

Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion.

II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken.

Von Dr. W. Baunacke.

I. Assistent am Zoologischen Institut Greifswald.

(Mit 7 Figuren.)

(Schluss.)

Noch hätten wir nun zu untersuchen, ob nicht die chemischen Sinne des Tieres irgendwie zu dessen Orientierung unter Waaser beitragen. Dazu bedarfes aber einer entsprechenden Reizquelle, d. h. einer solchen, die auch richtende Wirkung auszuüben vermag. Die wäre indessen vielleicht gegeben in der Verstärkung der Konzentration des im Wasser gelösten Sauerstoffes nach dem Wasserspiegel hin, wenn auch die Differenzen zwischen unteren und oberen Schichten bei so relativ geringen Wassermassen, wie sie hier für uns in Betracht kommen, verschwindend geringe sein müssen. Das Versuchstier würde also, unter Wasser gebracht, vielleicht dem nach oben hin zunehmenden Gehalt des Wassers an gelöstem Sauerstoff nachkriechen können, um dem Erstickungstode im Wasser zu entgehen. Haben wir schon oben gesehen, dass die Tiere ihren Weg z. T. auch aus Erdöl, Paraffinum liquidum u. a. Substanzen prompt nach oben finden, so zeigt uns der folgende Versuch, dass jene Vermutung tatsächlich hinfällig ist.

Bringen wir nämlich eine Anzahl heiler und auch unvollkommen geköpfter Individuen von *Limax agrestis* in dem von Deibel (1910, p. 29) beschriebenen Apparat in stundenlang ausgekochtes sauerstoffreies Wasser, über dem dann im festverschlossenen Kolben eine Stickstoffatmosphäre lagert, so kriechen die Tiere dennoch nach oben. Und zwar erfolgt unter diesen Bedingungen (der Versuch wurde häufig wiederholt) die negativ-geotaktische Reaktion auffallend rasch und exakt. Die Tiere kriechen aus dem Wasser heraus in die Stickstoffatmosphäre, wo sie absterben, wenn man sie nicht zuvor befreit. Wieder ins Wasser zurückgespült, kriechen sie von neuem aus diesem heraus empor, so lange sie nur noch lebensfähig genug sind. Die Bedingungen, wie sie in diesem Versuche gegeben sind, schließen aber eine nach dem Wasserspiegel hin sich verstärkende Sauerstoffkonzentration aus, da einmal das Wasser und ferner auch die über ihm lagernde Atmosphäre frei sind und auch frei gehalten werden von atembarem, chemisch nicht gebundenem Sauerstoff, der sich im Wasser lösen könnte. Wie ich oben bereits kurz andeutete, zeigen sich die Tiere aber auch in nicht atembaren reinen Gasen (z. B. Wasserstoff) negativ-geotaktisch. In einem um eine Querachse schaukelbaren Glaszylinder, durch den lange Zeit Wasserstoff geleitet wurde, schlugen *Limax agrestis* und *Arion hortensis*, mit denen in diesem Falle

experimentiert wurde, stets den jeweiligen Weg nach oben ein. Auch hier kann natürlich von einer Mitwirkung der Lösungskonzentration atembaren Sauerstoffs bei der Orientierung nicht die Rede sein. Ein anderes chemisches Moment, das adäquate Reize für die rezipierenden Organe des Geschmack- resp. Geruchsinnes abgeben und orientierend wirken könnte, kommt aber nicht in Frage. Also scheiden auch die chemischen Sinne als Vermittler dieses Orientierungsvermögens in negativ-geotaktischer Richtung aus der Reihe der in Betracht kommenden Faktoren aus.

Wenn es also weder der Lichtsinn, noch eine der zahlreichen von uns bisher betrachteten Modifikationen des Tastsinnes noch auch ein chemischer Sinn sein können, welche diese Orientierung vermitteln, so bleiben nur noch zwei Möglichkeiten übrig, nämlich einmal die m. E. von vornherein unwahrscheinliche, dass eine solche Orientierung auch antityp, also ohne Vermittlung von Nerven und Sinnesorganen, vor sich gehen kann, ferner aber, dass die jenen Reflex auslösenden Impulse von den Statocysten der Tiere ausgehen. Damit kommen wir zu Versuchen, die wir an vollständig dekapitierten Tieren sehr oft stets mit dem gleichen Erfolge wiederholt haben.

Wir sahen schon oben, dass den Exemplaren von *Limax agrestis*, die wir unvollkommen dekapitiert, d. h. denen wir den Kopf nur bis dicht zum Ganglienring hin amputiert hatten, die negativ-geotaktische Reaktionsfähigkeit erhalten blieb. Ja, ein so behandeltes Exemplar derselben Schnecke kroch über Nacht aus einem wassergefüllten Gefäß, in das es versenkt worden war, heraus, ein Stück Wegs über den Tisch hinweg und an einem Terrarium empor, an dessen innerem oberen Rande es sich ein feuchtes Ruheplätzchen gesucht hatte. Wenn also nur der Ganglienring und gleichzeitig mit ihm die Statocysten am Körper verbleiben, so wird das Orientierungsvermögen der Tiere in negativ-geotaktischer Richtung keineswegs gestört. Wenn wir hingegen unseren Versuchstieren den Kopf mit dem Schlundring abnehmen, d. h. den trennenden Schnitt etwa am Vorderrande des Mantels so durch den gestreckten Körper führen, dass der ganze Ganglienring nebst den ihm eng anliegenden Statocysten mit dem Kopfe vom Körper entfernt wird, so bleiben zwar die lokomotorischen Wellen der Sohle, sowie ein gewisses Lokomotionsvermögen des restierenden Körpers erhalten, allein die negativ-geotaktischen Reaktionen fallen aus. Auch scheint die Sohle die Fähigkeit der Ausbreitung auf der zu bekriechenden Fläche mit Amputation des Ganglienringes einzubüßen, denn sie erscheint stark verschmälert und unfähig fester Adhäsion am Substrat. Künkel (1903) glaubt, diese Verschmälerung, die er bei ähnlichen Versuchen an der Sohle beobachtete, auf mangelnde

Schwellbarkeit infolge des starken Blutverlustes beim Durchschneiden des Körpers zurückführen zu müssen. Indessen verharret die Sohle an dem Körperabschnitte, dem bei der Teilung der Schlundring zufiel, in ihrer Breite und normalen Lokomotionsfähigkeit, obwohl hier doch Schnittwunde und Blutverlust dieselben sind. Und so ist wohl der Verlust der Ganglien um so eher als Grund für diese Verschmälerung der Sohle zu betrachten, als wir am geköpften Körper auch ein leichtes Umfallen, wie überhaupt eine starke Verlangsamung und Unsicherheit der Lokomotion in diesem Zustande erkennen. Anders als die kopflosen Körper, deren einer in einer Minute seine eigene Länge zurücklegte, verhalten sich die amputierten Köpfe, bei denen Ganglien und Statocysten verblieben. Wir sahen schon oben, dass die vordere Hälfte einer *Limax agrestis* L., sowohl auf der Schaukel wie auch sonst, ganz so, wie wir das von normalen Tieren kennen, reagierte. Aber auch nicht zu dicht hinter dem Ganglienring vom Körper getrennte Köpfe zeigen unter Wasser noch deutlich negativ-geotaktische Tendenz und ein relativ wenig beeinträchtigtes Lokomotionsvermögen. So kroch ein abgeschnittener Kopf vom Boden eines 1,5 cm hohen mit physiologischer Kochsalzlösung gefüllten Glasschälchens noch bis in halbe Höhe der lotrechten Wandung empor. In jedem Falle aber behält stets nur derjenige Körperabschnitt ein unverkennbares Orientierungsvermögen in negativ-geotaktischer Richtung bei, dem nach Durchtrennung des Tieres der Schlundring mit den Statocysten verblieb. Dem der Ganglien und Statocysten beraubten Körperrest aber geht, und sei er noch so groß und noch so gut zur Lokomotion befähigt, jenes ganz und gar ab.

Die solchen Versuchen folgende Sektion der betreffenden Körperabschnitte bestätigte diesen Befund in allen Fällen.

Der Verbleib der Ganglien und der unmittelbar mit ihnen verbundenen Statocysten an diesem oder jenem Teile des durchschnittenen Körpers ist also von ausschlaggebender Bedeutung für die Erhaltung des Orientierungsvermögens.

Daraus geht aber zugleich auch hervor, dass die negativ-geotaktischen Reaktionen sich nur antikinetic, also nur durch Vermittlung der Ganglien, vollziehen können.

Zur Auslösung solcher Reflexe gehören aber neben dem reizumformenden Zentralorgan insbesondere reizrezipierende, also Sinnesorgane, die ihre adäquaten Reize im vorliegenden Falle, wo es sich um gerichtete Bewegungen handelt, von einer richtenden Kraft empfangen müssen. Organe solcher Art aber sind neben denen, die wir bereits experimentell ausgeschaltet haben, auch vor allem die Statocysten der Tiere, die, den Pedalganglien aufliegend und

vom Hirn aus innerviert, ihre richtenden Reize der überall und jederzeit wirksamen Beschleunigung der Erdschwere verdanken und in jeder Körperlage die Lotrechte als Richtungskonstante fixieren, auch unter Bedingungen, wo, wie wir sahen, alle anderen uns bekannten Sinne versagen müssen. Und so erscheint es wohl sicher, dass es von ihnen ausgehende Impulse sind, welche die negativ-geotaktisch gerichteten Bewegungen der Versuchstiere bewirken, Reaktionen, welche mit der Entfernung dieser Organe und der eng mit ihnen verbundenen Ganglien, wie wir oben sahen, ausfallen.

Wir hatten weiterhin aber auch neben jenem negativ-geotaktischen einen Umdrehreflex, eine reflektorische Selbstwendung der Tiere beobachtet und gesehen, dass ein auf den Rücken geworfenes Tier (vgl. Fig. 1) immer zuerst den die Statocysten beherbergenden und die Lokomotion einleitenden oralen Körperabschnitt, den Kopf also, in die Normallage dreht und dann erst im Vorwärtskriechen die übrige Masse des Körpers allmählich nachzieht. Wir hatten auch konstatiert, dass dieser Reflex sich unter völligem Lichtabschluss noch ebenso wie bei diffussem Licht oder einseitigem Lichteinfall vollzog, Lichtreize also keinerlei Anteil an seiner Auslösung haben konnten. Wir hatten ferner auch schon festgestellt, dass dieser Umdrehreflex ebensowohl unter Wasser wie an der Luft zu beobachten ist. Lassen wir aber unsere Versuchstiere in einer spezifisch gleichschweren Zuckerlösung schweben, wobei wir nur darauf achten müssen, dass nicht etwa in der Lungenhöhle eingeschlossene Luftmengen die Tiere mechanisch, also ganz passiv in einer der Normallage ähnlichen stabilen Gleichgewichtslage erhalten, sondern dass vielmehr die Tiere wagerecht ausgestreckt schwebend im indifferenten Gleichgewicht verharren, so oft man sie auch dreht und wendet, so zeigt sich das Folgende: Wir mögen die frei in der Lösung schwebenden Tiere durch vorsichtige Bewegungen des Mediums in diese oder jene Verkehrt- oder Seitenlage bringen, so oft uns das gefällt, immer erfolgt prompt sogleich die Kopfdrehung in die Normallage. Und zwar windet sich das ganze Tier hier schließlich fast schraubenähnlich, wenn wir es immer von neuem in seine vorherige Verkehrtlage zurückzubringen suchen. Der Umdrehreflex erfolgt also auch dann, wenn die Wirkung der Schwere auf den Körper als Ganzes durch das gleichdichte Medium aufgehoben wird. Äußere und innere Berührungsreize (Muskelsinn!) kommen also für die Auslösung des Umdrehreflexes nicht in Frage, weil unter den Bedingungen, wie sie in jenem Experiment gegeben sind, entsprechende Reize mit richtender Wirkung wegfallen. Einmal sind die Berührungsreize des Tieres mit der Flüssigkeit allseitig die gleichen, für den Muskelsinn aber fehlt die richtende Kraft, die Schwere. Auch vom hydrostatischen Druck als reizerzeugender

Kraft können wir ebenso wie von etwaigen chemischen Reizen ohne weiteres absehen, da jener Umdrehreflex ja ebensowohl in Luft und Wasser, wie auch in diversen anderen Gasen und Flüssigkeiten erfolgt.

Bei völliger Dunkelheit im gleichdichten Medium schwebend, unter Ausschaltung jedweder richtender Einflüsse äußerer Kräfte, d. h. also unter Bedingungen, wie sie unser Versuch bot, vermag das Tier dennoch die Umdrehreaktion, dennoch bestimmt gerichtete Bewegungen auszuführen und damit eine bestimmte Lage im Raum einzunehmen und innezuhalten, so oft es diese, äußerem Zwange folgend, vorübergehend hatte aufgeben müssen. Wie ist das aber möglich? Nur dadurch, dass im Körperinnern — unberührt durch die Aufhebung der Schwerkraftwirkung für den Körper als Ganzes im Medium der gleichen Dichte — im Hohlraume der Statocysten, da, wo in spezifisch leichter Statolympe die spezifisch schweren Statokonien unberührt von äußeren Einflüssen dem Gesetze der Schwerkraft folgen und, nach unten sinkend, richtende Reize hervorbringen. Also die Statocysten vermitteln auch hier das Orientierungsvermögen, die Fähigkeit der Tiere, aus Verkehrtlage in Normallage umzuwenden. Von ihnen ausgehende Impulse lösen also, wie es scheint, auch jenen Umkehrreflex aus.

Machen wir, wie oben bei der negativ-geotaktischen Reaktion unserer Versuchstiere, auch hier die Probe aufs Exempel!

Bringen wir ein in der schon oben (p. 378) beschriebenen Weise unvollkommen dekapitiertes *Limax*-Exemplar, sei es in jener gleichdichten Zuckerlösung, sei es im Trockenen, in Rückenlage, so wendet es sich, wie sonst, aus der Verkehrtlage in die normale Kriechlage um. Schneiden wir indessen ein heiles oder wie vorstehend behandeltes Tier in zwei gleiche Hälften, die wir in Rückenlage wälzen, so bleiben beide Teile zwar lokomotionsfähig (vgl. o. p. 377), aber nur die vordere Hälfte führt prompt den Umdrehreflex aus, so oft wir sie in Verkehrtlage bringen. Die hintere Hälfte bleibt, in Verkehrt- oder Seitenlage gebracht, völlig indifferent liegen und macht nicht den leisesten Versuch zur Aufrichtung in Normallage, ob auch die lokomotorischen Kontraktionswellen nach wie vor über ihre Sohlenfläche dahinziehen. Nur, wenn wir sie aufrichten, bewegt sie sich auf geeignetem Substrat automatisch vorwärts. Trennen wir schließlich die Köpfe mehrerer Tiere so von deren Körper, dass ihnen Ganglien und Statocysten eben noch mit zufallen, so versuchen solche Ganglien und Statocysten bergen den Köpfe, in Verkehrt- oder Seitenlage gelegt, sogleich, sich wieder aufzurichten. Wohl gelingt es nur hin und wieder einmal dem oder jenem von ihnen, den Umdrehreflex (dessen Ausführung natürlich durch die arge Verstümmelung der Kriechsohle fast unmöglich

wird) zu vollendeter Ausführung zu bringen und auch wirklich die Normallage wieder zu erreichen, im allgemeinen aber gelingt das um so sicherer, je größer die Fläche der Kriechsohle ist, über die der amputierte Kopf noch verfügt.

Die Tendenz zur Selbstwendung aber tritt an den Bewegungen solcher Köpfe stets deutlich und scharf hervor, während der restierende Körper auch hier völlig indifferent in der Lage verbleibt, in die man ihn brachte, wenn er nicht etwa passiv auf die Seite sinkt.

Also auch der Umdrehreflex, d. h. die reflektorische Selbstwendung der Tiere, erscheint an Ganglien und Statocysten gebunden und geht dem Teile des Körpers bei der Teilung verloren, der diese Organe einbüßte. Wenn aber dem entgegen gehalten werden könnte, dass ja auch die bekannte charakteristische Selbstwendungsreaktion der Asteriden offenbar keine geotropische Reizwirkung darstellen kann (cf. Kafka, 1913, p. 64), weil sich die Tiere sogar dann umkehren, wenn sie in der Ventrallage frei suspendiert werden, die Reaktion somit vielmehr lediglich auf positive Thigmotaxis zurückzuführen ist, so sehen wir, dass bezüglich der hier untersuchten Form (*Limax agrestis*) eine solche Vermutung hinfällig sein muss. Einmal beobachteten wir nämlich schon gelegentlich unserer früheren Untersuchungen (1913, p. 439), dass eine mit dem Rücken einem rauhen Kartonblatt anklebende und so in Normallage (= Ventrallage) gehobene *Limax* sich nicht der über ihr befindlichen Kartonplatte zuwendet, so lange sie diese nicht zufällig mit der Sohle berührte, sondern den der Fühler und Augen beraubten Kopf positiv-geotaktisch krümmt, bis sie herabfällt. Ferner aber unterbleibt die Umdrehreaktion bei heilen Tieren sowohl, wie bei unvollkommen dekapitierten dann, wenn wir sie im gleichdichten Medium in Normallage schweben lassen und sie nicht künstlich durch Bewegung der Flüssigkeit in Seiten- resp. Verkehrtlage brachten, wie das oben (p. 382) geschah. In solcher Situation bemerken wir am Versuchstier wohl öfter, ganz so wie bei Benutzung der Kartonplatte, eine positiv-geotaktische Krümmung des Vorderleibes nach unten, welche infolge der dadurch bedingten Veränderung der Massenverteilung zu einer Kippung des Tieres führen muss, im übrigen aber nicht mit der so charakteristischen Selbstwendung zu verwechseln ist.

So sind es in der Tat wohl auch in diesem Falle nur die Statocysten, welchen jener statische Reflex, der hier als Umdrehreflex in Erscheinung trat, seinen Ursprung verdankt.

Unser allerdings recht umständlicher Weg der Untersuchung führte uns somit zur Erkenntnis eines augenscheinlich unmittelbaren Zusammenhangs zwischen Statocysten und Schlundring auf der einen und negativ-geotaktischem, bezw. Umdrehreflex auf der anderen Seite. Schon oben aber bemerkte ich, dass der andere

kürzere und im Falle des Gelingens physiologisch allerdings wohl einwandfreiere Weg, nämlich die Statocysten zu exstirpieren und ihren Anteil an den besprochenen Reaktionen am event. Ausfall derselben zu erweisen, ungangbar ist. Es ist bekannt, dass die Statocysten unserer Pulmonaten tief im Körperinnern verborgen den Pedalganglien aufliegen und vom Cerebralganglion aus innerviert werden. Ihre Verbindung mit letzterem, d. h. der Nervus staticus, wäre also, um sie auszuschalten, lediglich zu durchschneiden. Wer die Verhältnisse kennt, wird zugeben, dass solches Unterfangen von vornherein aussichtslos erscheint und selbst im Falle des Gelingens das Tier doch so geschädigt werden muss, dass nicht daran zu denken ist, sichere Schlüsse aus seinen Reaktionen zu ziehen. Was aber eine solche Operation vollends unmöglich macht, ist der stete Wechsel in der Lage des ganzen Ganglienringes je nach dem Grade der Kontraktion oder aber der Hervorstülpung von Schnauze und Schlund des Versuchstieres. Bewirkt doch schon jede leise Verletzung nicht nur eine überaus störende starke Schleimabsonderung, sondern auch eine mit der starken Kontraktion Hand in Hand gehende Verschiebung des ganzen Schlundkopfes bald hierhin bald dahin, die es ganz unmöglich macht, die einem Erfolg versprechenden operativen Eingriffe günstigste Stelle zu bestimmen und festzuhalten. Nach dem Scheitern aller dahin zielenden Versuche gab ich darum schließlich diesen Weg auf, und das um so eher, da ja die oben beschriebene vollständige Dekapitation ihrem Erfolge nach der Statocystenexstirpation gleichkommen muss.

Ganglien und Statocysten allein scheinen nach alledem notwendig, um dem Tiere ein Orientierungsvermögen im oben dargelegten Sinne zu vermitteln. In deren Besitz nur vermag es bestimmt gerichtete Bewegungen auszuführen und den Körper aus Verkehrtlage in die normale Kriechlage umzuwenden. Die Statocysten also treten uns auch hier als Sinnesorgane entgegen, welche unter bestimmten Verhältnissen die motorischen Erfolgsorgane in bestimmter Weise in ihrer Wirkung beeinflussen. Ob ihnen hier auch unter normalen Bedingungen bei der Bewegung eine regulatorische Funktion, d. h. ein Einfluss auf den Tonus der Körpermuskulatur zukommt, soll uns hier nicht weiter beschäftigen. Ihre Beteiligung an den von uns betrachteten Reaktionen vorausgesetzt, würden sie die motorischen Erfolgsorgane dahin beeinflussen, dass aus deren Tätigkeit das eine Mal die verloren gegangene Normallage (Umdrehreflex!), das andere Mal aber eine bestimmt gerichtete Fluchtbewegung (negativ-geotaktischer Reflex!) resultiert. Weder der negativ-geotaktische Fluchtreflex noch der Umdrehreflex können aber antitype Reaktionen sein, weil sie mit dem Verluste der Statocysten und Ganglien ausfallen. Unsere früheren Untersuchungen (cf. 1913, p. 440) zeigten uns schon — und diese neueren bestätigen

es —, dass wir für den Umdrehreflex das Freistehen der Kriechsohle als auslösenden Reiz, als Hemmung aber deren Kontakt mit einem irgendwie im Raume gelegenen Substrat betrachten müssen, dass die negativ-geotaktische Fluchtreaktion aber ausgelöst wird durch eintretende Atemnot und gehemmt durch Befriedigung der respiratorischen Bedürfnisse. Dass im letzteren Falle tatsächlich nur Atemnot als auslösender Faktor in Betracht kommen kann, geht schon daraus hervor, dass unsere Lungenschnecken nicht nur im Wasser, sondern auch in nicht atembaren Gasen (z. B. Wasserstoff) negativ-geotaktische Bewegungen ausführen. Ja, sie tun das schon, wenn man sie im luftgefüllten, luftdicht verschlossenen Zylinderglase gefangen hält. Hier suchen sie, sobald der Sauerstoffmangel fühlbar wird, immer von neuem die höchste Stelle auf, wie man den Zylinder auch umkippen mag. Bei allen Versuchen dieser Art erfolgen die negativ-geotaktischen Reaktionen um so präziser, je sauerstoffärmer das umgebende Medium ist und je mehr sich das Atembedürfnis geltend macht.

Die Statocyste ist nach Simroth (cf. 3. Bd., p. 205) das einzige Sinnesorgan, das fast unverändert durch die Reihe der Pulmonaten hindurchgeht, und so dürfen wir auch wohl erwarten, dass Reflexe ähnlich den von uns oben als statische charakterisierten in der Tat eine weite Verbreitung bei diesen Tieren finden und von großer biologischer Bedeutung für sie sein müssen. Und tatsächlich zeigt uns eine genauere Beobachtung der Lebensweise schon bei unseren bekannten einheimischen Formen, dass bestimmt gerichtete Bewegungen im Leben dieser, aber auch anderer Statocysten tragender Mollusken immer wiederkehren und eine recht wichtige Rolle spielen. Immer wieder aber sind es auch hier Umdrehreflexe, die das verkehrt liegende Tier in eine zur Lokomotion geeignete, sonst aber meist beliebige Lage bringen, oder aber Fluchtreflexe, die je nach den Lebensbedürfnissen der jeweiligen Form als negativ- oder positiv-geotaktisch gerichtete Bewegungen in Erscheinung treten.

So konnte im Verlaufe zahlreicher Versuche sowohl jene reflektorische Selbstwendung wie auch die negativ-geotaktische Fluchtbewegung bei allen zum Vergleich herangezogenen unbeschalten und beschalten Landlungenschnecken festgestellt werden. *Limax arborum* Bouch., *L. laevis* Müll., *Ariou hortensis* Fér. und *A. empiricorum* Fér., *Arionta arbustorum* L., *Tachea hortensis* Müll., *T. nemoralis* L., *Helicogena pomatia* L., *Helix ericetorum* Müll. reagierten ganz ähnlich wie die oben eingehend untersuchte *Limax agrestis* L. Inwieweit die Last des Gehäuses bei den beschalten unter diesen Formen Modifikationen jener Reflexe bedingt, habe ich bereits in der früheren Arbeit dargelegt. Wenn wir uns in folgendem aber zu kurzer Betrachtung der zum Teil allbekannten und oft beschrie-

benen Lebensweise noch einiger anderer heimischer Mollusken wenden, so geschieht dies nur, um zu zeigen, dass wir den oben beschriebenen sehr ähnliche Reflexe auch bei Formen mit anders gearteter Lebensweise wiederfinden. Es wird sich zeigen, dass auch ihnen bestimmt gerichtete Bewegungen zukommen, die in einem ganz bestimmten Verhältnis zur Schwerkraftrichtung stehen.

Sehen wir uns mit Bezug hierauf zunächst einmal diejenigen unserer Lungenschnecken näher an, für die das Wasser der normale Aufenthaltsort ist, der ihnen Nahrung und Schutz bietet und in dem sich auch ihre Fortpflanzung vollzieht.

Es ist bekannt, dass der Grad der Anpassung an das Leben im Wasser bei unseren Wasserlungenschnecken ein recht verschiedener ist. *Limnaeus stagnalis* L. ist da beispielsweise weit mehr auf Luftatmung angewiesen als *Planorbis cornuus* L. Und so beobachten wir, wie auch H. Walter (1906)²⁾ berichtet und jedem Beobachter dieser Tiere auffallen wird, dass beide Arten in regelmäßigem Wechsel zwischen Wasserspiegel und Wassertiefe hin- und herpendeln, um dort ihrem Atembedürfnis zu genügen, hier ihrer Nahrung nachzugehen. Mit Luft beladen sind sie beide zu leicht, um sich einfach untersinken lassen zu können. Sie kriechen deshalb mit ihrem Atemvorrat stets nach unten und halten dort um so länger aus, je sauerstoffreicher das Wasser ist. Schließlich aber müssen sie doch wieder zu neuem Atmen nach oben. Zwei Mittel sind ihnen hierfür verfügbar. Sie vermögen, passiv dem Auftriebe folgend, aufzutauchen, oder aber sie kriechen geraden Wegs nach oben. Dabei kommen sie um so öfter an die Oberfläche, je wärmer und sauerstoffärmer das Wasser ist, eine Tatsache, die die Grundlage für Versuche liefert. Unter abgestandenem ca. 18° C. warmem Wasser auf die Schaukel gebracht, reagieren sie in Atemnot prompt negativ-geotaktisch, beantworten also, auf dem Schaukelbrette hinkriechend, jede Wendung desselben mit Umkehr nach oben. Auch hier also löst Atemnot jenen negativ-geotaktischen Fluchtreflex aus, ganz so wie bei den oben betrachteten Landpulmonaten (cf. 1914, Abb. 4, p. 163).

Stoßen wir draußen in freien Gewässern mit dem Käscher von Limnaeen oder Planorben besetzte Wasserpflanzen an, so beobachten wir häufig genug, dass ein Teil der Tiere, die Atemluft aus der Lungenhöhle ausstoßend, sich momentan auf den Grund des Wassers fallen lässt, während ein anderer Teil, seinen Luftvorrat festhaltend, die Pflanze loslässt und passiv hinauf zum Wasserspiegel treibt. Das mögen Schutzreflexe sein. Hier gilt es nur festzustellen, dass jenes Verhalten einen Teil der Tiere in eine Lage bringt, die von

2) Von W.'s Arbeit war mir nur das Referat im Zoolog. Jahresbericht zugänglich.

dem ohne Atemluft versunkenen Individuum ein erneutes Aufsteigen zur Atmosphäre zwecks Atemholens erfordert. Dies Ziel ist leicht erreichbar, wo aufstrebende Wasserpflanzen dem kriechenden Tiere einen gangbaren Weg bis zur Oberfläche bieten. Aber nicht alle Pflanzenstengel erreichen die Oberfläche und umgekehrt: nicht überall reichen die Pflanzendickichte von der Oberfläche hinab bis zum Grund. Wie hilft sich das Tier aus solch misslicher Lage? Schon oben sprach ich von zwei Mitteln, die dem Tiere eine Flucht nach oben ermöglichen: Neben negativ-geotaktisch gerichtetem Kriechen auch passiver Auftrieb! Und in der Tat zeigen sich die Tiere, wenn sie einen gangbaren Weg nach oben nicht finden, bekanntlich ja auch befähigt, frischem Wasser Luft genug zu passivem Auftrieb zu entnehmen. Mit anderen Worten, das Tier vermag auch unabhängig von jener negativen Geotaxis und einem sonstwie gearteten Orientierungsvermögen den Wechsel zwischen Tiefe und Wasseroberfläche rein passiv zu vollziehen. Wenn wir somit die auch hier so stark ausgeprägte negative Geotaxis auf die Wirkung der Statocysten zurückführen wollen, wann und wozu gebraucht sie das Tier?

In freiem Wasser wird ja passiver Auftrieb nach passivem Absinken stets zu erstrebtem Ziele führen, Statocystenfunktion und Geotaxis also überflüssig machen. Freies Wasser aber ist keineswegs der normale Aufenthaltsort dieser Tiere, wir finden sie ja im Gegenteil da am zahlreichsten, wo ihre Nährpflanzen am üppigsten und dichtesten gedeihen und die Wasseroberfläche kaum frei lassen. In diesen Dickichten also, wo der Auftrieb das Tier nicht vom Grunde direkt zur Oberfläche führen kann, sondern höchstens an der Unterseite der dichten und oft dicken Polster von Algen und Schwimmpflanzen antreiben lässt und wo dann sehr oft noch ein weiter beschwerlicher Weg durch jene Wirrnisse hindurch bis zum Wasserspiegel zurückzulegen bleibt, da halten sich jene und andere ihnen nahverwandte Formen ja mit Vorliebe auf. Hier auf dem Wege nach oben, der, im Gegensatz zu dem nach unten, stets so exakt wie möglich eingehalten werden muss, bedürfen die Tiere dringend der Leitung ihrer Statocysten. Und so wird es uns verständlich, dass Tiere beider Gattungen, deren Gehäuse wir durch aufgeklebte Eisenspäne so sehr beschwerten, dass sie ungeachtet der Bewegungsrichtung ihrer Träger nicht nur stets nach unten hängen, sondern diesen auch ein passives Auftreiben verbieten, sich auch in der Dunkelkammer sehr gut orientiert zeigen und ihren negativ-geotaktischen Weg sehr wohl zu finden wissen, sei es auf der Schaukel unter Wasser, sei es im dicht mit Pflanzen gefüllten Aquarium.

Der Zugreiz, den das Gehäuse auf den kriechenden Körper ausübt, darf schon deshalb nicht für diese Art der Orientierung ver-

antwortlich gemacht werden, weil derselbe unter normalen Verhältnissen jeweils anders gerichtet ist, je nachdem, ob das Tier mit Luftvorräten abwärts (Gehäuse zieht nach oben!) oder nach deren Verbrauch (Gehäuse zieht nach unten!) wieder nach oben klettert, bei Beschwerung des Gehäuses aber, wie im Experiment, stets nur nach unten gerichtet ist, ohne dass das Orientierungsvermögen Störung erleidet. Wie bei den Landpulmonaten erscheint also auch bei deren wasserbewohnenden Verwandten *Limnaeus* und *Planorbis* (es wurden auch hier verschiedene Spezies mit dem gleichen Erfolg untersucht) jener negativ-geotaktische Reflex als Fluchtreaktion vor der Erstickungsgefahr, ausgelöst durch eintretenden Mangel an atembarem Sauerstoff. Bezüglich dieser Feststellung befinden wir uns in völliger Übereinstimmung mit H. Walter (1906), der *Limnaeus clodes* Say, bei Sauerstoffmangel ebenfalls negativ-geotaktisch, bei mit Luft gefüllter Lungenhöhle aber positiv-geotaktisch fand.

Wie die oben betrachteten Landpulmonaten sind aber auch die Limnaeen und Planorben zur Selbstwendung befähigt, wenn sie auf irgendeine Weise in Verkehrtlage gerieten. Die von uns bei der Selbstwendung der Limaciden und *Arion*-Arten beobachteten Bewegungen treten hier jedoch ganz und gar zurück, denn mehr noch wie bei den Heliciden (cf. 1913, p. 443), wenn auch in anderer Weise, findet jene Reaktion hier gleichsinnige Unterstützung von seiten des Gehäuses und der in ihm geborgenen luftgefüllten Atemhöhle. Diese letztere bedeutet für ihren das Wasser bewohnenden Besitzer bekanntlich ja einen hydrostatischen Apparat mannigfachster Verwendungsmöglichkeit. Wir wissen, dass der jeweilige Zustand der Lungenhöhle das passive Auf- und Absteigen der Tiere bedingt, wir sehen aber auch, dass der Verdrängung des in ihr geborgenen Luftvolumens nach dieser oder jener Seite eine jeweils andere Gleichgewichtslage des Gehäuses wie des ganzen Tieres, entspricht. So sinkt z. B. in den weitaus meisten Fällen ein im Gehäuse geborgener *Limnaeus* nach Ausstoßung des entsprechenden Luftquantums so zu Boden, dass er dort in der Normallage, also Gehäusemündung dem Boden zugewandt, ankommt, in die er passiv zurückkehrt, so oft man ihn umzuwenden versucht. So kommt auch *Planorbis* gewöhnlich in Normallage, seltener in Seitenlage, nie aber Verkehrtlage nach passivem Absinken auf dem Grunde an. Bei beiden Formen aber gerät so in jedem Falle der hervorgestreckte Fuß sogleich in Kontakt mit dem Boden, an dem er sich vermöge seiner thigmetaktischen Tendenz rasch ausbreitet und die Lokomotion aufnimmt. Wenn umgekehrt eines dieser Tiere, sei es *Limnaeus* oder *Planorbis*, passiv zum Wasserspiegel auftaucht, kommt es dort in derselben Lage an, in der es am Grunde lag, also Gehäusemündung nach unten (bei Planorben öfter auch nach der Seite) gerichtet. So treibt es am Wasserspiegel, bis es irgendwo landet

und Kontakt mit festen Körpern gewinnt, oder es streckt den Körper aus dem Gehäuse hervor, so dass sich damit die Lungenhöhle soweit nach der Gehäusemündung hin verschiebt, dass diese zum Wasserspiegel emporgehoben wird und das Tier nicht nur ohne weiteres seine Atemöffnung an die Atmosphäre bringen kann, sondern auch unfehlbar Kontakt mit der Wasseroberfläche erhält, an der es dann bekanntlich, wie an einem festen Körper hängend, dahinkriecht. Die Lage der Atemhöhle in ihrem Verhältnis zum übrigen Körper, das, je nach Bedarf geändert, eine jeweils andere Gleichgewichtslage des Tieres bedingt, spielt also auch hier bei der Wendung aus einer zur Lokomotion ungeeigneten Lage in Kriechlage die Hauptrolle. Und so liegt es nahe, daran zu denken, dass bei diesen Wasserpulmonaten der Einfluss der Statocysten auf die motorischen Erfolgsorgane eine möglicherweise dahingehende Modifikation erlitt, dass die von ihm ausgelösten Reflexe sich nicht nur in positiver oder negativer Geotaxis des Fußes, sondern auch in der dem jeweiligen Zweck entsprechenden Kontraktion und Verlagerung der luftgefüllten Atemhöhle, bald hierhin, bald dorthin, äußern.

Können wir also mit Walter (1906) als feststehend betrachten, dass diese Tiere bei Sauerstoffmangel negativ-, sonst positiv-geotaktisch reagieren, so ist dem hinzuzufügen, dass sie sich dem Reize der Schwerkraft gegenüber indifferent verhalten und wie ihre das Land bewohnenden Verwandten in jeder Lage im Raum umherkriechen, solange ihr Respirationsbedürfnis Befriedigung findet und die Vorbedingung aktiver Lokomotion, also der Sohlenkontakt, gegeben ist. Bezüglich der Aufrichtung aus Verkehrt- in Kriechlage aber stellten wir fest, dass die bei den Landformen so stark hervortretende Tätigkeit des Fußes in seiner vorderen die Selbstwendung einleitenden Hälfte hier zurücktritt vor dem regulatorischen Einfluss der Lungenhöhle auf die Gleichgewichtslage des Körpers, die schließlich den Kontakt der Sohle mit der zu bekriechenden Fläche und damit die Einnahme der Kriechlage bewirkt. Also auch bei diesen Wasserpulmonaten erkennen wir ein wohlentwickeltes Orientierungsvermögen, das sich bei Sauerstoffmangel in negativer Geotaxis, beim Freistehen der Kriechsohle aber in einem Umdrehreflex zeigt, der, obwohl den veränderten Lebensbedingungen entsprechend anders geartet, als bei den landbewohnenden Formen, wohl kaum anders denn als Reaktion auf Schwerkraftsreize zu deuten sein dürfte.

Interessant wäre es, zu wissen, ob die Formen vom Grunde tieferer Seen, die sich ja bekanntlich ganz der Wasseratmung angepasst haben und ihre Lungenhöhle mit Wasser füllen, noch irgendwie negativ-geotaktischer Reaktion fähig sind, in sauerstoffarmes Wasser gebracht, also etwa zum Atmen an die Oberfläche kommen.

Es mag sein, dass diese Tiere, in der Anpassung ans Medium weitergehend, allmählich mehr und mehr die Lebensgewohnheiten der eigentlichen Wasserschnecken, d. h. der Prosobranchier angenommen haben. Ich muss diese Frage offen lassen, da mir entsprechendes Material nicht zur Verfügung stand und mir andererseits Angaben bezüglich der einschlägigen Verhältnisse aus der Literatur nicht bekannt sind.

Indessen wollen wir noch einen Blick auf verschiedene Vertreter der durch Kiemen atmenden Süßwassermollusken mit Rücksicht auf deren Orientierungsvermögen werfen und zusehen, ob sich bei ihren markantesten Vertretern etwa auch Reaktionen finden, die in funktioneller Beziehung zur Richtung der Schwerkraft stehen.

Paludina vivipara Drap. (= *Vivipara vera* Cless.), als Prosobranchier und Bodenbewohner vorwiegend stehender Wasser zur Kiemenatmung wohl befähigt, kommt im Aquarium sowohl wie auch im Freien doch des öfteren an die Oberfläche, ja auch sie ist nach Simroth (Bd. II, p. 947) zum „Schwimmen“ am Wasserspiegel imstande. Indessen ist zu bemerken, dass die negativ-geotaktischen Reaktionen dieser Tiere auf dem Schaukelbrett bei weitem nicht so sicher erfolgen wie bei den bisher betrachteten Formen. Das mag einmal an der Empfindlichkeit der Tiere gegen jeden Erschütterungsreiz liegen, vor allem aber seinen Grund auch darin haben, dass das Emporsteigen zum Zwecke erleichterter Atmung hier nicht im gleichen Maße Bedürfnis ist, wie bei jenen echten Lungenschnecken. In sauerstoffarmem Wasser aber erfolgt die negativ-geotaktische Reaktion der Tiere immerhin schließlich doch mit einer gewissen Regelmäßigkeit, wenn sie zunächst auch wie auf alle äußeren Reize hin den Körper zurückziehen und im fest verschlossenen Gehäuse sehr lange unter Wasser ausharren, ohne ein Lebenszeichen von sich zu geben. Wegen der Wasserfüllung ihrer Atemhöhle nicht wie die Wasserpulmonaten zu passivem Auftreiben befähigt, kommen sie stets nur schwerfällig kriechend nach oben, wo sie ihre Kiemenhöhle in teilweise Berührung mit der Atmosphäre bringen. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob auch hier die negative Geotaxis durch Atemnot ausgelöst wird. Nach den Resultaten meiner diesbezüglichen Versuche ist es wohl anzunehmen. Für unseren Zweck genügt ja die Feststellung der Bewegung in einer der Schwerkraftwirkung entgegengesetzten Richtung vollauf, die, einmal eingeschlagen, streng innegehalten wird, solange man Störungen irgendwelcher Art vom kriechenden Tiere fernhält. Draußen im Freien wird ja dieser Fluchtreflex je nach Umständen von Nutzen oder aber überflüssig sein. Immerhin aber ist anzunehmen, dass er von Zeit zu Zeit die Tiere aus den an giftigen Gasen reichen Wasserschichten, welche den Faulschlamm des von ihnen ja mit Vorliebe bewohnten Grundes stehender Wasser

überlagern, in Schichten emporführt, die mehr gelösten Sauerstoff enthalten.

Schärfer als dieser Fluchtreflex findet sich bei *Paludina* der Umdrehreflex ausgeprägt. Stets schwerer als das sie umgebende Medium zeigt *Paludina*, im Gehäuse gehorchen, ganz wie die schon früher von uns betrachteten Heliciden (cf. 1913, p. 441) nur zwei stabile Gleichgewichtslagen, d. h. die Gehäusemündung ist entweder dem Boden zugewandt (Normallage!) oder ihm abgekehrt und nach oben gerichtet (Verkehrtlage!). Findet aus der Normallage heraus der sich streckende Fuß ohne weiteres Bodenkontakt, so verhilft ihm, wie bei den Heliciden, die Kippung des Gehäuses infolge der mit seiner Streckung verbundenen Schwerpunktsverlagerung auch aus der Verkehrtlage jederzeit wieder zur normalen Kriechlage. Auch hier aber erfolgt diese Reaktion keineswegs suchend und tastend, sondern in ihren Einzelheiten immer mit der gleichen Regelmäßigkeit. Stets wird das Kopfbende gestreckt und in Normallage gebracht, das Gehäuse rollt herum, so dass das Tier mit der Sohle Bodenkontakt gewinnt, unter dem Gehäuse hinwegkriecht und so mit einem Ruck dasselbe wieder auf den Rücken nimmt, wonach sich auch das letzte noch frei erhobene Stück des Fußes dem Boden anschmiegt.

Bezüglich einer kleineren *Paludina* verwandten Form, *Bythinia tentaculata* L., will ich noch bemerken, dass diese, in sauerstoffarmes Wasser gebracht, sehr viel rascher und sicherer als *Paludina* nach oben kroch und dies wiederholte, sobald man sie von der Glaswand abschüttelte. Ja, sie kehrte auch regelmäßig um, so oft sie im mit ausgekochtem Wasser gefüllten Schaukelzylinder von ihrem berganführenden Wege durch Kippung abgelenkt wurde.

Bei beiden Formen aber vollziehen sich sonst alle die hier erwähnten Reaktionen ungeachtet der jeweiligen Lichtverhältnisse in annähernd gleicher Weise.

Von den unsere Binnengewässer bewohnenden Pisidien und Sphaerien ist es bekannt, dass sie entgegen den sonstigen Gewohnheiten unserer Süßwasserbivalven imstande sind, nach Schneckenart aufwärts zu klettern, wobei sie ihren langen platten Fuß gleichsam schrittweise vorschieben und durch nachfolgende Kontraktion mit einem Ruck den schweren Körper nachziehen. Im Aquarium in warmes, abgekochtes Wasser gebracht, kriechen Sphaerien (namentlich die jüngeren Individuen, die älteren erscheinen sesshafter und widerstandsfähiger) sehr bald schnurgerade an den Glaswänden zum Wasserspiegel empor, in dessen unmittelbarer Nähe sie sich mit Schleim anheften und die Siphonen weit zum Atmen ausstrecken. Wie die kleinen Bythinien wenden auch sie, im Schaukelzylinder bei Sauerstoffmangel aufwärts kriechend, ungeschickt um, sobald eine Kippung desselben ihre Aufwärtsbewegung in eine abwärts

gerichtete wandelt. Dabei kriechen sie ungeachtet ihrer Lage im Raum, d. h. sowohl auf der Glaswand des Zylinders hin, als auch an deren Unterseite hängend aufwärts, ganz so, wie das die bisher betrachteten Formen auch vermochten. Wie diese sind ja auch sie befähigt, selbst am Wasserspiegel in Verkehrtlage entlang zu kriechen. Überschichten wir aber auf dem Grunde liegende Sphaerien ca. 2—3 cm hoch mit feinstem Schlamm, so währt es nicht lange, bis sie sich allesamt wieder zur Oberfläche hin durchgearbeitet haben. Gerade in solcher Lage mag ihnen ja ihre negativ-geotaktische Tendenz draußen im Freien oft genug von Vorteil sein, wenn ihr Wohn-gewässer nach starken Regengüssen mehr oder minder starke Sedimentation zeigt oder sie verschwemmt wurden. Dies und die oben erwähnten Tatsachen weisen m. E. darauf hin, dass auch hier eintretender Sauerstoffmangel durch negativ-geotaktische Fluchtbewegung beantwortet wird. Aber nicht nur dieser Fluchtreflex, auch die Fähigkeit zur Selbstwendung aus jeder beliebigen Anfangslage heraus, zeigen deutlich, dass auch diese Tiere ein in bestimmter Richtung, d. h. ihren vitalen Bedürfnissen entsprechend ausgebildetes Orientierungsvermögen besitzen, das auch in völliger Dunkelheit keinerlei Einbuße erleidet.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei den viel größeren unbeholfeneren Najaden, nur dass sie, zu schwerfällig, um sich vom Boden zu erheben, sich dem Leben am und im Grunde ihres Wohnwassers so weit angepasst haben, dass sie statt jener negativen Geotaxis scharf ausgesprochen positiv-geotaktisch reagieren. Bei keiner der bisher betrachteten Mollusken tritt die geotaktische Tendenz des Fußes so deutlich hervor wie gerade bei den Najaden. Wir mögen eine *Anodonta piscinalis* Nilss., an Fäden befestigt, frei im Wasser aufhängen in welcher Lage wir nur wollen, immer senkt der sich streckende Fuß seine Spitze, soweit das nur möglich ist, lotrecht nach unten und behält diese Stellung bei, bis der sie bedingende positiv-geotaktische Reflex verklingt. Erst dann verlässt er diese Lage. Unsere Abbildungen (Fig. 6a—d) zeigen in verschiedenen Lagen im Dunkeln unter Wasser frei aufgehängte Exemplare und lassen deutlich erkennen, wie die Spitze des hervorbrechenden Fußes stets in der Richtung nach unten dem Aufhängepunkt abgewandt ist. Sogar in Verkehrtlage zeigt sich die positiv-geotaktische Tendenz des Fußes und somit unverkennbar dessen Einstellung in die Richtung der Schwerkraft. Dass diese Einstellung auf einen Kontakt mit dem stets unten gelegenen Boden und nachheriges Eingraben in denselben in der ja allgemein bekannten Weise abzielt, ist wohl ohne weiteres klar. Die gleiche positiv-geotaktische Tendenz des Fußes aber tritt nutzbringend dann für das Tier in Aktion, wenn dieses in irgendeiner beliebigen Lage auf den Grund des Wassers gelegt wurde. Dann nämlich bewirkt der zum

Boden gesenkte und eingebohrte Fuß, den Körper nachziehend, rasch eine Wendung des Tieres in seine normale Kriechlage, dieselbe Lage, in der es den Schlamm der Gewässer durchfurcht, bis es eine dem völligen Eingraben günstige Stelle gefunden hat. Des öfteren sieht man von Najaden bewohnte Gewässer auf ihrem Grunde von Furchen durchzogen, an deren Ende man die Tiere



Fig. 6a.

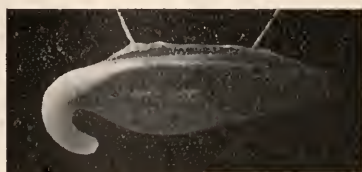


Fig. 6c.



Fig. 6b.



Fig. 6d.

Fig. 6. *Anodonta piscinalis* Nilss., frei unter Wasser im Dunkeln an Fäden aufgehängt, richtet den hervorgestreckten Fuß gleich beim Strecken positiv-geotaktisch dem Boden zu.

- a) In Rückenlage (= Verkehrtlage!).
- b) Längsachse lotrecht, Oralseite oben.
- c) Seitenlage.
- d) Schiefelage.

eingegraben findet. Häufig findet man nun — und andere Beobachter berichten dasselbe — zur Zeit niedrigsten Wasserstandes jene Kriechspuren nicht in beliebiger Richtung den Boden durchziehend, sondern in einer Weise angeordnet, die ohne weiteres erkennen lässt, dass die Tiere mit dem Fallen des Wasserspiegels sich nach den tiefer gelegenen Stellen des Grundes hin zurückzogen. Die positive Geotaxis scheint also auch das „Zurechtfinden“ der Tiere auf geneigten Flächen zu gewährleisten. Ein Versuch

bestätigte dies. Ich hing im Freilandaquarium einen ca. 1 m langen schlammgefüllten Kasten schaukelbar so unter Wasser auf, dass bei einer Kippung um ca. 30° sein gehobenes Ende den Wasserspiegel berührte, die gesenkte Seite aber in etwa 40 cm Tiefe unter ihm lag. Auf das gehobene Ende legte, ja sogar fest in den Schlamm eingesteckte mittelgroße Anodonten fanden sich am nächsten Morgen oder doch im Laufe des nächsten Tages mit großer Regelmäßigkeit auf der tiefer gelegenen Seite des Kastens und zwar gewöhnlich bis ans Hinterende im Schlamm eingegraben. Dasselbe geschah auch bei geringerer Neigung des Kastens, und wenn auch hin und wieder eines der Tiere auf halbem Wege Halt gemacht hatte, so kam es andererseits doch nie vor, dass etwa eines der Tiere im Kasten wieder bergan gekrochen wäre. Die Tiere scheinen also eine gewisse Tiefe zu bevorzugen und suchen eine solche von neuem bergab kriechend auf, wenn sie das Sinken des Wasserspiegels ungünstigen Verhältnissen entgegenführt. Ob es die veränderte Lichtintensität oder der sich ändernde hydrostatische Druck ist, den wir als auslösenden Reiz für diese positiv-geotaktische Fluchtreaktion — denn mit einer solchen haben wir es hier zu tun — betrachten müssen, vermag ich nicht zu entscheiden. Das eine ist so wahrscheinlich wie das andere. Jedenfalls aber müssen wir als richtende Kraft bei diesen positiv-geotaktischen Wanderungen ebenso die Gravitation verantwortlich machen wie für die positive Geotaxis des Fußes bei der Selbstwendung und beim Eingraben des Tieres. Wir können unmöglich annehmen, dass das Tier der Zunahme des hydrostatischen Druckes oder gar der Verringerung der Lichtintensität in der Richtung nach der Tiefe hin folgt. Nur die in den Statocysten zur Wirkung kommende Schwerkraft vermag hier das Tier zu leiten. Als auslösender Reiz für die reflektorische Aufrichtung der Tiere in Kriechlage, ist hier, wie überall sonst bisher, wohl nur das Fehlen des Bodenkontaktes am Fuße der Tiere zu betrachten.

Reagieren nun aber diese Tiere vielleicht auch mit irgendwelchem Ortswechsel auf Sauerstoffmangel? Und wann, wo und unter welchen Bedingungen sind sie sohem in der Natur ausgesetzt? Bringen wir Anodonten oder Unionen in stark ausgekochtes sauerstoffarmes Wasser, so warten wir vergebens auf Fluchtversuche. Die Tiere lassen durch Atem- und Kloakenöffnung ruhig wie sonst das Wasser zirkulieren, bleiben sonst aber indifferent bis zum schließlichen Absterben. Sie scheinen also absolut nicht darauf eingerichtet, schlechten Atemverhältnissen so, wie jene Pulmonaten, Prosobranchier, Pisidien und Sphaerien aus dem Wege zu gehen. Diese sahen wir imstande, negativ-geotaktisch emporkletternd, besseren Atemverhältnissen nachzugehen, die Najaden indessen besitzen als Äquivalent für diesen Mangel die Fähigkeit, Sauerstoffmangel relativ

lange ertragen zu können, zumal sie, wie Wallengren (1905) angibt, selbst bei geschlossener Schale das zwischen den Kiemen befindliche Wasser in Zirkulation erhalten, vor allem aber vermögen sie im Gegensatz zu jenen oben erwähnten Formen durch Erzeugung eines kräftigen Wasserstromes stets neues Wasser herbeizustrudeln und ihren Kiemen zuzuführen. Das mag sie im Freien negativ-geotaktischer Flucht in sauerstoffreichere Wasserschichten ja meist überheben, unter den unnatürlichen Bedingungen des Experiments gehen sie darum zugrunde. Indessen müssen die Tiere auch in der Natur, z. B. dann, wenn die Frühjahrshochflut ihres Wohnwassers die im Grunde steckenden Tiere hier freilegt, dort in weichen Lehm- oder Sand einschlämmt, in Lagen kommen, die sie nicht ohne weiteres zum Atmen gelangen lassen. Wenn wir, solchen Möglichkeiten entsprechend, z. B. Unionen an der normalen Atmungsweise im Aquarium mit frischem Wasser etwa nur dadurch hindern, dass wir sie mit einer dicken Schlammschicht überdecken, so bemerken wir bald, wie sie den ihre In- und Egestionsöffnung bedeckenden Schlamm so lange bald kräftig stoßweise, bald kontinuierlich fortspülen, dass es schließlich zur Auswaschung einer langen Röhre oder gar einer kraterartigen Bodensenkung kommt, die der Kommunikation mit dem Atemwasser und dessen Zirkulation nichts mehr in den Weg stellt. Nach einigen Tagen aber finden wir die Tiere so weit im Schlamm gehoben, dass ihr Hinterende schon dicht unter dessen Oberfläche liegt. Ob dieses Emporsteigen aus dem Schlamm mit einer negativ-geotaktischen Reaktion zu identifizieren ist, muss, da ich die Tätigkeit des Fußes hierbei nicht beobachten konnte, dahingestellt bleiben. Wenn es der Fall wäre, dann hätten wir es wohl auch hier zu tun mit einem durch Atemnot ausgelösten Fluchtreflex.

Immerhin zeigt schon eine oberflächliche biologische Betrachtung unserer so schwerfälligen Unionen und Anodonten, dass auch sie wohlorientierter Bewegungen fähig sind, bei denen die Tendenz ihres Fußes zur Einstellung in die Schwerkraftrichtung (Umdrehreflex) oder zur Einhaltung positiv- und vielleicht auch negativ-geotaktischer Richtung deutlich genug hervortritt.

Wenn uns endlich W. Weltner (1891) von der, nach Art mariner Mytiliden mit ihren Byssusorganen anderen Körpern angeheftet, in unseren Flüssen und Seen lebenden *Dreissensia polymorpha* Pallas berichtet, dass junge und ältere Individuen dieser Art unter Abstoßung ihres Byssus nicht nur aktiven Ortswechsels fähig sind, sondern wohl auch mit Hilfe des weit zungenförmig vorgestreckten Fußes zu Kolonien zusammenwandern, ja nach Sphaerienart sogar am Wasserspiegel hängend umherkriechen, gehen wir wohl nicht fehl, wenn wir auch für sie die Befähigung zu bestimmt gerichteten Bewegungen und zur Selbstwendung nach Verlust ihrer normalen

Kriechlage postulieren. Eine solche Annahme erscheint um so berechtigter, zumal uns auch Seydel (1909, p. 560 u. 570) berichtet, dass nicht nur *Dreissensia*, sondern die Byssiferen überhaupt zeitlebens die Fähigkeit der Ortsveränderung behalten, ferner aber speziell für *Dreissensia* auch Reichel (1887, p. 489) angibt, dass diese Tiere im Sommer dicht unter der Oberfläche des Wassers sitzen, im Spätherbst jedoch sich unter Zurücklassung ihres Byssus in die Tiefe zurückziehen.

Es müsste zu weit führen, wollte man alle diese so mannigfachen, stets aber besonderen vitalen Bedürfnissen entsprechenden Reaktionen, welche uns die hier betrachteten und sicher noch viele andere Mollusken zeigen, experimentell auf ihren physiologischen Ursprung zurückführen. Für *Limax agrestis* L. haben wir das oben getan, und so legt es die Ähnlichkeit aller der hier und dort beobachteten Reaktionen nahe, sich mit dem Analogieschluss zu begnügen, dass diese hier wie dort in engster Beziehung zur Schwerkraftsrichtung stehen und funktionell abhängen von denjenigen Sinnesorganen, deren spezifische Aufgabe die Rezeption von Schwerkraftsreizen ist. Das aber sind die bei ihnen allen wohl ausgebildeten Statocysten.

Die Trägheit der Lokomotion hat es mit sich gebracht, dass unseren Mollusken ein ausgesprochenes Schutzbedürfnis gegen äußere Gefahren zukommt. Schalen, Gehäuse, Schleimabsonderung und Kontraktionen bieten ausreichenden Schutz durch die Möglichkeit, unvermittelt eintretender Gefahr passiv zu trotzen. Nutzlos aber bleibt dieser passive Widerstand Bedingungen gegenüber, denen das Tier bei passivem Verharren schließlich doch erliegen müsste. Da hilft nur die Flucht und auch nur dann, wenn sie in zweckentsprechender Richtung erfolgt. Diese Richtung muss aber um so genauer bestimmt sein und unter allen Umständen eingehalten werden können, je schwerfälliger die Lokomotion eines Tieres von statten geht. Ein Tier, das gerichtete Bewegungen ausführt, braucht aber in erster Linie ein Richtungssinnesorgan. Da aber unsere Versuche an *Limax* u. a. die Nichtbeteiligung des Licht- und Tastsinnes, sowie der chemischen Sinne bei den hier geschilderten Orientierungserscheinungen ergaben, wir auch nicht bei allen hier untersuchten Formen Organe jener Sinne einer solchen Aufgabe entsprechend ausgebildet, wohl aber einander sehr ähnliche statische Reflexe wiederfinden, können in der Tat nur die Statocysten allein für deren Auslösung in Betracht kommen, denn wir finden sie bei allen jenen Formen wohlentwickelt. Um so mehr muss es verwundern, dass man beispielsweise gerade den Pulmonatenstatocysten die Funktion statischer Organe noch keineswegs allgemein rückhaltlos zuerkennt, zumal gerade bei diesen Mollusken nach Simroth (III, p. 205) doch die Statocyste das einzige Sinneswerkzeug

ist, das durch die ganze Reihe derselben fast unverändert hindurchgeht. Trotzdem finden wir hier und da, selbst in der neuesten Literatur noch Ansichten vertreten, die sie nicht als Organe der Orientierung gelten lassen, sondern ihre konstante Wiederkehr als Erbstück anders lebender Vorfahren betrachtet wissen wollen. Andere wieder bezeichnen sie in Analogie der ihrer Funktion nach besser bekannten Heteropodenstatocyste einfach als Gleichgewichtsorgane. Gerade eine Gleichgewichtserhaltung mittels besonderer Sinnesorgane erscheint ja aber für die so langsam beweglichen, stabil bzw. sogar indifferent orientierten Pulmonaten so völlig überflüssig. Und so erklärt sich hieraus der Zwiespalt der Meinungen zur Genüge.

„Bis jetzt fehlen alle biologisch-physiologischen Untersuchungen über die sogen. Ohrblase,“ konstatiert Simroth (3. Bd., p. 232) bezüglich der Pulmonatenstatocyste noch 1909 und nicht nur Mangold (1912, p. 865), sondern auch Kafka (1913, p. 157) stellen noch in jüngster Zeit übereinstimmend fest, dass biologisch-physiologische Untersuchungen darüber, welche Rolle die Statocysten speziell bei den Pulmonaten spielen, wie weit sie insbesondere zu den geotropischen Reaktionen derselben beitragen, noch immer ausstehen. Unsere biologisch-physiologischen Befunde machten es zum mindesten recht wahrscheinlich, dass wir die Statocysten unserer nicht zum Schwimmen befähigten Land- und Süßwaspulmonaten, so, wie auch bei kriechenden und grabenden Formen anderer Klassen, als Richtungssinnesorgane, keinesfalls aber als Balancesinnesorgane zu betrachten haben. Die biologische und experimentelle Betrachtung anderer heimischer Mollusken ließ eine gleiche Bedeutung der auch bei ihnen wohl ausgebildeten Organe vermuten. Und eben diese Vermutung gewinnt weitere Stützen in der vergleichenden Betrachtung auch anderer, anders lebender Vertreter der gleichen Klasse, sei es mit den hier betrachteten Formen oder untereinander. Kaum eine andere Tierklasse zeigt ja bezüglich dieser Organe den Zusammenhang zwischen Bau, Funktion und Lebensweise so deutlich oder kann das Wesen solcher Organe dem Verständnis näher bringen, wie gerade die der Mollusken. Beinahe alle Formen der Lokomotion, mit der vielleicht einzigen Ausnahme des Fluges, sind hier vertreten. Und da vermissen wir bekanntlich bei den nur passiv beweglichen, stabil orientierten Formen (*Janthina*) diese Organe ganz, sehen sie in der Jugend freibeweglichen, später dauernd festwachsenden (*Ostrea*, *Vermetus*) oder aber parasitierenden Formen (*Enterococcus*) im Laufe der Metamorphose verloren gehen oder atrophieren, bei grabenden und kriechenden Formen aber (von niedersten Formen abgesehen), soweit bekannt, wohl ausgebildet und allgemein verbreitet. Bei den beweglichsten Arten, den freischwimmenden Heteropoden und vor allem auch Cephalopoden aber

finden wir sie in einer Größe und Differenzierung entwickelt, welche an sich schon jeden Zweifel an der großen Bedeutung dieser Organe für ihre Träger ausschließt. Dass aber verschiedene niedere grabende und kriechende Formen (Amphineuren) nicht im Besitze solcher Sinnesorgane sind, beweist nichts gegen deren biologischen Wert für ihre Träger, denn wir kennen eine große Zahl von Tieren, die auch ohne Statocysten wohlorientierter Bewegungen fähig sind. Statische Sinnesorgane haben wir doch nur da zu suchen, wo die Organe anderer Sinne nicht schon unter allen Umständen das nötige Maß der Sicherheit für die Orientierung des Körpers in Ruhe und Bewegung gewährleisten. Und so weist gerade hier bei den höher entwickelten Vertretern der Klasse das durchgehende Vorkommen solcher Organe und ihr Schwinden bei dauernd sessilen bzw. passiv beweglichen und zugleich auch stabil orientierten Formen darauf hin, dass diese Organe nicht lediglich ein Erbstück, sondern ein recht brauchbares Instrument für die aktiver Lokomotion fähigen Vertreter dieser Klasse sind. Es wäre sonst sehr erstaunlich, dass ihr Verlust mit demjenigen der Fähigkeit aktiven Ortswechsels zusammenfällt. Wir sehen im Gegenteil gerade auch bei den Statocysten der Mollusken gemäß der Anpassung ihrer jeweiligen Träger an eine bestimmte Lokomotionsart, an bestimmte Lagen im Raum oder bestimmt gerichtete Bewegungen und eine damit Hand in Hand gehende Beanspruchung jener Sinnesorgane in dieser oder jener Richtung, bestimmte Differenzierungen Platz greifen.

Es ist gewiss kein Zufall, dass wir in gewissen Statocysten, wie beispielsweise denen der labil orientierten Heteropoden der Gattung *Pterotrachea*, deren Balancefunktion nach den Resultaten der Versuche Tschachotin's (1908) u. a. als erwiesen betrachtet wird, die reizrezipierenden Elemente auf der dem Erdzentrum zugewandten Seite der Cystenwand zur Macula statica zusammengedrängt finden. Diese Ausbildung der Heteropodenstatocyste — die wir übrigens, im Prinzip sehr ähnlich, bei vielen anderen Tieren wiederfinden — bedeutet aber doch wohl nichts weiter als eine einseitige Differenzierung, die vielleicht aus einer verschiedenen starken Inanspruchnahme der ursprünglich gleichmäßig innervierten Statocystenwand resultierte und für das labil orientierte Tier von um so größerem Vorteil sein muss, als sie zugleich eine Verfeinerung der Lageempfindungen zum Zwecke der Kompensation schon der geringsten Abweichungen von der Normallage bedeutet. Und diese erscheint doch zur Aufrechterhaltung gerade einer labilen Gleichgewichtslage ganz unentbehrlich. Ganz ebenso aber dürften die vielfachen Komplikationen, die uns im Bau der Cephalopodenstatocysten entgegentreten, in vollem Einklang stehen mit der Vielseitigkeit, welche das Lokomotionsvermögen dieser Tiere aufweist.

Ja, auch die verschieden starke Ausbildung der Statocysten bei den Muscheln der Gattung *Pecten* (vgl. v. Buddenbrock 1911) zeigt in augenfälliger Weise den unmittelbaren Zusammenhang dieser Organe mit der Eigenart dieser Formen, in Ruhe und Bewegung die Seitenlage zu behaupten. v. Buddenbrock schreibt denn auch diesen *Pectenstatocysten* die Gleichgewichtsfunktion schon a priori zu, und in der Tat erscheint deren Balancefunktion nach den Resultaten der Versuche und Überlegungen v. B.'s auch sehr wahrscheinlich, wenn nicht schon erwiesen. Interessant für unsere Betrachtungen aber wäre es, zu wissen, ob sich in der physiologisch-stärkeren oder überhaupt in beiden „Balancestatocysten“ der *Pecten*-Muscheln nicht vielleicht doch schon auch eine Differenzierung in der Richtung vollzogen hat (oder im Entstehen begriffen ist), dass ihre Inanspruchnahme als Balanceorgan eine einseitige Konzentration der reizrezipierenden Zellen, physiologisch gesprochen, unterhalb des oder der Statolithen, d. h. die Ausbildung einer Art *Macula* mit sich brachte. Wäre eine solche Differenzierung tatsächlich nachzuweisen, so würde das soviel bedeuten, als dass diese *Pectenstatocysten* gemäß der Entwicklung ihrer Träger aus der bilateral symmetrischen Stammform zur asymmetrischen und bei deren Übergang von der kriechenden resp. grabenden über die festsitzende hinweg zu einer Lebensweise, die mit einer freieren Beweglichkeit (Schwimmen!) das Bedürfnis zur Erhaltung einer bestimmten Gleichgewichtslage (Seitenlage) brachte, in der Tat eine Umbildung im oben dargelegten Sinne erfuhren. Das asymmetrische Paar einseitig-differenzierter, event. mit *Maculis* versehener Balancestatocysten könnte dann sehr wohl als bestimmt gerichtete Modifikation ursprünglich symmetrischer und gleichmäßig innervierter Statocysten betrachtet werden, die mit der Änderung der Lebensweise jener Tiere Hand in Hand ging. Das aber wäre dann eine Stütze mehr für unsere Ansicht, dass wir Organe des zuletzt genannten Typus, d. h. allseitig gleichmäßig innervierte Statocysten, als ursprünglichere und, weil hinsichtlich ihrer funktionellen Leistungen noch nicht oder doch weniger spezialisierte, vielleicht auch als physiologisch vielseitigere Organe des statischen Sinnes jenen nach Bau und Leistung mehr oder minder einseitig differenzierten gegenüberstellen dürfen. Ja, wir werden diese als „Balancestatocysten“ jenen als „Richtungsstatocysten“ dann gegenüberstellen können, wenn wir sie mit solchen Bezeichnungen nur hinsichtlich der ihren Bau bestimmenden Hauptfunktion charakterisieren wollen. Eine strenge Scheidung statischer Organe nach ihrem Bau oder ihrer Funktion dürfte, wie ich schon früher hervorhob (1913, p. 435—36), unmöglich sein, solange wir über deren Bedeutung und Wirkungsweise im einzelnen noch nicht besser unterrichtet sind, als das zurzeit noch immer der Fall ist.

Soweit bisher bekannt, treffen wir bei denjenigen Mollusken, die stabil oder indifferent orientiert sind, aber bestimmt-gerichtete Bewegungen ausführen, in der Tat Statocysten des ursprünglicheren noch nicht spezialisierten Typs an. So sind auch alle die von uns oben auf statische Reflexe hin betrachteten heimischen Mollusken, deren Statocysten z. T. erst vor kurzem eine genauere Untersuchung hinsichtlich ihres anatomischen Baues erfuhren (vgl. W. Schmidt, 1912) solche „Richtungsstatocysten“ und Schmidt betont p. 48 bezüglich der von ihm untersuchten Gastropoden ausdrücklich, dass in ihren Statocysten eine der „Macula acustica“ der *Pterotrachea* vergleichbare Stelle sich nicht finde. Von unseren Najaden wissen wir ganz dasselbe. Alle diese Formen aber bewegten sich kriechend oder grabend fort und führten wohlorientierte Bewegungen aus, die wir z. T. auf die Wirkung ihrer Statocysten zurückführen mussten. Aber auch bei vielen anderen Tieren (ich erinnere nur an Würmer und Holothurien) dürfte es nicht schwer fallen, einen ähnlichen Zusammenhang zwischen dem Bau und der Bedeutung ihrer Statocysten zu zeigen.

Wenn wir somit die Statocysten unserer Land- und Wasserpulmonaten, Prosobranchier, Cycladiden u. a. als Richtungssinnesorgane betrachten wollen, wie hängen dann aber die von uns bei solchen Tieren beobachteten Reflexe mit der Funktion dieser Organe zusammen? Wir sahen doch beispielsweise bei *Limax agrestis* L., dass dort der Umdrehreflex (Selbstwendung) sich ungeachtet des jeweiligen Mediums immer dann vollzieht, sobald die Sohle den Kontakt verlor und dass er stets jeder anderen Reaktion vorausgeht. Das ist natürlich, denn ohne Sohlenkontakt hat das Tier keine Möglichkeit zur Lokomotion, ist also äußeren Reizen gegenüber machtlos. Wir sahen ferner vom selben Tier, dass es bei Sauerstoffmangel negativ-geotaktisch reagiert. Das tat *Limax* im Wasser wie in gasförmigen Medien, und zwar an jeder dazu geeigneten Fläche ungeachtet ihrer Lage im Raum. Das tat sie insbesondere auch an der Unterseite geneigter Flächen. Wenn wir also eine *Limax* in Rückenlage auf die Oberseite des unter Wasser schräggestellten Brettes bringen, eine andere mit der Kriechsohle an dessen Unterseite adhären lassen, so, dass beide Tiere den oralen Pol bergauf richten (vgl. Abb. 7a), so zeigen beide auch die gleiche Lage im Raum. Bei beiden Individuen müssten also auch die Lage der Statolithen in den Statocysten, wenn sie einfach dem Gesetze der Schwere folgten, und damit zugleich der entsprechende Reiz dieselben sein. Trotzdem kommt es zur Auslösung ganz verschiedener Reaktionen, denn wir wissen von unseren Versuchen her, dass das obenauf liegende Tier die Selbstwendung vollzieht und dann erst bergauf kriecht, das unten anhaftende aber sogleich die negativ-geotaktische Bewegung aufnimmt. Hat dann aber das

obere Tier seinen Umdrehakt beendet (Fig. 7b), so nimmt es gerade die zum unteren Tier entgegengesetzte Lage im Raume ein. Die Statolithenlage in der Cyste wird also bei beiden Tieren eine ganz verschiedene sein. Trotzdem kommt es zur genau gleichen Reaktion, d. h. negativer Geotaxis.

Bei marinen Würmern führt v. Buddenbrock (1913) nur die positive, nicht aber auch die negative Geotaxis auf die Statocystenwirkung zurück. So sonderbar es zunächst erscheinen mag, bleibt uns hier für diese Schnecken nach den oben erläuterten Versuchen m. E. dennoch kaum anderes übrig, als auch für die Auslösung der negativ-geotaktischen Bewegungen die Statocysten verantwortlich zu

Fig. 7a.

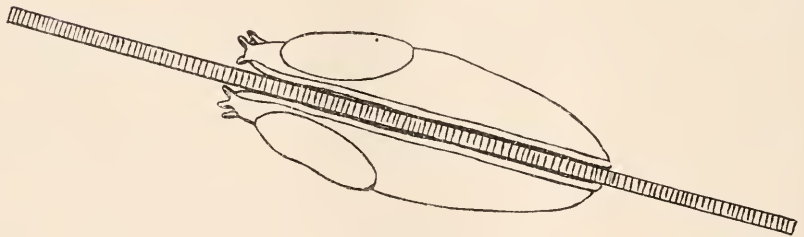
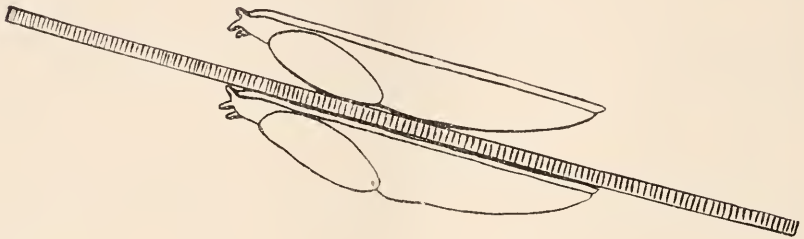


Fig. 7b.

Fig. 7a und b. Erklärung vergl. Text!

machen, ebenso wie für den Umdrehreflex, für den ja auch v. B. (1911) die Mitwirkung der Statocysten bei der Gattung *Pecten* annimmt.

Wir wissen von *Limax*, dass der Kontaktreiz eine Rolle bei der Selbstwendung nur insofern spielte, als sein Fehlen an der Kriechsohle die Umwendung in Normallage veranlasste, dass aber ein in Normallage unter Ausschaltung einseitiger Kontaktreize freischwebendes Tier seine zur Lotrechten symmetrisch orientierte Lage beibehielt. Wir wissen ferner, dass alle diese Schnecken aus jeder irgendwie im Raume gerichteten Bewegung, jeder Lage, sofern sie nur das Kriechen ermöglicht, ohne weiteres in die negativ-geotaktische Bewegung übergehen, sobald sie unter Sauerstoffmangel leiden. Und wir haben gesehen, dass diese Reaktionen mit dem

Verluste von Statocysten und Ganglien schwinden, von anderen Sinnesorganen unabhängig sind. Dennoch erscheint es vorerst als ein Widerspruch, als physiologisch unhaltbar, dass ein und dasselbe Sinnesorgan unter sonst gleichen mechanischen Bedingungen ganz verschiedene Reaktionen zur Auslösung bringen soll und umgekehrt derselbe Reflex in Erscheinung treten könnte, obwohl in den Statocysten ganz verschiedene Reize zur Rezeption gelangen müssen. Indessen wissen wir durch Tschachotin's Untersuchungen an *Pterotrachea* (1908), dass wir die Statocysten nicht nur als reizempfangende und reflexauslösende Sinnesorgane, sondern auch als motorische Erfolgsorgane betrachten müssen, dass sie nicht nur sensibel, sondern auch motorisch innerviert sind. Wir wissen aber auch, dass sowohl in den Statocysten der Pulmonaten wie in denen der Najaden und Prosobranchier, die reizerzeugenden Statolithen durch Cilienschlag in kreisender zitternder Bewegung erhalten werden, wissen aber nicht das Geringste darüber, wann und auf welche Weise hier von den Statolithen richtende Reize erzeugt und wie diese Reize aufgenommen und fortgeleitet werden. Wohl aber ist es uns bekannt, dass der feinere histologische Aufbau dieser Sinnesorgane ein immerhin recht komplizierter ist. So beschreibt Apáthy (1885) das Epithel der Najadenstatocyste als zusammengesetzt aus zwei verschieden gearteten und in verschiedener Weise innervierten Zellformen, welche Cilien resp. feine Plasmafäden tragen. In den Lücken zwischen diesen Wandzellen fand er aber noch kleine Ganglienzellen. Aber auch von der Wandung der Pulmonaten- und Prosobranchierstatocyste beschreibt Schmidt (1912) drei Arten von Zellelementen, die nach dem Innern der Statocyste hin mit Cilien besetzt sind. Solche Mannigfaltigkeit im Aufbau und in der Innervierung weist aber doch deutlich darauf hin, dass der Mechanismus der Statocysten dieser Tiere keineswegs einfacher Natur ist und dass es sehr wohl möglich ist, dass uns die Erkenntnis seiner Wirkungsweise auch bei den hier betrachteten, solchen Studien im Vergleich zu jenen Heteropoden soviel unzugänglicheren Mollusken noch einmal Aufklärung über die oben aufgeworfene Frage bringt. Wie ich auch heute die diesbezügliche, in meiner früheren Abhandlung (1913, p. 448) aufgestellte Frage noch nicht völlig geklärt weiß, so muss es auch vorläufig nutzlos erscheinen, ihrer Beantwortung näher zu treten, so lange wir noch nichts Genaueres über die Natur der feineren Innervation der Statocysten und den Verlauf der zugehörigen reizleitenden Elemente im Körper aller dieser Formen wissen, d. h. die Bahnen nicht kennen, auf denen alle die von uns beobachteten Reflexe ablaufen. So lange uns da nicht eingehendste histologische Untersuchungen Aufschluss geben, wird jede auf die Art des Zusammenhanges jener Reflexe mit den Statocysten gerichtete Vermutung hypothetisch bleiben

müssen. Eher wird es aber auch nie möglich sein, die Existenz statischer Organe auch bei diesen Formen anders zu erklären, als durch den Nachweis eines in bestimmten Richtungen wohlausgebildeten Orientierungsvermögens, wie wir das auch bei anderen Tieren als Funktion der Statocysten zu betrachten gewohnt sind, und eines von äußeren Umständen bedingten Orientierungsbedürfnisses, das den Besitz solcher Sinnesorgane einfach als notwendig erscheinen lässt.

Ließ sich also die statische Funktion der Schnecken- und Muschelstatocysten vorerst auch nicht direkt und physiologisch einwandfrei beweisen, so lässt sie sich doch biologisch und physiologisch so wohl begründen, dass sie außer allem Zweifel zu stehen scheint. Jedenfalls berechtigt uns nichts dazu, sie als rudimentäre Bildungen, also etwa als ein Erbteil freischwimmender Vorfahren anzusprechen oder gar als zwecklos zu bezeichnen. Wir dürfen eben in den Sinnesorganen dieser Art bei unseren lokomotorisch so trägen, stabil, ja, womöglich indifferent orientierten heimischen Mollusken nicht Gleichgewichtsorgane, also Balancestatocysten, sehen wollen, wie das noch Schmidt (1912) tut, sondern müssen sie — und das gilt vielleicht für die kriechenden und grabenden Mollusken, von aberranten Formen abgesehen, ganz allgemein — als Richtungssinnesorgane ansprechen, aus deren Einfluss auf den Tonus der Körpermuskulatur das eine Mal positive, resp. negative Geotaxis, das andere Mal die Torsion des Tieres in Kriechlage resultiert. Das sind aber Reaktionen, wie sie auch schon bei anderen Tieren mit Erfolg auf die Statocysten zurückgeführt worden sind.

Verzeichnis der zitierten Schriften.

- Apáthy, Stef., Studien zur Histologie der Najaden. In: Nat. Abh. Ungar. Akad., 14. Bd., 1885 (Ungarisch! Ref. Zool. Jahresber. Neapel 1886, p. 20).
- Baunacke, W., Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion (Statische Reflexe bei den Mollusken). In: Biol. Centralbl., 33 Bd., 1913.
- Gleichgewicht und „Gleichgewichtsorgane“ bei niederen Tieren. In: Umschau, 18. Bd., 1914, Heft 8.
- Buddenbrock, W. v., Untersuchungen über die Schwimmbewegungen und die Statocysten der Gattung Pecten. In: Sitzber. Heidelb. Akad. d. Wissensch., Jahrg. 1911.
- Über die Funktion der Statocysten im Sande grabender Meerestiere (zweite Mitteilung). In: Zool. Jahrb. Abt. Physiol., 33. Bd., 1913.
- Deibel, Joh., Beiträge zur Kenntnis von *Donacia* und *Macropilea* unter besonderer Berücksichtigung der Atmung. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat., 31. Bd., 1910.
- Kafka, G., Einführung in die Tierpsychologie auf experimenteller und ethologischer Grundlage. I. Bd. Die Sinne der Wirbellosen. Leipzig 1913.
- Künkel, K., Zur Lokomotion unserer Nacktschnecken. In: Zool. Anz., 26. Bd., 1903.

- Mangold, E., Sinnesphysiologische Studien an Echinodermen. Ihre Reaktionen auf Licht und Schatten und die negative Geotaxis bei *Asterina*. In: Ztschr. allg. Physiol., 9. Bd., 1909.
- Gehörsinn und statischer Sinn. In: H. Winterstein's Handbuch d. vergl. Physiol., 4. Bd., Jena 1912.
- Pütter, A., Vergleichende Physiologie. Jena 1911.
- Reichel, L., Über die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten. In: Zool. Beitr. (A. Schneider), 2. Bd., 1890 (auch Diss. Breslau 1888).
- Über das Byssusorgan der Lamellibranchiaten. In: Zool. Anz., 10. Bd., 1887.
- Schmidt, W., Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken (Diss.). In: Jenaische Ztschr., 48. Bd., 1912.
- Seydel, E., Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten. In: Zool. Jahrb. Abt. Anat., 27. Bd., 1909.
- Simroth, H., *Mollusca*. In: Bronn, Klassen und Ordnungen des Tierreichs. 3. Bd., 1892—1913.
- Tschachotin, S., Die Statocyste der Heteropoden (Diss.). In: Ztschr. wiss. Zool., 90. Bd., 1908.
- Wallengren, H., Zur Biologie der Muscheln. 1. Die Wasserströmungen. — 2. Die Nahrungsaufnahme. In: K. Fysiogr. Sällsk. Handl. Lund, 16. Bd., 1905.
- Walter, H. E., The behaviour of the Pond-Snail *Limnaeus elodes* Say. In: Cold Spring Harbor Monogr. Brooklyn Nr. 6, 1906 (Ref. Zool. Jahresber. Neapel, 1906).
- Weltner, W., Zur Entwicklung von *Dreissensia*. In: Zool. Anz., 14. Bd., 1891.

Berichtigungen.

S. 372 Zl. 15 v. u. ist zu lesen sogenannter statt sogenannten.

„ 373 ist die Fig. 1 durch nebenstehende Fig. 1 zu ersetzen.

„ 374 1. Zl. ist negativ-geotaktischem statt negativ-geotaktischen zu lesen.

„ 375 muss Fig. 2 folgende Erklärung erhalten: Fig. 2. *Arion empiricorum* Fér. und *Limax agrestis* L. fliehen negativ-geotaktisch aus dem Wasser. (Bei Tageslicht aufgenommen.)



Fig. 1. Zwei *Arion empiricorum* (Fér.) im Begriffe der Selbstwendung. (Im Dunkeln aufgenommen.)

„ 376 sind unter die Figuren folgende

Erklärungen zu setzen: Fig. 3a. *Limax agrestis* L. „übergeht“ einen Winkel. — Fig. 3b. *Limax agrestis* L. kriecht den Winkel voll aus. — Fig. 4. Erklärung vergl. Text!

„ 381 Zl. 21 v. o. lies: Kriechtiere statt Kriehtiere.

„ 381 „ 16 v. u. lies: Lokomotion an der statt Lokomotion zu der.

„ 382 ist unter Fig. 5 zu setzen: Fig. 5. Erklärung vergl. Text!

„ 383 Zl. 19 v. u. kommt hinter Muskelsinn ein Komma zu stehen.

„ 385 „ 19 v. o. fällt das Wort irgendwie fort.

Die Vorfahren der Kugelfische.

Von Dr. med. Otto Thilo in Riga.

Ich habe schon vor Jahren nachgewiesen, dass bei einigen nahen Verwandten der Kugelfische die Anfänge eines Luftsackes bemerkbar sind (10). Diese Anfänge bestehen in einer dauernden

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1914

Band/Volume: [34](#)

Autor(en)/Author(s): Baunacke W.

Artikel/Article: [Studien zur Frage nach der Statocystenfunktion. II. Noch einmal die Geotaxis unserer Mollusken. 496-523](#)