnde und im Gegensatze zu anderen Sinnesorganen (deren Fehlen wir als Ausnahme hervorzuheben pflegen) unbeständige oder verhältnismäßig seltene Auftreten statischer Sinnesorgane innerhalb mancher sonst eng verwandter Formenkreise (*Coelenteraten*, *Würmer*) darauf hin, dass ihre Existenz an besondere Bedingungen gebunden ist. Diese aber können eben so verschieden sein, wie der Nutzen, den die von solchen Sinnesapparaten ausgehenden Reize deren Trägern zu bieten vermögen. Das zeigt auch ihr, trotz des sonst gleichen, der Funktion zugrunde liegenden Prinzips, im einzelnen doch so verschiedenartiger Mechanismus.

Zu Beginn seiner Arbeit über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere (*Arenicola* und *Synapta*) fasst von Buddenbrock (1912) die Resultate der bis dahin von zahlreichen Forschern über die Bedeutung statischer Sinnesorgane ausgeführten Untersuchungen dahin zusammen, „dass die Statocysten, soweit bisher bekannt, auf Schwerkraftsreize reagierende Organe sind, und dass sie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts dienen“.

Schon in meiner oben zitierten Abhandlung sprach ich (1912, p. 154) die Vermutung aus, „dass bei gewissen Formen die statischen Organe mit der Erhaltung des Gleichgewichts nichts zu tun haben, sondern vielmehr ganz bestimmten Zwecken dienende Orientierungsmittel darstellen, die im engsten Zusammenhange mit der Lebensweise ihrer Träger stehen“. Auf den biologischen Zweck jener Sinnesorgane der *Nepiden* hatte ich aber schon in einer früheren Veröffentlichung (1910) hingewiesen, und schon die damals vorgenommenen Experimente hatten die charakteristische Funktion derselben klar gezeigt. Müssen wir nun den ersten Teil jener m. E. ungeeigneten Definition ohne weiteres gelten lassen, so glaube ich, dass wir nach den neuesten Untersuchungen auf unserem Gebiet deren zweiten Teil ganz wesentlich einschränken müssen. Und das aus dem einfachen Grunde, weil bei zahlreichen niederen Tieren die Statocysten und die ihnen verwandten Organe mit der Gleichgewichtserhaltung gar nichts zu tun haben können, deshalb nämlich, weil diese Tiere dauernd oder normalerweise im stabilen, ja indifferenten Gleichgewicht leben, also passiv, d. h. rein mechanisch bereits vollkommen ausreichend orientiert sind. von Buddenbrock begründet in der Einleitung zu seiner *Pecten*-Arbeit (1911, p. 4) das Fehlen statischer Sinnesorgane bei gewissen *Mollusken* mit deren Biologie, unter anderem für *Janthina* damit, dass sie sich

stets im stabilen Gleichgewicht befinde. Nun haben wir aber wohl Tiere (und auch *Mollusken*), die im stabilen, ja beinahe indifferenten Gleichgewicht lebend, dennoch Statocysten besitzen. Wir dürfen also die Annahme der Gleichgewichtsfunktion für Statocysten ebensowenig wie für statische Sinnesorgane überhaupt verallgemeinern. Gerade der Umstand, dass man die funktionelle Bedeutung solcher Sinnesapparate immer nur in einer reflektorischen Erhaltung des Gleichgewichts suchte, machte ja deren Vorkommen bei an sich bereits mechanisch vollkommen sicher orientierten Formen so unverständlich und ließ auch bei den Gegnern der Statocystenhypothese immer wieder Zweifel an deren Richtigkeit aufkommen.

Eine Gleichgewichtserhaltung durch Vermittlung statischer Sinnesorgane ist m. E. aber nur notwendig bei Formen, die sich vorübergehend oder dauernd in labilem Gleichgewicht bewegen, d. h. also bei Schwimmern, Fliegern und Läufern, soweit diese eben nicht durch entsprechende Verteilung spezifisch verschieden schwerer Massen ihres Körpers passiv orientiert sind. Damit aber soll keineswegs gesagt sein, dass alle die letztgenannten Formen nun unbedingt statische Sinnesorgane besitzen müssen. Wir wissen im Gegenteil sehr genau, dass mancherlei Sinne und auch Tropismen für solche Organe vikariieren können. Dass solche statischen Sinnesapparate aber ihren labil orientierten Trägern bezüglich der lokomotorischen Gewandtheit gegenüber statocystenlosen, passiv orientierten Formen große Vorteile bieten werden, das habe ich bereits an anderer Stelle darzulegen versucht und die Bethe'schen Experimente an jungen Fischen (1910) sprechen stark zugunsten dieser Anschauung.

Bei labil orientierten Formen also haben wir am ehesten noch die Berechtigung, von „Gleichgewichtsorganen" im gewohnten Sinne zu sprechen, denn hier sind es tatsächlich die von den Statocysten ausgehenden Reize, welche die reflektorischen Bewegungen auslösen, die zur Erhaltung einer gewissen Lage, die eben hier aus biologisch-praktischen Gründen eine labile Gleichgewichtslage ist, nötig sind. Statische Sinnesorgane aber künftig noch, wie das bisher oft genug geschah, ganz allgemein schlechthin als „Gleichgewichtsorgane" zu bezeichnen, das ist nach den Resultaten, welche in jüngster Zeit von Buddenbrock's und meine eigenen Untersuchungen gebracht haben, kaum mehr angängig. Mangold trägt dieser Tatsache Rechnung, wenn er die oben erwähnten Sinnesorgane der *Nepiden* (1912, p. 899) „spezifisch geotaktische Sinnesorgane" nennt, „wie sie bei den übrigen negativgeotaktischen Tieren bisher nicht nachgewiesen werden konnten". Für die Statocysten derjenigen Formen also, die einer besonderen antikinetischen Gleichgewichtsregulierung nicht bedürfen, müssen wir nach einer anderen Deutung suchen.

H. L. Clark (1899) hat für statocystentragende *Holothurien* der Gattung *Synapta* das Bestreben, auf schiefen Flächen stets bergab zu kriechen, experimentell dargetan und damit typische positive Geotaxis für diese Formen erwiesen. Durch ebenso einfache als lehrreiche Versuche hat weiterhin von Buddenbrock die biologische Bedeutung dieses Verhaltens an *Synapta digitata* gezeigt. Nach diesem Autor vermitteln bei *Synapta* die Statocysten „eine erdwärts gerichtete Fluchtbewegung, die eintritt, sobald das Tier entweder gewaltsam aus dem Sande gegraben oder frei auf dem Sande liegend von irgendeinem Feinde überrascht wird. Die zwangsläufig vertikale Bewegung hört auf, sobald die *Synapta* gänzlich im Sande verschwunden ist.“ In gleicher Weise konnte von Buddenbrock auch für den marinen *Anneliden*, *Arenicola grubei*, der gleichfalls mit Statocysten ausgerüstet ist, den „Vertikalreflex“, d. h. die gleiche geotaktische Fluchtbewegung, wie bei *Synapta digitata* nachweisen. Auch bei diesen Tieren stehen also wie bei den *Nepiden*, die statischen Sinnesorgane im Dienste einer bestimmt gerichteten Bewegung, die bei jenen Formen aus dem Schutzbedürfnis, bei den *Nepiden* aber aus dem Atembedürfnis resultiert. Hier wie dort aber haben sie nicht das mindeste zu tun mit der Gleichgewichtserhaltung, sondern die von ihnen ausgehenden Erregungen bewirken bei *Synapta* und *Arenicola* positive, bei den *Nepiden* hingegen negativ-geotaktische Bewegungen. Während aber, wie von Buddenbrock meint, bei *Synapta* und *Arenicola* der Vertikalreflex durch den Reiz des Ausgegrabenwerdens ausgelöst, durch den Sandwiderstand bei *Arenicola*, den Kontaktreiz allseitig umgebender Sandpartikelchen aber bei *Synapta* gehemmt wird, müssten wir für die *Nepiden* als auslösenden Reiz der betreffenden Bewegung eben die eintretende Atemnot, als Reflexhemmung aber wohl die Berührung mit der Atmosphäre betrachten. Das erscheint plausibel, zumal, wenn wir daran denken, dass bei den *Nepiden* die statischen Sinnesorgane sämtlich im direkten Konnex stehen mit dem Respirationssystem und ihre Träger nur in ausgesprochen negativ-geotaktischem Sinne, d. h. in der Richtung nach dem luftspendenden Wasserspiegel hin, orientieren. Das infolge äußeren Reizes sich geltend machende Schutz- resp. Atembedürfnis also veranlasst diese Formen, ihren statischen Sinnesapparaten in bestimmter Richtung so lange zu folgen, bis neue, als Hemmungen wirkende äußere Reize, welche die Befriedigung der betreffenden Bedürfnisse begleiten, die Bewegung zum Stillstand bringen, oder den durch die Statocysten bewirkten Vertikalreflex ausschalten.

So dienen hier also Statocysten wohl lediglich dem Zweck, das Tier immer wieder in eine bestimmte Lage zurückzuführen, die man als Ruhelage oder besser Normallage bezeichnen mag, die

aber weder einer labilen Gleichgewichtslage entspricht, auch nicht notwendig in der Massenverteilung der Körpersubstanz begründet zu sein braucht, sondern für das Tier diejenige Situation darstellt, welche eine Befriedigung wichtiger, sich mehr oder weniger dauernd geltend machender Lebensbedürfnisse gewährleistet. Solche Bedürfnisse sind aber zumeist weniger das sich nur zeitlich regende Nahrungs- und Fortpflanzungsbedürfnis, als vielmehr gerade das Schutz- und Atembedürfnis, die sich im Gegensatze zu jenen fast dauernd geltend machen. Sucht doch auch *Nepa cinerea* sich in der für sie immerhin gefahrvollen durch jenen Vertikalreflex erreichten Ruhelage, die gleichbedeutend ist mit der Atemstellung, noch durch besondere „Anpassungsmaßnahmen" zu sichern (vgl. 1912, p. 300—301).

Alle diese Tatsachen aber zeigen schon zur Genüge, dass ihrer Wirkungsweise nach sehr wohl zu unterscheiden sind statische Sinnesorgane, welche wirklich (ganz allein oder doch in ihrer Hauptfunktion) der Gleichgewichtserhaltung dienen, und andere, welche bestimmte Richtungsbewegungen auslösen, die das Tier in eine von besonderen Lebensbedürfnissen bedingte Normallage führen resp. zurückführen, nachdem es dieselbe freiwillig oder unfreiwillig verlassen hatte. Wir haben somit die Sinnesapparate der ersteren Art von denen der letzteren schon deshalb zu trennen, weil ihre biologische und funktionelle Bedeutung eine verschiedene ist.

Die Bezeichnung „Statocysten" werden wir nach wie vor ja wohl aufrecht erhalten können ganz allgemein für jene statischen Sinnesapparate, deren Mechanismus auf unmittelbarer Einwirkung der Gravitation beruht und die die Körpermuskulatur (Tonusfunktion!) in der Weise beherrschen, dass sie unter gewissen Bedingungen reflektorisch Bewegungen auslösen, welche dem Organismus eine bestimmte Lage im Raum sichern, deren dauernde oder zeitweilige Innehaltung eine biologische Notwendigkeit für ihn ist. Wie aber mit jenen Bedingungen auch die Bewegungen und die Lage, die aus ihnen resultiert, nach den jeweiligen Lebensverhältnissen des betreffenden Tieres wechseln können, so tritt uns als Endresultat solcher antikinetisch sich vollziehenden Orientierung das eine Mal eine mehr oder minder labile Gleichgewichtslage, ein andermal aber irgendeine jeweils verschiedene, stets aber charakteristische Normallage entgegen, die in keinem oder nur nebensächlichem Zusammenhang mit der Gleichgewichtserhaltung steht.

Darum also dürfen wir von statischen Sinnesorganen keinesfalls schlechthin als von „Gleichgewichtsorganen" sprechen, sondern wir werden besser sagen, dass die von ihnen reflektorisch herbeigeführte und erhaltene, biologisch bedingte Normallage aus biologisch-praktischen Gründen auch eine labile Gleichgewichts-

lage sein kann. Wenn wir also im vorliegenden Falle der so verschiedenen biologischen Bedeutung der Organe aus der von uns hier näher betrachteten Gruppe künftighin gebührend Rechnung tragen, d. h. ihre charakteristischen Funktionen recht bezeichnen wollen, werden wir besser von einer spezifischen Balancefunktion, positiv- oder negativ-geotaktischen Funktion statischer Sinnesorgane sprechen. Bezeichnungen aber, wie „Balanceorgane", „positiv- oder negativ-geotaktische Sinnesorgane" werden wir schon deshalb vermeiden müssen, weil ein „Balanceorgan" ja zugleich geotaktische Funktion in positivem oder negativem Sinne haben könnte, und weil es stets strittig bleiben wird, welche dann als „Hauptfunktion" zu betrachten wäre und den Namen hergeben müsste. Wir hätten hiernach also die Statocysten der mehr oder minder labil orientierten Schwimmer, Flieger und Läufer als statische Sinnesorgane mit spezifischer Balancefunktion, die betreffenden Sinnesorgane bei *Synapta* und *Arenicola* indessen als solche mit positiv-, bei den *Nepiden* aber negativ-geotaktischer Funktion zu bezeichnen. Wir wissen indessen nicht, ob jenen Organen nicht auch noch andere Funktionen zukommen.

Aber noch müssen wir hier eine Funktion statischer Sinnesorgane in Betracht ziehen, deren biologische Bedeutung ihre Einreihung unter die oben erwähnten als nicht angängig erscheinen lässt.

Angeregt durch den Hinweis E. Mangold's (1912, p. 865) auf noch ausstehende biologisch-physiologische Untersuchungen bezüglich der Funktion der Statocysten bei den *Pulmonaten*, unterzog ich das Orientierungsvermögen verschiedener Vertreter dieser Gruppe einem eingehenderen Studium. Leider standen mir zu dieser Jahreszeit nur von Nacktschnecken genügend viele Exemplare der Gattungen *Limax* und *Arion* zur Verfügung. Bezüglich der Gehäuseschnecken gelangte ich zu einem völligen Abschlusse meiner Beobachtungen wegen Materialmangels zwar noch nicht, wie auch die Versuche an *Limax*- und *Arion*-Arten eine Fortsetzung wünschenswert erscheinen lassen.

Gelegentlich solcher Versuche konnte ich ausgesprochene statische Reflexe bei diesen Tieren beobachten.

Ich experimentierte zuerst mit frisch von draußen ins Laboratorium gebrachten völlig heilen Tieren der Gattungen *Limax* (*L. agrestis*, L.) und *Arion* (*A. hortensis*, Fér.). Abgesehen von der größeren Lebhaftigkeit der ersteren verhielten sich bei den folgenden Versuchen die Vertreter beider Genera gleich. Beide sind gewöhnlich negativ-heliotaktisch und kriechen auf einem Tisch am Fenster sogleich schnurgerade vom Fenster (abends vom Glühlicht) weg, dem dunkleren Hintergrunde des Laboratoriums zu. Ihr Fuß erscheint besonders in dem vorderen Abschnitt der Kriechsohle in

hohem Maße stereotaktisch. Je frischer die Tiere dem Freien entnommen sind, um so lebhafter sind sie und um so mehr erleichtert sich das Experimentieren.

Ich legte also zunächst eines der Tiere (später mehrere Individuen beider Gattungen gleichzeitig) auf den Rücken (vgl. Fig. 2) und beobachtete, dass es in kürzester Zeit, wie zu erwarten, seine Normallage wieder eingenommen hatte. Und zwar begann das Umkehren in die normale Kriechlage bei den meisten Tieren sogleich nach dem Umwenden in die Rückenlage. Keines der Tiere aber verbleibt in verkehrter Lage, so oft man es auch immer von neuem in diese zurückgebracht hat, die Tiere reagieren vielmehr so lange in derselben Weise, bis sie sich wegen vorschreitender Austrocknung schließlich „in sich selbst zurückziehen". Dann stellen sie jede Reaktion ein und verhalten sich völlig passiv.

Fig. 2 (Erkl. vgl. Text!).

Fig. 3 (Erkl. vgl. Text!).

Wie vollzieht sich nun diese Umkehr in die Normallage? Folgendermaßen: Das eben auf den Rücken gelegte (oder gefallene) Tier dreht sogleich den Kopf in der Richtung um die Körperlängsachse in die Normallage zurück, um ihn dann alsbald soweit nach unten zu senken, bis der stark stereotaktische Vorderrand der Kriechsohle den Boden berührt. An diesem aber heftet er sich sofort an und zieht, in Lokomotion eintretend, den ganzen übrigen Teil der Kriechsohle und mit ihr den ganzen Körper allmählich in die Normallage herum. So kommt es, dass der hintere Abschnitt des Tieres noch lange die verkehrte Lage (Kriechsohle nach oben gerichtet) zeigt, während im vorderen Abschnitt die Normallage schon erreicht und das ganze Tier bereits in Fortbewegung begriffen ist. Auf diese Weise kommt es für kurze Zeit zu einer fast spiraligen Windung der Kriechsohle. Dabei aber laufen die bekannten Kontraktionswellen doch sogleich über die ganze Sohle fort, sobald nur der vordere, dem Kopf benachbarte Teil den Boden berührt hat. Beigegebene Photographie (vgl. Fig. 3) zeigt drei

Tiere im Begriffe des Umwendens. Und zwar hat es der Zufall gewollt, dass diese Bewegung in drei verschiedenen Stadien bei den drei Tieren, und zwar in der Reihenfolge von links nach rechts getroffen wurde[1]). Alle drei Tiere waren zuvor auf den Rücken gelegt worden. Das links gelegene Individuum beginnt soeben mit der Drehung des Kopfes in die Normallage, liegt sonst aber noch ganz, Kriechsohle nach oben gekehrt, auf dem Rücken. Das Tier in der Mitte zeigt den Vorderkörper schon in normaler Lage und Lokomotion, während der hintere Körperabschnitt noch in der Rückenlage ist. Es lässt zugleich die infolge dieser Körperverdrehung noch teilweise spiralige Windung der Kriechsohle erkennen. Das Tier zur Rechten endlich hat die Umkehr eben soweit beendet, dass nur noch am Analende die vorherige Rückenlage daran erkennbar ist, dass hier die Kriechsohle sich dem Boden noch nicht ganz angelegt hat. Kurzum, die Tiere zeigen sich, so oft man diesen Versuch auch wiederholen mag, ganz ausgezeichnet orientiert und gewinnen stets sehr rasch ihre Normallage wieder, wenn man sie in irgendeine andere wälzt. Stets aber erfolgen die gleichen, oben geschilderten Bewegungen des Kopfes beim Umkehrakte, und zwar wird dieser bald durch Rechts-, bald durch Linksdrehung in die Normallage gebracht.

Fragen wir uns nun aber, worauf denn dieses Orientierungsvermögen, dieser eigenartig regelmäßige Umkehrreflex des Kopfes zurückzuführen ist, so liegt es wohl am nächsten, an die dort befindlichen Ommatophoren und Taster zu denken, zumal ja Gesichts- und Tastsinn bei so vielen Tieren die Orientierung vermitteln. Diese Möglichkeit verliert aber an Wahrscheinlichkeit schon deshalb, weil die Kopfdrehung sehr oft schon erfolgt, noch ehe Taster und Augen zur Ausstülpung kommen und ehe überhaupt Kopf oder Nacken den Boden berühren. Sind indessen Fühler und Ommatophoren erst hervorgekehrt oder gar der Sohlenrand in Berührung mit dem Boden gekommen, so erfährt die Umkehrbewegung allerdings eine gewisse Beschleunigung. Dass aber diese Umkehr auch ganz unabhängig von Gesichts- und Tastsinn vor sich geht, beweist vor allem die Tatsache, dass auch Tiere, denen Tage zuvor Ommatophoren und Taster amputiert worden waren, den Umkehrreflex absolut sicher zeigten. So bieten auch die folgenden in dieser Richtung vorgenommenen Versuche, die wir gleich näher kennen lernen werden, keinen Anhalt für die entgegengesetzte Annahme, zeigen vielmehr, dass der Umkehr- bezw. Vertikalreflex des Kopfes auch unabhängig von jenen Sinnesorganen fortbesteht.

---

1) Alle Aufnahmen wurden bei Blitzlicht gemacht. Die Tiere befanden sich also während des Umkehraktes im Dunkeln!

Noch bliebe aber der Kontaktreiz zu berücksichtigen, der die Berührung des Bodens mit dem Rücken des Tieres begleitet und als auslösender Anstoß für die Umkehrbewegung und Senkung des Kopfes sehr wohl in Betracht kommen könnte. Dann müsste aber das seiner Augen und Taster beraubte Tier, so oft die Kriechsohle kontaktfrei, der Rücken aber mit der Unterlage in Berührung ist, den Kopf stets nach der Unterlage hin drehen, auch wenn sich das Tier sonst in der Normallage befände, d. h. Rücken oben, Sohle unten im Raume läge. Das aber ist, wie die folgenden Versuche zeigen, keineswegs der Fall.

Eine Platte sehr rauhen Kartons (als Kriechunterlage benutzt) wird dem normal liegenden Tier so auf den Rücken gelegt, dass es mit diesem an der Platte kleben bleibt und so in der Normallage (d. h. immer Rücken oben, Sohle unten!) gehoben wird (vgl. Fig. 4). Es sind also der Rücken in Berührung mit der Platte, die Sohle aber völlig kontaktfrei und zudem das Tier in der Normallage: Das Tier wendet sich trotz des Kontaktreizes im Rücken nicht der diesmal oben gelegenen Unterlage zu, sondern neigt den

Fig. 4 (Erkl. vgl. Text!).

Kopf wieder nach unten, d. h. der Erde zu, und zwar gewöhnlich so stark, dass es nach einiger Zeit herabfällt. Dieser Versuch wurde auch so angewandt, dass das Versuchstier nur zur Hälfte mit dem Rücken in einer schmalen gefalzten Papierrinne angeklebt wurde und zwar so, dass die orale Körperhälfte mit dem augen- und fühlerlosen Kopfe frei über das Ende dieser Rinne hinausragte, und ohne dass zwischen Papierrinne und Kriechsohle ein Kontakt stattfand. Die Rinne wurde um ihre Längsachse drehbar an einem Stativ befestigt und so mit dem Tier langsam in Bewegung gesetzt. Damit wird aber gleichzeitig das Versuchstier um seine Längsachse gedreht. Hierbei beantwortet das Tier jede Lageänderung mit der entsprechenden Drehung des freien Kopfendes in die Normallage. Es wendet indessen den Kopf auch bei diesen Versuchen der Unterlage zu, sobald der Sohlenrand auch nur ein wenig mit jener in Berührung kommt. Das also muss verhindert werden, führt uns aber gleichzeitig zu der Überlegung, dass der Drehreflex und die Senkung des Kopfes nach unten nur eintreten, solange die Kriechsohle kontaktfrei ist, dass sie andererseits aber nicht erfolgen, sobald dieser Kontakt vorhanden ist. Mit anderen Worten:

Das Freistehen der Kriechsohle ist der auslösende Reiz, der ihre Berührung mit einem Substrat begleitende

Kontaktreiz aber die physiologische Hemmung für jenen Umkehrreflex und die Senkung des Kopfes.

Dass dies aber in der Tat nicht anders sein kann, mögen die folgenden Versuche zeigen:

Lässt man *Limax agrestis* oder *Arion hortensis* auf der Kartonplatte in normaler Weise kriechen, so kann man die mit der Sohle fest an der Platte haftende Schnecke mit ihrer Unterlage in alle nur denkbaren Lagen (vgl. Fig. 5 und 6) bringen, ohne dass sich der Kopfdrehreflex einstellt. So sehen wir ja auch in der Natur die Tiere in allen möglichen Lagen umherkriechen. Bedeckt man

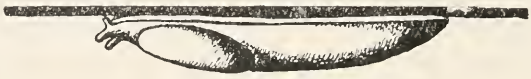

Fig. 5 (Erkl. vgl. Text!).

Fig. 6 (Erkl. vgl. Text!).

schließlich ein eben auf den Rücken gelegtes, augen- und tasterloses Tier noch vor Eintritt des Drehreflexes rasch von oben her so mit einer Glasplatte (Objektträger!), dass diese die Kriechsohle bedeckt (vgl. Fig. 7), so unterbleibt der Umkehrreflex des Kopfes nach der Bodenfläche (Kartonplatte!) hin sogleich, und das Tier kriecht, zwischen Kartonfläche und Glastafel in verkehrter Lage an der letzteren hin.

Diese beiden zuletzt beschriebenen Versuche zeigen somit wohl deutlich genug, dass der Umkehrreflex ausbleibt, sobald eine Berührung der stereotaktischen Kriechsohle mit

Fig. 7 (Erkl. vgl. Text!).

irgendeinem irgendwie im Raume gelegenen Substrat stattfindet. Der auf die Kriechsohle einwirkende Kontaktreiz ist also tatsächlich der hemmende Faktor, der den Umkehrreflex zur zeitweiligen Ausschaltung bringt, während umgekehrt das Fehlen jenes zum auslösenden Reiz für ihn wird.

Wenn es nun aber weder die ohnehin sehr primitiven Augen noch die Taster, noch überhaupt der allgemeine Tastsinn des Körpers ist, welche diese sich so sicher vollziehende Orientierung im Raume vermitteln, wenn ferner auch Tiere mit Augen und Tastern bei dem zuletzt erwähnten Versuche sich zwischen Karton- und Glasplatte ebenso benehmen, wie die schon erwähnten, so bleibt m. E. in der Tat nichts anderes übrig, als die Statocysten der Tiere dafür verantwortlich zu machen. Und für diese Annahme sprechen nicht nur die einzelnen Ergebnisse unserer Ver-

suche, sondern vor allem schon die Lagebeziehung jener Sinnesorgane zu Kopf und Fuß der Tiere. Simroth sagt (1907, p. 322) hierüber bezüglich der *Prosobranchier*: „Die Tatsache, dass das paarige Ohrbläschen vom Cerebralganglion innerviert und meist in die Nachbarschaft der Pedalganglien gerückt, weit von der Epidermis in das Innere des Körpers entfernt ist, deutet darauf hin, . . . dass es mehr Statocyste ist als Otocyste.“ Und weiterhin fragt der gleiche Autor: „Sollte nicht auch die Lagebeziehung zum Bewegungsorgan in gleichem Sinne zu deuten sein?“

Diese Frage Simroth's scheint durch unsere Versuche in bejahendem Sinne beantwortet zu werden, und das wäre ja für Statocysten als solche nichts Neues, denn schon mehrfach wurde ihre physiologische Bedeutung als Centren für die Lokomotion experimentell bewiesen. Für die *Pulmonaten* indessen stand dieser Nachweis bisher noch aus. Und so werden wir nicht fehl gehen, wenn wir bei den oben bezeichneten Nacktschnecken die reflektorische Aufrichtung der Tiere aus jeder zur Lokomotion ungeeigneten Lage in die Normallage als eine spezifische Funktion der Statocysten betrachten.

Wie aber liegen diese Verhältnisse bei den gehäusetragenden *Landpulmonaten*? Sicher sehr ähnlich, wie die folgenden Versuche erkennen lassen.

Lässt man eine Anzahl ihrer Ommatophoren und Taster beraubter Exemplare von *Helix pomatia*, Linn., oder *Helix hortensis*, Müll., auf ebener Tischplatte hinkriechen und wirft sie in irgendeine beliebige abnorme Lage um, also etwa so, dass das ausgestreckte Tier auf Seite oder Rücken zu liegen kommt, so benehmen sich die Tiere ganz ähnlich wie ihre gehäuselosen Verwandten. Sie ziehen zunächst auf den Reiz des Umwerfens hin den Kopf ein, um ihn gleich darauf, meist noch vor vollendeter Ausstülpung, in die Normallage zurückzudrehen. Dabei legen sie die Kriechsohle in ihrem oralen Abschnitt dem Boden an und ziehen den übrigen Körper samt Gehäuse in die normale Kriechlage nach. Die ausgestreckten Tiere also verhalten sich ganz so, wie die *Arion*- und *Limax*-Arten, wenn auch bei diesen der Mangel des Gehäuses die einzelnen Reflexe schärfer hervortreten lässt.

Wie aber steht es mit der Orientierung unserer Gehäuseschnecken, wenn sie, in ihrem Hause geborgen, in irgendeine beliebige Lage gerollt wurden oder von selbst rollten?

Ein Gehäuse mit dem Tier (*H. pomatia*) im Innern hat nur zwei stabile Gleichgewichtslagen, wenn es auf halbwegs ebener Fläche liegt, d. h. nicht in vielen Punkten gleichzeitig eine Stütze findet. Es kann einmal so liegen, dass es mit der Öffnung dem Boden zugekehrt ist (das ist die Normallage), ferner aber auch so, dass seine Öffnung nach oben zeigt (das ist die Ver-

kehrtlage). Auf rauhem Erdboden, im Rasen und dergleichen Orten kann aber das Gehäuse in alle möglichen Lagen gelangen, weil es da viel mehr Stützpunkte findet. Die Schnecke, die doch in der Natur leicht in diese oder jene Lage mit ihrem Gehäuse gerät, muss also das letztere aus jeder beliebigen Situation in die Normallage zurückzubringen wissen.

Fig. 8 (Erkl. vgl. Text!).

Fig. 9 (Erkl. vgl. Text!).

Fig. 10 (Erkl. vgl. Text!).

Setzen wir eine Anzahl Individuen von *H. pomatia*, L., so auf Plastolinfüße, dass wir das Gehäuse jedesmal in einer anderen Lage auf der Knetmasse festdrücken, so beobachten wir das Folgende: Ganz gleichgültig, wohin wir die Öffnung des Gehäuses gerichtet haben, drehen die Tiere gewöhnlich schon beim Hervorkriechen oder aber unmittelbar danach den Kopf in die Normallage, d. h. Rücken oben, Sohle unten. So verharren sie und suchen den Kontakt mit dem Boden zu gewinnen, was ihnen aber die Höhe der Plastolinfüße verbietet. Sie geraten schließlich in Kontakt mit dem eigenen Gehäuse oder dem Körper und versuchen dann gewöhnlich, daran von ihrem Sitz herabzukriechen, was ihnen natürlich infolge der Befestigung missglückt.

Unsere Photographien (Fig. 8—10) zeigen die Tiere in solchen

Situationen. In Fig. 8 stehen beide Gehäuse Öffnung nach vorn; das Tier rechts hat soeben das seine verlassen und den Kopf in der Normallage. In den folgenden Figuren sehen wir dasselbe Tier links, rechts ein anderes. Fig. 9 zeigt uns beide Tiere, Gehäuseöffnung nach oben gewandt, auf die Plastolinfüße gestellt: Das linke Individuum hat dieser Lageänderung schon Rechnung getragen und den Kopf in die Normallage gebracht, das Tier rechts (es ist weniger lebhaft) ist eben noch im Begriffe, dasselbe zu tun. Fig. 10 endlich zeigt dieselben Tiere, wieder in die frühere Lage (vgl. Fig. 8!) zurückgebracht: Das Tier links zeigt die Kopfdrehung schon vollendet und beginnt, am eigenen Körper herabzukriechen, sein Nachbar rechts (vgl. dessen Lage in Fig. 9!) ist eben noch dabei, den Kopf aus der ihm soeben aufgezwungenen Verkehrtlage in die Normallage zurückzubringen. Wir sehen also, dass auch diese Gehäuseschnecken, ungeachtet der Lage ihres „Hauses", wohl orientiert sind und den Kopf stets in die Normallage zu bringen wissen. Die Tiere regeln ihre Körperlage also schon beim Hervorkriechen aus dem Gehäuse und zwar auch nach erfolgter Amputation der Augenträger und Fühler. In dem Maße aber, wie sie dann den Körper strecken, senken sie Kopf und Vorderkörper nach dem Boden hin, wobei sie, wie schon erwähnt, gewöhnlich in Kontakt mit dem eigenen Gehäuse geraten. Sie zeigen also den Umkehrreflex auch in solchen Situationen recht deutlich. Weniger scharf tritt indessen der Vertikalreflex (d. i. die Kopfsenkung!) in jenen Lagen bei ihnen hervor. Und damit hat es folgende Bewandtnis: Die Lage der Tiere auf den Plastolinfüßen ist ebenso wie die ganze Versuchsanordnung in hohem Maße unnatürlich deshalb, weil das Gehäuse des betreffenden Tieres festklebt, also nicht, wie draußen in der Natur wohl stets, frei beweglich ist.

Legen wir nämlich ein Tier auf die ebene Tischplatte, aufgeschütteten Sand oder Kies in die „Verkehrtlage", so erfolgt der Drehreflex des Kopfes und dessen Senkung ganz ähnlich so, wie auf den Plastolinfüßen (s. o.), nur dass hierbei infolge der Beweglichkeit des Gehäuses auch die mit dem Auskriechen des Tieres und dem Leererwerden des Hauses Hand in Hand gehende Schwerpunktsverlagerung zur Geltung kommt. In dem Maße, wie sich das Tier beim Hervorkriechen aus dem verkehrt liegenden Gehäuse streckt (bezw. Kopf mit Vorderkörper mehr oder minder stark nach unten senkt), wird der Schwerpunkt allmählich so verschoben, dass Gehäuse und Tier in die jeweils neu geschaffene Gleichgewichtslage herumrollen, so lange, bis das Tier in irgendeiner Lage den Boden oder eine sonst geeignete Kriechunterlage berührt. Dann aber beginnt wieder der uns bekannte Aufrichtungsakt. Der Vertikalreflex findet also in jener Schwerpunktsverlagerung und dem nachfolgenden Umkippen des Gehäuses gleich-

sinnige Unterstützung. Das aber ist wohl auch der Grund für sein weniger augenfälliges Hervortreten bei unseren oben geschilderten Versuchen.

Abgesehen von den Besonderheiten, welche der Besitz des Gehäuses mit sich bringt, können wir also bei unseren beiden Gehäuseschnecken in ganz ähnlicher Weise Reaktionen beobachten, wie wir sie bei ihren gehäuselosen Verwandten, *Limax* und *Arion*, festgestellt haben. Und so erscheint mir auch bei ihnen der Schluss begründet, dass es die Statocysten sind, welche als Centren für jenen Umkehrreflex und die nachfolgende Senkung des Kopfes in positiv-geotaktischer Richtung zu betrachten sind, Reflexe, die beide ausgelöst werden durch das Freistehen der Kriechsohle, und die ein Kontakt derselben als Reflexhemmung ausschaltet. Denn alle auch sonst bei jenen Nacktschnecken eruierten Befunde wiederholen sich beim Experiment mit jenen *Helix*-Arten, abgesehen davon, dass sie als Tagestiere die negative Heliotaxis jener vermissen lassen. Sonst aber trifft auch alles das, was wir oben von Simroth bezüglich der Statocysten hörten, in jeder Hinsicht auch für sie zu.

Wir haben es bei den statischen Sinnesorganen dieser *Mollusken* also zu tun mit Sinnesapparaten, die neben einem Umkehrreflex auch einen positiv-geotaktischen Reflex auslösen zu dem Zweck, das Tier immer von neuem wieder „auf die Beine zu bringen“, wenn es seine Normallage verloren hatte. Wir sehen aber gleichzeitig auch, dass diese Normallage keine bestimmte Gleichgewichtslage, die etwa von den Statocysten reflektorisch erhalten werden müsste, ist, sondern sie ist diejenige Lage, in die das Tier gelangen muss, um in Lokomotion eintreten zu können. Sie hat bezüglich der Gleichgewichtserhaltung vor anderen beliebigen Körperlagen nichts voraus, denn das Tier vermag ja, einmal in Lokomotion, in jeder Lage zu kriechen, solange nur die Kriechsohle Kontakt behält. Das Umherkriechen der Tiere in jeder Lage im Raum an beliebig plazierten Gegenständen ist aber seinerseits nur möglich, wenn mit beginnender Lokomotion, d. h. mit der Herstellung des Kontakts zwischen Kriechsohle und Substrat, die Statocysten zur Ausschaltung gelangen. Geht ihm aber dieser Kontakt und damit die Lokomotionsmöglichkeit aus irgendeinem Grunde verloren, so treten die Statocysten wieder in Tätigkeit und stellen die zum Kriechen geeignete Lage von neuem her. Die Tiere sind also, solange nur die Vorbedingungen für die normale Lokomotion erfüllt sind, in der Tat an keine bestimmte Lage im Raume gebunden.

Indessen ist das Orientierungsvermögen der von uns untersuchten *Pulmonaten* mit den bis jetzt konstatierten Reaktionen noch nicht erschöpft, auch wenn wir vom Gesichts- und Tastsinn absehen.

Als ich eine Anzahl Gehäuseschnecken in einer großen Porzellanschale unter Wasser gebracht hatte, um sie dadurch zum Ausstrecken zu bewegen, fiel es mir auf, dass alle die Tiere am schräg ansteigenden Schalenrande sehr rasch ihren Weg nach oben fanden und so dem Wasser zu entgehen wussten. Durch diese dann noch öfter gemachte Beobachtung an meine Schaukelversuche (vgl. 1910, p. 488 und 1912, p. 310—325) erinnert, brachte ich zwei ihrer Fühler und Ommatophoren beraubte Exemplare von *Limax agrestis* unter Wasser auf das schräg gestellte Schaukelbrett (vgl. Fig. 11) und da krochen denn auch beide Tiere schnurstracks auf dem Brette nach oben, ja sogar der Lichtseite zu, die sie doch sonst gern meiden. Als dann das Brett langsam gewendet und damit die Anstiegrichtung verkehrt wurde, hielten beide Tiere sogleich im Marsche inne, hoben die Köpfe längere Zeit empor, um alsbald nach Berührung des Brettes mit dem Vorderrande der Kriechsohle und begonnener Lokomotion prompt umzukehren und in entgegengesetzter Richtung nach oben zu kriechen. So reagierten diese beiden Tiere nacheinander auf 12 Schaukeldrehungen prompt durch jedesmaliges Kopfheben und nachfolgende Umkehr und krochen stets nur aufwärts. Wurde das Schaukelbrett aber nur so weit gedreht, dass wohl der Anstiegswinkel, nicht aber die Anstiegsrichtung sich änderte, krochen die Tiere ruhig in der Anstiegsrichtung ohne Aufenthalt vorwärts. Die Erschütterung der Schaukel oder des Wassers konnte somit die Umkehr der Tiere nicht verursacht haben. Aber auch Augen und Taster fehlten ihnen. Ja, der folgende Versuch zeigt uns, dass selbst heile Tiere sich dieser Sinnesorgane zur Orientierung unter Wasser nicht bedienen.

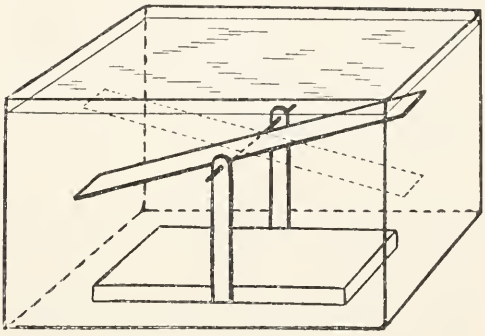

Fig. 11 (Erkl. vgl. Text!).

Sechs völlig heile Tiere, auf das zur Lichtseite hin schief ansteigende Schaukelbrett unter Wasser geworfen, kehren, ganz wie an der Luft, sich sogleich in die normale Kriechlage um und zeigen dabei alle von uns beobachteten Einzelheiten dieses Aktes. Keines der Tiere streckt indessen die Taster oder die Ommatophoren unter Wasser aus. Vier von ihnen kriechen bald nach

2) Diese Art, sich beim Falle unter Wasser aufzuhängen, konnte ich oft beobachten.

der Aufrichtung bergan, das fünfte Tier kehrt erst um, nachdem es ein kleines Stück (d. h. ca. 3—4 cm weit) bergab, also falsch, gekrochen ist. Die sechste Schnecke kriecht beharrlich in falscher Richtung, d. h. bergab, fällt dann vom Brett herab und bleibt mit einem Schleimfaden am Schaukelbrett hängen[2]). Bei der nun folgenden ersten Wendung des Brettes wenden fünf der Tiere gleich um und kriechen in der neuen Anstiegsrichtung vorwärts. Auch das sechste Individuum kehrt, kopfabwärts auf die Schaukel zurückgebracht, um und kriecht jetzt, den anderen gleich, bergan. Die zweite Wendung der Schaukel wird von allen sechs Tieren fast gleichzeitig richtig durch Umkehr beantwortet. Bei der dritten Umkehr des Brettes fallen zwei Tiere vom Brett, bleiben an Schleimfäden hängen, reagieren aber, auf die Schaukel zurückgesetzt, ebenso wie die übrigen Versuchstiere richtig. Die vierte Wendung der Schaukel wird wieder von fünfen der Tiere sogleich, vom sechsten erst nach 10 Minuten richtig durch Umkehr beantwortet. Das sechste säumige Tier hielt während dieser langen Zeit den Kopf über das Schaukelbrett erhoben und kehrte erst um, als es endlich in Kontakt mit der Unterlage und in Lokomotion eingetreten war.

Sehr erschwert werden diese Versuche (und nur darauf sind m. E. einzelne Misserfolge mit vielleicht ohnehin matten Tieren zurückzuführen) durch den starken Gewichtsverlust, den die Tiere unter Wasser erleiden, und der ihnen vor allem das Festhaften an der Unterlage recht schwierig macht[3]). Dann müssen ja aber auch alle die Vorbedingungen für die Lokomotion erst gegeben sein, ehe die Umkehr der Tiere in die neue Anstiegsrichtung erfolgen kann, und zu deren Verzögerung trägt das jedesmalige Kopfheben nach der Schaukelwendung stark mit bei. Kurzum, die Langsamkeit der Reaktionen wie überhaupt aller Bewegungen der Tiere unter Wasser gestaltet diese Versuche etwas zeitraubend.

Das aber gilt noch mehr von den gleichen Experimenten mit *Gehäuseschnecken* der von uns oben erwähnten Arten, die überhaupt zum Untertauchen im Wasser nur dann zu bringen sind, wenn ihr Gehäuse wenigstens annähernd luftfrei im Innern ist. Die Tiere sinken gewöhnlich nur dann unter, wenn man sie ins Wasser wirft zu einer Zeit, wo sie sich im Gehäuse verborgen halten. Dann aber reagieren sie ebenso wie jene Nacktschnecken, nur viel unbeholfener und langsamer wegen der Gehäuselast.

Wenn wir nun also unsere Beobachtungen über die Orientierung dieser Tiere unter Wasser zusammenfassen, so erkennen wir das Folgende:

---

3) Die Tiere benutzen unter Wasser häufig nur die orale Hälfte der Kriechsohle zur Lokomotion und heben die hintere empor.

1. Auch unter Wasser erfolgt der die normale Kriechlage herstellende „Umkehrreflex“, den wir an der Luft beobachten konnten, in ganz gleicher Weise.

2. Auch unter Wasser ist der Kontakt der vorderen Kriechsohlenhälfte mit der Unterlage die auslösende Vorbedingung für die Lokomotion der Tiere.

3. Während nach erfolgter, beim Kopfe beginnender Aufrichtung des Tieres in die Normallage an der Luft der Vorderkörper in positiv-geotaktischer Richtung gesenkt wurde, wird er im Wasser in negativ-geotaktischer Richtung von der Unterlage abgewandt.

4. Die negative Geotaxis kommt bei den Tieren unter Wasser vor allem auch während der Lokomotion zum Ausdruck dadurch, dass sie das Bestreben zeigen, stets bergan zu kriechen.

5. Die negative Heliotaxis der Tiere macht sich bei deren Orientierung unter Wasser in keiner Weise geltend.

6. Fühler und Ommatophoren werden unter Wasser nie ausgestülpt.

Was nun die biologische Bedeutung dieses eigenartigen Verhaltens der Tiere unter Wasser anbelangt, so haben wir es wohl ohne Zweifel zu tun mit einem Fluchtreflex. Die landbewohnenden Lungenschnecken haben m. W. keine Möglichkeit, unter Wasser zu atmen (eine Tatsache, die bekanntlich viel zum Abtöten dieser Tiere in ausgestrecktem Zustande benutzt wird). Darum müssen sie als typische und noch dazu so überaus schwerfällige Bodentiere sich wohl unbedingt gegen Überflutungen ihrer Aufenthaltsorte, wie sie bei Regengüssen doch so oft, wenn auch in kleinem uns nicht weiter auffälligen Maße vorkommen werden, zu schützen und auch das Vordringen in Wasserlachen zu vermeiden wissen. Vermöge der im Wasser negativen Geotaxis werden sie, wie in der Schüssel, auf der Schaukel, so auch in der freien Natur in den weitaus meisten Fällen ihren Weg aus dem Wasser herausfinden und dem Erstickungstode entgehen können. Gerade die unter Steinen, Laub u. dgl. lebenden Nacktschnecken werden oft in solche Lagen kommen. Und sie zeigen ja die negative Geotaxis unter Wasser auch in so ausgesprochenem Maße, dass ich es nicht unterlassen möchte, die oben geschilderten Versuche als Schulversuche zur Demonstration negativer Geotaxis zu empfehlen. Nicht nur die Einfachheit der Anordnung, sondern auch der Wegfall jeder besonderen Vorbereitung der Versuchstiere, wie z. B. der Blendung, die das Experimentieren bei den *Nepiden* so erschwert, macht sie besonders zu Demonstrationszwecken geeignet.

Wie aber haben wir nun diese Orientierungsvorgänge unter Wasser zu analysieren, wie lassen sie sich vereinbaren mit jenen, die wir bei unseren Versuchstieren an der Luft beobachteten? Sind es auch unter Wasser die Statocysten, welche die so zweckentsprechenden negativ-geotaktischen Richtungsbewegungen zur Auslösung bringen?

Wir sahen, dass sich die zur Aufrichtung der Tiere in die normale Kriechlage dienenden Reflexe, deren Auslösung wir den Statocysten zuschrieben, d. h. der Umkehr- und der positiv-geotaktische Reflex auch unter Wasser in genau der gleichen Weise vollziehen, wie an der Luft. Der durch sie erlangte Kontakt der Kriechsohle in ihrem oralen Abschnitt mit der Unterlage, der hier wie dort die Lokomotion einleitet, ließ nach der in der Folge zutage tretenden Unabhängigkeit der Tiere von einer bestimmten Lage im Raum zugleich den weiteren Einfluss der Statocysten an der Luft ausgeschaltet erscheinen. Im Wasser zeigen die Tiere nun aber nach begonnener Lokomotion bezüglich ihrer Lage im Raum die gleiche Unabhängigkeit, vermögen also auch hier beispielsweise an der Unterseite des Schaukelbretts oder an dessen Seitenkante (wenn auch unter Schwierigkeiten) umherzukriechen. Trotzdem aber nehmen sie unter Wasser, gleichviel in welcher Lage, doch stets ihren Weg in negativ-geotaktischer Richtung aufwärts, d. h. nach dem Wasserspiegel hin. Wir stehen also vor der Alternative, anzunehmen, dass entweder die Statocysten unter Wasser auch während der Lokomotion in Funktion bleiben, oder aber dass, wenn sie auch hier ausgeschaltet würden, jene negative Geotaxis von ihnen unabhängig ist. Wir stehen mit anderen Worten vor der Frage: Vollzieht sich die Orientierung der Tiere unter Wasser antikinetisch oder antityp?

Wenn aber diese negative Geotaxis wirklich antikinetischen Ursprungs, d. h. eine weitere besondere Funktion der Statocysten in besonderer Lebenslage des Tieres wäre, so ständen wir damit vor der immerhin eigenartigen Erscheinung, dass ein Tier, welches an der Luft nur positiv-geotaktisch reagiert (Kopfsenken!) auf einen besonderen äußeren Reiz (Kontakt mit dem Wasser?) hin durch die Vermittlung der Statocysten negativ-geotaktische Bewegungen (Kopfheben und Aufwärtskriechen!) ausführt, also direkt umgesteuert wird.

Indessen erfordert die sichere Beantwortung dieser Frage noch weitere Versuche und darum will ich auf die Analyse aller dieser Orientierungserscheinungen bei den genannten *Pulmonaten* noch einmal zurückkommen. Dann wollen wir auch die Orientierungsweise der wasserbewohnenden Schnecken und Muscheln einer genaueren Betrachtung unterziehen und an größeren, mir zurzeit leider nicht zugänglichen Formen der oben untersuchten Gattungen die opera-

tive Ausschaltung der Statocysten zur Ausführung von Kontrollversuchen probieren.

Hier kam es uns vorläufig vor allem auf die Feststellung an, dass bei jenen landbewohnenden *Pulmonaten* die Statocysten nichts mit der Gleichgewichtserhaltung zu tun haben, sondern augenscheinlich verschiedene besonderen Lebenslagen der Tiere entsprechende Reflexe auslösen. Wir würden sie vielleicht also zu betrachten haben als statische Sinnesorgane, die — ihre tatsächliche Mitwirkung in allen diesen Fällen vorausgesetzt — neben den uns schon von *Synapta* und *Arenicola* respektive *Nepa* her bekannten positiv- und negativ-geotaktischen Reflexen auch noch einen „Umkehrreflex" bewirken. Zu den von uns oben genannten Balance-, positiv- und negativ-geotaktischen Funktionen käme somit die reflektorisch sich vollziehende Umkehr des Tieres in die Normallage als neue Funktion der Statocysten noch hinzu.

Einen ebensolchen „Umkehrreflex" hat von Buddenbrock beobachtet und auf die Wirkung der Statocysten zurückgeführt. Nach diesem Autor sind nämlich die bei gewissen freibeweglichen *Pecten*-Arten entsprechend der Asymmetrie und Seitenlage der Tiere asymmetrisch ausgebildeten Statocysten nicht allein für die reflektorische Erhaltung des Gleichgewichts beim Schwimmen, sondern auch für die Umkehr dieser Muscheln aus der Verkehrtlage in die Normallage verantwortlich zu machen. Es wäre also auch bei diesen Tieren die Funktion der statischen Sinnesorgane eine mehrfache, nämlich eine Balance- und eine „Umkehrfunktion"[4]).

Eine weitere Statocystenfunktion, wie sie Becher (1909) für die betreffenden Sinnesorgane der *Synaptiden* annimmt, dürfte ihrem Prinzip nach theoretisch nicht ausgeschlossen sein. Es ist sehr wohl denkbar, dass ein spezifisch schwerer Statolith vermöge seiner Trägheit bei plötzlich eintretender passiver Fortbewegung respektive Lageänderung des Tieres durch Druck gegen die Statocystenwand und deren reizperzipierende Organe bestimmte Reflexe zur Auslösung bringt. Indessen müsste eine derartige Funktion erst noch experimentell erwiesen werden.

---

4) V. Bauer (Zool. Jahrb. Allg. Zool. 33. Vol., 1912, p. 148) ist der Ansicht, dass auch die Augen eventuell allein jenen Umkehrreflex auslösen, also für die Statocysten offenbar vikariieren können. Diese schon bei anderen Tieren beobachtete Übernahme statischer Reflexe durch die optischen Organe kann m. E. nur eine sekundär erworbene Funktion derselben sein, weil ja jeder Wechsel in der Körperlage zugleich mit einem bestimmten Wechsel der auf diese Sinnesorgane einwirkenden optischen Reize verbunden sein wird. So konnte sich auch bei ihnen eine orientierende Funktion herausbilden in Lebenslagen des Tieres, wo sonst nur Statocysten die Regulierung der Körperlage bewirkten, ja es erscheint nicht ausgeschlossen, dass sie bei gewissen Formen den statischen Sinnesapparaten ihre Funktion ganz abnahmen.

Dies gilt in gleicher Weise auch von der Annahme einer akustischen Funktion der Statocysten niederer Tiere, die wir erst dann als bewiesen gelten lassen können, wenn uns das Vorkommen von Tönen in der natürlichen Umgebung eines solchen Tieres nachgewiesen wird, auf deren Schwingungszahl solch einfache „Hörorgane" abgestimmt sind, d. h. mit anderen Worten deren Wahrnehmung für das Tier ein biologisches Bedürfnis ist. Das aber dürfte weder mit Glocken-, noch mit Pfeifentönen (mit denen man bisher experimentierte) der Fall sein, sondern doch höchstens mit natürlichen Geräuschen.

Wir sehen also, dass unsere bisherige Kenntnis vom Wesen solcher Sinnesorgane noch nicht genügt, um sie uns in allen ihren Funktionen verständlich zu machen, geschweige denn dass sie zu irgendwelchen Verallgemeinerungen berechtigt. Wir müssen vielmehr von Fall zu Fall entscheiden, welches die funktionelle Bedeutung solcher Sinnesorgane bei den verschiedenen Tieren ist, wenn wir deren vielseitigen Nutzen für ihre Träger und ihre jeweilige biologische Bedeutung ganz verstehen lernen wollen. Wohl aber mögen uns bei manchen statocystentragenden Tieren einzelne jener Funktionen in einer oder der anderen Kombination immer wieder begegnen und uns bestätigen, dass diese Organe gleicher oder ähnlicher Wirkungsweise ihren Ursprung gleichen respektive ähnlichen Bedürfnissen verdanken und in den verschiedenen Tierstämmen, ja bei einzelnen Vertretern einer Gattung, unabhängig voneinander aus biologisch-praktischen Gründen, d. h. im Kampfe des Tieres mit den äußeren Bedingungen seines Aufenthaltsortes, zur Ausbildung gelangten. Sie konnten da, wo das Orientierungsbedürfnis besonders hervortrat, zu komplizierten Mechanismen mit mannigfachen Funktionen werden, andererseits aber wieder verloren gehen, wo ein Wechsel in der Lebensweise (Übergang zu sessiler Lebensweise z. B. des Benthos) eintrat, der eine durch sie vermittelte Orientierung überflüssig machte. Wollten wir aber die betreffenden Sinnesapparate nach ihren Funktionen benennen oder gar einteilen, so wäre das, wie ich schon eingangs erwähnte, in den Fällen ganz unmöglich, wo, wie bei jenen *Pulmonaten* und *Pecten*-Arten die Funktionen der Statocysten den jeweils verschiedenen Bedürfnissen der Tiere entsprechend doch offensichtlich recht verschiedene sind, ihre Funktion sich also mit den Lebenslagen des Tieres ändert.

Die besondere Bedeutung solcher Sinnesorgane werden wir aber um so eher und sicherer ergründen, je eingehender wir deren Träger bezüglich ihrer biologischen Bedürfnisse untersuchen. Dann werden wir voraussichtlich erkennen, dass solche Organe allen denjenigen Tieren eigen sind, für die ein dauerndes oder zeitweises Innehalten einer bestimmten Lage, sei es während der Lokomotion oder im Zustande der Ruhe,

die sie auf andere Weise nicht (oder, wo vikariierende Sinnesorgane anderer Art vorhanden, nicht unter allen Umständen) zu erlangen vermögen, direkt oder indirekt zur Lebensbedingung wurde.

Andererseits aber wird uns eine genaue biologische Kenntnis solcher Formen wieder ermöglichen, diese nach gewissen übereinstimmenden Lebensbedingungen in Lebensgemeinschaften zu scheiden, denen diese oder jene Orientierungsform ein unabweisbares Bedürfnis ist, so dass wir umgekehrt, aus bestimmten biologischen Verhältnissen vielleicht Schlüsse ziehen dürfen auf ein mögliches Vorhandensein statischer Organe oder eines Ersatzmittels für solche, wie das bei vielen Tieren Lichtempfinden und Tastsinn sein können.

So leben beispielsweise eine Anzahl *Insektenlarven*, welche mit den *Nepiden* die Seichtwasserzone (vgl. Fig. 1) als Wohnort teilen, unter Existenzbedingungen, die den Besitz statischer Organe oder anderer Orientierungsmittel als ein notwendiges Posulat erscheinen lassen. Ich denke da vor allem an gewisse *Dipteren*-Arten, wie beispielsweise *Eristalis*, *Stratiomys*, *Tipula*, *Ptychoptera* u. a., die bezüglich ihrer Lebensbedürfnisse den *Nepiden* sehr nahe kommen, und andere, wie *Tabaniden* und *Ephemeriden*, deren Lebensweise in gewisser Hinsicht Anklänge an die der grabenden *Synaptiden* zeigt. Aber auch unsere Süßwassermuscheln, *Unionen* und *Anodonten*, führen wohlorientierte Bewegungen aus, die den Besitz der Statocysten auch bei ihnen wohl begründet erscheinen lassen. Kurz, meine bisherigen Untersuchungen dieser Formen haben mir unzweideutig schon das eine gezeigt, dass ihnen allen eine bestimmte Ruhelage zukommt, die gewöhnlich vom Schutz- und Atembedürfnis bedingt wird, und deren notwendige Bewahrung uns das auch bei diesen Tieren so stark hervortretende Orientierungsvermögen verständlich macht. Sie lassen ferner aber auch schon erkennen, dass nicht bei all diesen Formen die Orientierungsvorgänge an Statocysten gebunden sind. Nur bei einigen der erwähnten *Dipteren*-Larven finden sich (von den Statocysten der Flussmuscheln abgesehen) Sinnesorgane, deren Ähnlichkeit mit Statocysten kaum einen Zweifel an ihrer Funktion übrig lässt. Genaueres über die Orientierungsweise dieser eben erwähnten Formen werde ich mitteilen, sobald meine diesbezüglichen Untersuchungen ein abschließendes Urteil gestatten. Dann will ich auch versuchen, ob sich die verschiedenen Funktionen der Statocysten nicht nur der hier erwähnten, sondern auch der übrigen mit solchen Sinnesorganen ausgerüsteten Tiere, soweit diese überhaupt nur einigermaßen sicher festgestellt sind, nicht etwa unter die von uns oben definierten Möglichkeiten unterordnen lassen. Das aber erscheint mir nicht ausgeschlossen, wenn wir auch damit rechnen müssen, dass die Bedeutung der Statocystenorgane eine noch weitergehende sein kann.

Zitierte Schriften.

Baunacke, W., Abdominale Sinnesorgane bei *Nepa cinerea*. In: Zool. Anz., 35. Vol., 1910.

— Statische Sinnesorgane bei den Nepiden. In: Zool. Jahrb. Anat., 34. Vol., 1912.

Becher, S., Die Hörbläschen der *Leptosynapta bergensis*. In: Biolog. Centralbl., 29. Vol., 1909.

Bethe, A., Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. In: Festschr. R. Hertwig, 3. Vol., 1910.

Buddenbrock, W. v., Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. In: Sitzber. Heidelberg. Akad. d. Wiss., math.-naturw. Kl., Jahrg. 1911.

— Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere (*Arenicola* und *Synapta*). In: Biolog. Centralbl., 32. Vol., 1912.

Clark, H. L, The *Synaptas* of the New England Coast. In: Bull. U. S. Fish. Comp., 19. Vol., 1899.

Mangold, E., Gehörsinn und statischer Sinn. In: Handb. d. vergl. Physiol. von H. Winterstein, 4. Vol., Jena 1912.

Simroth, H., *Mollusca*. In: Bronn's Kl. u. Ordn. d. Tierreichs, 3. Vol., II. Abt., 1907.

Verworn, M., Gleichgewicht und Otolithenorgan. In: Arch. ges. Phys., 73. Vol., 1891.

Oskar Hertwig. Allgemeine Biologie.

4. umgearbeitete und vermehrte Auflage. Gr. 8. XVIII und 787 S. 478 teils farbige Abbildungen. Jena. Gustav Fischer. 1912.

Seitdem sich Herr H. entschlossen hat, sein in 2 Bänden erschienenes Lehrbuch „die Zelle und die Gewebe" in zweiter Auflage in neuer Bearbeitung unter dem Titel „Allgemeine Biologie" herauszugeben, hat die Gediegenheit seines Inhalts und die dadurch gerechtfertigte Beliebtheit immer wieder neue Auflagen erforderlich gemacht, von denen jetzt (das ursprüngliche Werk mitgerechnet) die vierte vorliegt. Wie es die Forschungsrichtung des Verfassers mit sich bringt, ist darin die morphologische Seite der Wissenschaft von den Lebewesen in erster Linie berücksichtigt. Dass aber auch das eigentlich Physiologische nicht vernachlässigt ist, zeigt sich u. a. in den Zusätzen, durch welche diese neueste Auflage bereichert worden ist. Sie betreffen u a. die Wirkungen der β- und γ-Strahlen auf pflanzliche und tierische Gewebe, namentlich auf Eier und Samenfäden, die Chemotherapie und die Hormone. Andere Zusätze und Neubearbeitungen beziehen sich auf das Überleben der Gewebe, auf die Deckglaskultur, die Geschlechtsbestimmung, die Lehre von den Chondriosomen, des Dimorphismus der Samenfäden, den Heterochromosomen, den Pfropfbastarden, der sekundären Geschlechtscharaktere, der Vererbung erworbener Eigenschaften.

Die Darstellung ist im allgemeinen die gleiche wie in den früheren Auflagen; an manchen Stellen wurde der Text gekürzt, um Platz für die neuen Zusätze zu gewinnen. Trotzdem musste der Umfang um 4 Bogen vermehrt werden. Die Zahl der Figuren ist auf 478 vermehrt worden (in der dritten Auflage waren es 435). Wegen der Charakterisierung des ganzen Werkes können wir auf das bei den früheren Auflagen Gesagte verweisen. **R.**

Berichtigung.

In meiner Abhandlung über Hildegard, Heft 5, S. 288, Zeile 4—6, muss es heißen:

Die Eier, die sie „gleich den Vögeln hervorbringt," beziehen sich auf die Kokons, welche heute noch „Ameiseneier" genannt werden.

Verlag von Georg Thieme in Leipzig, Rabensteinplatz 2. — Druck der k. bayer. Hof.- und Univ.-Buchdr. von Junge & Sohn in Erlangen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1913

Band/Volume: 33

Autor(en)/Author(s): Redaktion Biologisches Centralblatt

Artikel/Article: Diverse Berichte 427-452