Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken.

Von

Dr. Willy Schmidt, Frankfurt a. O.

Mit Tafel XXV und 19 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Jena.)

Geschichtlicher Überblick.

In einem geschichtlichen Überblick über die Erforschung der Gastropodenstatocyste müßte man eigentlich die Namen aller derer nennen, die etwa seit dem Jahre 1840 genauere anatomische Untersuchungen über die Gastropoden angestellt haben. Doch seien hier nur diejenigen erwähnt, die Einzelstudien über die Statocysten getrieben und wesentlich zur Klärung ihres Baues und ihrer Funktion beigetragen haben.

Die erste Arbeit, welche sich mit der Statocyste der Gastropoden beschäftigt — gesehen hatte, das Organ Delle Chiaje (7) schon 1825 bei Pterotrachea — ist die von Eydoux und Souleyet (8) aus dem Jahre 1838, aus demselben Jahre, in dem auch Pouchet (30) das Organ zum ersten Male sah, doch nicht wußte, welche Bedeutung es hat. 1839 machte Krohn einige Mitteilungen über die Statocyste und zwar besonders über die Statocystenform und -lage. Zwar wurden unsere Kenntnisse dadurch wesentlich bereichert, doch noch im Jahre 1841 hielt van Beneden das Organ für ein besonderes Ganglion und Allmann (1) 1845 sogar für das Auge. In einer Arbeit von Siebolds finden wir das Organ zuerst im Jahre 1843 als ‚Gehörblase“ bei einer größeren Zahl von Schnecken behandelt. Die Resultate der weiteren Statocystenforschungen sind dann zerstreut in den verschiedensten anatomischen Abhandlungen zu finden.

Gegen Mitte des 19. Jahrhunderts wußte man über das Organ etwa folgendes: Es kommt wie bei anderen Mollusken so auch bei den Gastropoden vor, bei denen es immer aus einer Blase besteht, die eine innere epitheliale Wand und eine äußere Hülle besitzt. Die Zellen des inneren Epithels sind von verschiedenartiger Gestalt und tragen meist Wimperhaare. Die Blase ist von einer hellen Flüssigkeit erfüllt, durch die sie prall erhalten wird, und in der sich Otolithen befinden. Zur Blase führt ein Nerv, der bald lang ist, bald kurz. Moquin-Tandon (26) verwertete die bis dahin gewonnenen Erfahrungen in seinem Werke über die Mollusken Frankreichs, ging aber etwas irre, insofern als er die Befunde bei Pulmonaten auf Paludina übertrug und so die beiden Gehörblasen als Ringe auf die Pedalganglien von Paludina vivipara aufzeichnete, während sie ja in Wirklichkeit hier an einer ganz anderen Stelle liegen.

Umfassendere Untersuchungen stellten dann Leuckart 1854 (20), 1855 Gegenbaur (10), 1856 Adolf Schmidt (34) an. Die beiden ersteren beschäftigten sich hauptsächlich mit der Klasse der Heteropoden, während Adolf Schmidt sich mit Pulmonaten befaßte. Er teilte mit, daß an der Ohrblase noch ein besonderer „Gehörgang“ vorhanden sei, der nach außen zur Haut führe. Da man einen solchen Gang bei den Cephalopoden kannte, war man geneigt, sich beide als ähnliche Bildungen vorzustellen. Leydig (21, 22) wollte nun durch eigene Untersuchungen sich von der Anwesenheit des Ohrkanals bei Gastropoden überzeugen, fand jedoch, daß kein Gehörgang nach außen führe, sondern daß ein kurzer Stiel den Ansatz ans Gehirn bezwecke. Trotzdem Leydig dies schon 1863 feststellte, fanden sich die Angaben Adolf Schmidts noch in einer Arbeit von Boll (3) 1869 und in Gegenbaurs 1870 (9) vergleichender Anatomie. Die meisten Untersuchungen dieser Zeit erstreckten sich auf die Heteropoden, weil bei ihnen das Organ groß und der Körper des Tieres durchsichtig ist. Und alle Forscher wandten besonderes Interesse der Art der Innervierung des Organs zu. Bis 1860 glaubte man, die Ohrblase werde vom Pedalganglion innerviert, dem sie ja so eng anliege. Doch im Laufe der nächsten Zeit stellte sich heraus, daß die „Otocyste“ vom Cerebralganglion aus innerviert werde, und zwar stellten Milne Edwards (25), Huxley (12, 13), Leydig (24) u. a. es für die Heteropoden fest, de Quatrefages (31), Allmann (1), Hancock (11) und Embleton (11) für einige Opistobranchier.

Für die Prosobranchier und Pulmonaten blieb die alte Ansicht von der Innervierung der Otocyste durch das Pedalganglion bestehen, sodaß also bei einigen Ordnungen die Innervierung durch das Cerebral- bei anderen durch das Pedalganglion stattfinden sollte. Lacaze Duthiers, der zunächst auch annahm, daß die Otocyste der Pulmonaten vom Pedalganglion innerviert werde, stellte 1868 (12) neue Untersuchungen an und fand, daß die Otocysten in innigem Zusammenhang mit dem Cerebralganglion stehen.

Durch seine Mitteilungen angeregt, stellte Leydig (22) seinerseits neue Untersuchungen an bei einigen Pulmonaten und Prosobranchiern und sah die Angaben von Lacaze Duthiers bestätigt, 1871.

Die Lage der Otocyste war in der Hauptsache allgemein richtig bekannt, auch über ihre Größe wußte man schon vor Leydig Bescheid, wenn wir von einigen Abbildungen des französischen Forschers Moquin-Tandon (26) absehen, der in seiner Arbeit Zeichnungen liefert, die über die Größe des Organs irrige Vorstellungen erwecken. Die Histologie war um das Jahr 1870 bei den Heteropoden bedeutend genauer bekannt als bei den Pulmonaten und Prosobranchiern. Dort wußte man schon einiges über die Funktion des Organs, während man hier noch im Unklaren über die Struktur war. Auf die Untersuchungen Leydigs und Lacaze-Duthiers in diesem geschichtlichen Überblick genauer einzugehen, halte ich nicht für nötig, weil ich die Resultate ihrer Arbeiten an den betreffenden Stellen meiner Arbeit diskutieren werde. Mit Ausnahme einer Arbeit sind seit Leydig und Lacaze-Duthiers keine erwähnenswerten Arbeiten veröffentlicht worden, in denen Neues über die Statocysten geboten ist. Jene Arbeit ist die von Plate (30) über Janella. Er stellt zunächst die Größe des Organs genau fest, die Stärke des Epithels und macht dann wertvolle histologische Mitteilungen, die ich an den betreffenden Stellen meiner Arbeit diskutieren werde. Während über die Otocysten der Pulmonaten und Prosobranchier seit Leydig bis heute keine Spezialabhandlungen mehr erschienen sind, erfreute sich die Heteropoden-Statocystenforschung einer regen Förderung. 1875 beschäftigte sich Ranke (33) mit der „Otocyste", doch weit wichtiger als seine Arbeit war die von Claus (4, 5), der die gefundenen Tatsachen sehr genau beschrieb und richtig zu würdigen verstand. Seine Abbildung der Heteropoden-Statocyste wurde als Beispiel für eine Mollusken-Statocyste in alle Lehrbücher

aufgenommen, und man glaubte, jetzt seien die Verhältnisse genau geklärt und deswegen eine weitere Untersuchung überflüssig. Erst über 20 Jahre später begann man wieder sich mit der Frage zu beschäftigen. Delage (6) war der erste, welcher die Lehre von den Otocysten als Gleichgewichtsorganen begründete, und andere Forscher bestätigten durch Versuche bei Arthropoden, Ctenophoren, Medusen und Cephalopoden diese Lehre. Mit Heteropoden (Pterotrachea) machte Ilyin (14) in dieser Richtung Versuche und fand, daß die Otocyste keine Beziehung zu Schallempfindungen hat und wahrscheinlich der Erhaltung des Gleichgewichtes dient, somit also als „Statocyste" zu bezeichnen wäre. Der neuesten Zeit gehört eine Arbeit an von Sergei Tschachotin 1908 (38), die sehr exakte Mitteilungen über Bau und Funktion der Statocyste enthält, die besonders biologisch sehr interessant und bedeutungsvoll ist und in Hinsicht auf die Untersuchungsmethoden zur Feststellung der Funktion als Gleichgewichtsorgan wichtig ist.

Untersuchungsmethoden.

Die Statocyste und im Zusammenhang damit das Nervensystem aller genannten Tiere wurde sowohl in frischem Zustande wie nach vorangehender Behandlung mit Reagentien untersucht. Um das Gehör- bzw. statische Organ in möglichst frischem unverändertem Zustande zu bekommen, wurde jedes Tier, während es umherkroch, vorsichtig von seiner Unterlage emporgehoben und ihm dann mit einem schnellen Schnitt der Kopf mit dem Schlund vom Leibe getrennt. Bei Landformen trat dabei eine starke Schleimabsonderung ein, die besonders bei Arion empiricorum störend war und das Herauspräparieren des circumösophagealen Ganglienkomplexes erschwerte. Die Wasserformen Limnaea stagnalis, Planorbis corneus und Paludina vivipara machten in dieser Hinsicht weniger Schwierigkeiten. Dagegen ergaben sich für die Präparation bei Paludina andere Hindernisse, die schon vor mir verschiedene Autoren erwähnen. Die Tiere sind sehr vorsichtig und kommen, wenn sie einmal gestört worden sind, nur nach langer Zeit wieder aus ihrem Gehäuse heraus. Berührt man sie auch nur sehr wenig, so ziehen sie sich sofort zurück und verschließen die Öffnung der Schale mit ihrem Deckel. Kommen sie wirklich aus der Schale heraus, so erscheint wenig mehr als der Kopf, sodaß der

Ganglienschlundring noch innerhalb des Gehäuses liegt. Ich ging dann so vor, daß ich die Schale von der Mündung aus ziemlich weit abpräparierte und dann da, wo die Kiemen beginnen, mit der Schere den Kopf und Schlund von den noch in der Schale steckenden Resten trennte. — In allen Fällen ließ ich den abgeschnittenen Kopf mit dem Schlund sofort in eine 0,6prozentige physiologische Kochsalzlösung fallen, in der ich die Schnecke vom Rücken her öffnete, so daß der Ganglienschlundring sichtbar wurde, den ich durch Zerschneiden der Nerven freilegte. Derselbe wurde dann sofort in die Fixierungsflüssigkeit getan, in der er einige Stunden, je nach Vorschrift, verblieb. Von den beiden angewendeten Lösungen, der HERMANNschen und der ZENKERschen, lieferte die letztere klarere Bilder, sodaß ich ihr schließlich den Vorzug gab. — Die weitere Untersuchung erfolgte teils an Totalpräparaten, die durch Canadabalsam aufgehellt waren, teils auf Schnitten von 5—10 μ Dicke. Als Färbung wurde im letzteren Falle die Eisenhämatoxylinmethode in Kombination mit nachfolgender Eosinfärbung angewandt.

Totalpräparate von isolierten Statocysten stellte ich auf folgende Weise her: Aus dem circumösophagealen Ganglienkomplex löste ich die Pedalganglien mit den daraufliegenden Statocysten heraus und quetschte sie vorsichtig zwischen zwei Objektträgern. Dann kamen die Statocysten deutlicher zum Vorschein und es war nicht schwer, sie allerdings mit einem geringen Teil des umgebenden Bindegewebes von den Pedalganglien abzutrennen. Die Statocysten wurden dann mit ZENKERscher Lösung fixiert und mit Hämatoxylin nach DELAFIELD, mit Alaunkarmin oder Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN gefärbt. Von den drei Färbemethoden erwies sich die Heidenhainfärbung als die geeignetste. Erst die Bilder dieser Totalpräparate ermöglichten es, eine klare Vorstellung von den auf Schnitten gefundenen Tatsachen zu gewinnen.

Die in den Statocysten enthaltenen Statolithen auf Schnitten zu untersuchen, ist unmöglich, da durch die vorangehende lange Behandlung mit Fixierungs- und Färbeflüssigkeiten ihre anorganische Substanz aufgelöst, und die organische zum Schrumpfen gebracht wird. Ich untersuchte die Statolithen daher in ganz frischem Zustande im Blut der Schnecke oder an Glyzerinpräparaten. Die Pedalganglien quetschte ich vorsichtig zwischen zwei Objektträgern so lange, bis die Statocystenwand an einer Stelle platzte, und die Statolithen heraustraten und frei zu liegen kamen.

Nur ganz ausnahmsweise gaben einige gefärbte Totalpräparate gute Bilder der Steinchen.

Es lag nahe, die Statolithen auch auf ihre chemische Zusammensetzung und ihr optisches Verhalten hin zu untersuchen. Näheres darüber findet sich in dem betreffenden Abschnitt bei Helix pomatia.

I. Prosobranchiata.

An die Spitze der Untersuchung ist naturgemäß von unseren Süßwasserschnecken Paludina zu setzen, da diese Form als Prosobranchier zweifellos einen ursprünglicheren Typus als die Lungenschnecken repräsentiert. Wie die Organisation des ganzen Körpers, so nimmt auch der Aufbau der Statocyste gegenüber den Lungenschnecken, denen sämtliche übrigen untersuchten Formen angehören, eine Sonderstellung ein.

Paludina vivipara (Rossmässler).
(Lebendig gebärende Sumpfschnecke.)
Taf. XXV, Fig. 1–3.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Von den Schwierigkeiten, die gerade Paludina der Untersuchung entgegensetzt, war schon in dem Kapitel über die Untersuchungsmethoden die Rede. Die Verschiebungen der Ganglienkomplexe sind so bedeutend, ihre daraus sich ergebenden Gestaltsverhältnisse so mannigfach, daß man zuweilen glaubt, die Ganglienkomplexe verschiedener Schneckenformen vor sich zu haben.

Bei Paludina ist das Zentralnervensystem in Form eines Ringes um den Schlund gelagert, nur sind die einzelnen Ganglien weiter voneinander entfernt und deswegen durch längere Commissuren verbunden. Öffnet man die Schnecke vom Rücken her, so findet man zunächst dorsal vom Schlund gelegen den circumösophagealen Ganglienkomplex, bestehend aus zwei Cerebralganglien, die untereinander durch die Cerebralcommissur verbunden sind. Durch die von den Cerebralganglien auslaufenden zwei Cerebropedal- und zwei Cerebrovisceralcommissuren wird man weiter geführt zu den infraösophagealen Ganglien und zwar zunächst zu zwei Pedal- und zwei Pleuralganglien, von denen die ersteren tiefer und weiter nach vorn liegen, dann zu dem etwas über den Darm hinübergerückten rechten Parietal- oder Supra-

intestinalganglion und dem unter dem Darm hindurchgerückten linken Parietal- oder Subintestinalganglion und schließlich zu dem Visceralganglion. Erwähnt seien noch zwei Buccalganglien, die unterhalb des Darmes dem Pharynx aufliegen. — Die Cerebrovisceralconnektive kreuzen sich in ihrem Laufe, d. h. die Commissur, welche vom Visceralganglion über das Subintestinalganglion läuft, geht zum rechten Pleuralganglion, und die vom Visceralganglion über das Supraintestinalganglion laufende Commissur geht zum linken Pleuralganglion, so daß wir hier ein streptoneures Nervensystem haben.

Die Statocysten, von denen hier die Rede sein soll, liegen im Gegensatz zu ihrer Lage bei den Pulmonaten nicht fest auf den Pedalganglien, sondern sie finden sich frei in das Körpergewebe eingebettet. Man findet sie, indem man zunächst den unteren Schlundganglienkomplex aufsucht. Unter diesem läuft ein Blutgefäß für den Fuß, und geht man von diesem aus in gleicher Höhe nach rechts und links, so stößt man auf die Statocysten. Sie haben keinerlei Verbindungen mit einem infraösophagealen Ganglion, sondern sind nur mit den Cerebralganglien durch die Statocystennerven verbunden.

Deutlicher als bei irgendeiner anderen Schnecke kann man bei Paludina vivipara feststellen, daß die Form der Statocyste eine Kugel ist. Zwar wird diese Form durch das umgebende Bindegewebe etwas verschleiert, aber, da dieses Bindegewebe verhältnismäßig locker ist, läßt es die Kugelform durchscheinen, die zudem an Totalpräparaten und Schnitten deutlich hervortritt. Auch schon bei Embryonen ist die Gestalt der Statocyste eine Kugel. Hier löst sie sich ungemein leicht aus dem schützenden Bindegewebe heraus.

Die Statocysten von Paludina sind verhältnismäßig groß und deswegen schon mit bloßem Auge leicht zu sehen. Ich stellte fest, daß sie bei erwachsenen Individuen einen Durchmesser von 400—450 μ = 0,40—0,45 mm und nicht, wie Leydig angibt, $^1/_4'''$ = 0,250 mm haben, doch schwankt der Wert natürlich etwas nach dem Alter der Tiere, wenn auch nicht viel.

2. Histologischer Aufbau der Statocyste.

Für das Studium histologischer Einzelheiten genügen Totalpräparate nicht, und deswegen nahm ich Schnittserien zu Hilfe, die aber auch nur zusammen mit ersteren ein klares Bild der Statocyste ergeben. Man erkennt sofort an jedem Schnitt, daß

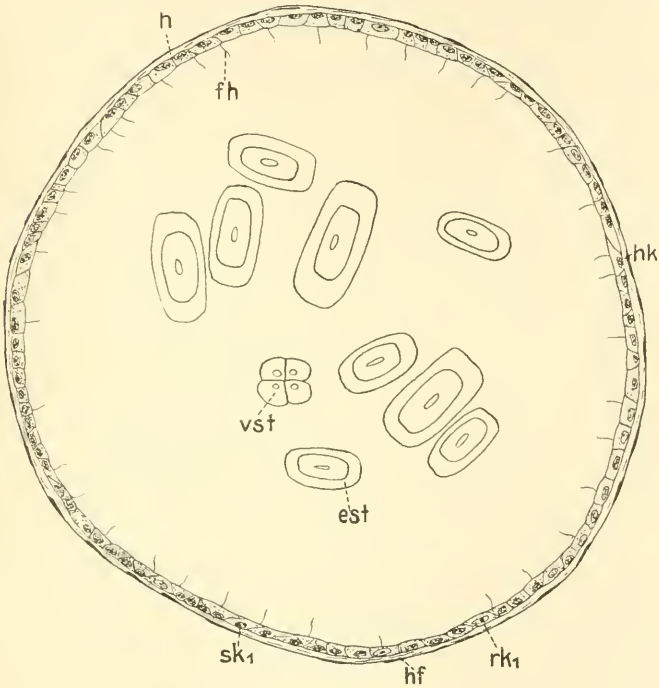
eine eigentliche Statocystenwand vorhanden ist, die außen von einer Hülle umgeben ist.

Zunächst will ich die eigentliche Statocystenwand beschreiben, deren Zellen die Träger der Sinnesempfindung sind. Im normalen Zustand besitzt die Wand an allen Stellen die gleiche Stärke von 6—8 μ. Von einer wulstig verdickten Stelle im Epithel, wie sie LEYDIG bei einigen Schnecken angibt, habe ich bei Paludina wie bei den Pulmonaten, ausgenommen Limnaea stagnalis, nichts bemerken können. In ihrem feineren histologischen Bau weicht die Statocyste wesentlich von den später behandelten Formen ab. Insgesamt lassen sich in der Statocystenwand zwei Arten von Zellen unterscheiden, für die sich schwer ein die Zellen gut charakterisierender Name finden läßt. Von diesen beiden Zellformen entspricht die eine den Riesenzellen, die andere den Syncytialzellen der später beschriebenen Schnecken-Statocysten. Die zwei Zellformen bilden ein Pflasterepithel, ihre Elemente sind ungefähr gleich groß und besitzen im allgemeinen die gleiche Gestalt.

Kommen wir zunächst zu den Zellen, die ich in Vergleich stelle mit den Riesenzellen, die wir bei allen untersuchten Pulmonaten finden werden. Sie liegen zerstreut ohne eine bestimmte Anordnung oder Lagebeziehung in der Statocystenwand, unterscheiden sich in ihrer Form und Größe nicht allzusehr von der zweiten Zellform. Sie sind bald mehr rund, bald mehr polygonal. Ihr Zellplasma enthält Körnchen, die sich leicht färben und an Chromatinkörnchen erinnern, außerdem Vakuolen in manchmal großer Zahl (Taf. XXV, Fig. 1 *v* und 3 *v*). Der Kern (Textfig. 1 rk_1), der keine bestimmte Lage im Zellplasma einnimmt, zeigt stets einen regelmäßigen, bald kreisförmigen, bald ellipsoiden Umriss und ist seitlich zusammengedrückt, so daß er linsenförmige Gestalt hat und auf Schnitten, wie Taf. XXV, Fig. 3 rk_1 zeigt, meist einen spindelförmigen Umriß aufweist. Das Kernplasma enthält zahlreiche leicht färbbare Chromatinkörnchen, zudem findet man in ihm immer ein Kernkörperchen, und in der linsenförmigen Form wie in dem Besitz des Kernkörperchens erinnern die Kerne dieser Zellen an die der Riesenzellen der Pulmonaten.

Die zweite Zellform, die ich, wie schon gesagt, in Parallele zu den Syncytialzellen setze, gleicht in Gestalt und Größe den eben beschriebenen Zellen, auch enthält das Plasma die bei allen beobachteten Formen vorkommenden leicht färbbaren Körnchen. Wie jene den Riesenzellen vergleichbaren Zellen haben sie in

ihrem Innern zahlreiche kleine Vakuolen (Taf. XXV, Fig. 3 *v*) von kugelförmiger Gestalt, dagegen sind im Gegensatz zu jenen Zellen ihre meist der äußeren Peripherie der Statocystenwand anliegenden Kerne unregelmäßig gestaltet, bald groß, bald klein, stärker mit Chromatinkörnchen erfüllt und ohne Kernkörperchen Taf. XXV, Fig. 3 sk_1). Die Gesamtheit der eben beschriebenen Zellen kann man mit den Syncytien der Pulmonaten in Vergleich stellen, weil wie dort die Syncytien so hier diese Zellen den Hauptteil der Wand



Textfig. 1. *fh* Flimmerhärchen; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *hf* Hüllfaser; rk_1 den Riesenzellen analoge Zellen; sk_1 den Syncytialzellen analoge Zellen; *est* Einzelstatolith, *vst* Viellingsstatolith. 300 : 1.

bilden, und weil wie dort die Syncytialkerne um die Riesenkerne so hier ihre Kerne sich um die den Riesenkernen vergleichbaren Kerne lagern.

Quetscht man die lebendfrische Statocyste eines Embryos oder jungen Tieres, so erkennt man gut eine flimmernde Bewegung der Statolithen, die bei älteren Tieren in der Lebhaftigkeit sehr nachläßt. Die Ursache dieser Flimmerbewegung, die durch geringe chemische oder physikalische Einflüße sofort zum Verschwinden gebracht werden kann, ist eine innere Flimmeraus-

kleidung der Epithelwand, was jedoch nur an gefärbten Schnitten und bei starker Vergrößerung nachweisbar ist. Man sieht dann, daß viele Zellen Flimmerhärchen tragen, die etwa 8 μ lang sind (vgl. Textfig. 1 und Taf. XXV, Fig. 3*fh*), somit der Stärke von Wand und Hülle entsprechen. Soweit es sich erkennen läßt, sind alle Härchen gleichmäßig lang und dünn und voneinander etwa um das zwei- bis vierfache ihrer Länge entfernt, so daß kleinere Statolithen der Statocystenwand aufliegen können, ohne die Härchen zu berühren, was bei den Pulmonaten, wie wir sehen werden, nicht möglich ist. Den Härchen kommt wahrscheinlich die Funktion der Sinnesübertragung zu, indem sie den von den Statolithen auf sie ausgeübten Druck den Sinneszellen selbst übermitteln.

Wir kommen nun zu der äußeren Hülle. Zunächst vermutete ich, daß die oben beschriebene Statocystenwand, die doch sehr fein und empfindlich ist, bei Paludina von einer stärkeren Hülle umgeben wäre als bei den Pulmonaten, liegt die Statocyste doch hier nicht dem Pedalganglion auf, sondern frei abseits des Nervensystems.

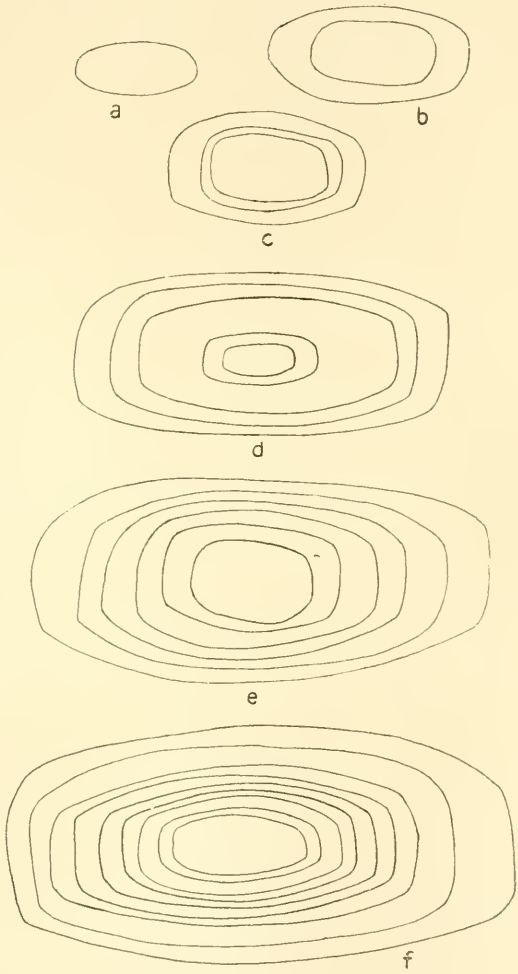
Doch fand ich meine Vermutung nicht bestätigt, sondern konnte eher das Gegenteil bemerken. Die äußere Hülle ist bei Paludina zarter als bei den Pulmonaten und nur 2—3 μ dick. (Textfig. 1 *h* und Taf. XXV. Fig. 3 *h*). Sie ist bindegewebiger Natur und lagert sich eng an die Epithelwand an, so daß es besonders bei älteren Tieren nicht leicht ist, das Bindegewebe zu entfernen, ohne die Wand zu verletzen. Ihre stark in die Länge gezogenen zarten Fasern (Textfig. 1 *hf* und Taf. XXV, Fig. 3 *hf*) schmiegen sich gleichmäßig der Wölbung der Statocystenwand an. Der bedeutenden Streckung der Bindegewebsfasern folgen auch die Kerne, die zum größten Teil an der äußeren Peripherie der Hülle liegen und so stark in die Länge gedehnt sind, daß man oft den Eindruck hat, als ob es stark gefärbte Fasern wären (Textfig. 1 *hk* und Taf. XXV, Fig. 3 *hk*). Unregelmäßig in der Hülle und in dem unmittelbar daran anschließenden Bindegewebe zerstreut sind endlich noch rundliche Pigmentkörnchen (Taf. XXV, Fig. 3 *p*).

3. Statolithen.

Im Innern der Statocyste läßt sich schon bei schwacher Vergrößerung eine große Zahl kleiner Körperchen festellen, die sog. Statolithen.

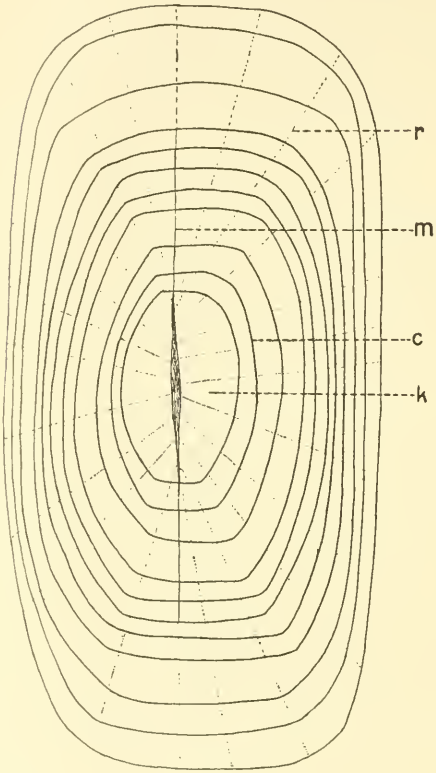
Lage, Zahl und Größe derselben schwankt nach den verschiedenen Altersstadien der betreffenden Schnecken.

Was zunächst die Lagerung anbetrifft, so liegen die Steinchen bei jungen Paludinen locker, meist ganz frei in der Statocyste, während sie bei älteren Tieren zu kompakten Massen zusammengehäuft sind. Es finden sich in jedem ausgewachsenen Bläschen durchschnittlich 200 Statolithen. Embryonen und jüngere Tiere haben je nach ihrem Alter weniger. So fand ich ganz junge Statocysten, die noch gar keine Statolithen enthielten, andere, die 3, 10, 20 und mehr aufwiesen. Bei so geringer Anzahl sind sie leicht zu zählen. Bei alten Paludinen muß man die Bläschenwand durch vorsichtigen Druck zum Bersten bringen und die Steinchen herausquellen lassen, um ihre Zahl einigermaßen genau festzustellen. Aufgefallen ist mir in mehreren Fällen, daß manche Tiere in der einen Statocyste schon 20—30 Statolithen haben, während in der anderen noch kein einziger Statolith zu sehen ist, daß also die Abscheidung der Statolithen so ungleichmäßig stattfinden kann.



Textfig. 2. Statolithenentwicklung. 712 : 1. *a* Statolithenkern; *b* zweischichtiger Statolith; *c* dreischichtiger; *d* (vier-) fünfschichtiger; *e* sechsschichtiger; *f* neunschichtiger Statolith.

Die Größe der Statolithen unterliegt bedeutenden Schwankungen, doch ist sie unter allen Umständen auffällig bedeutend gegenüber den Pulmonaten. Die größten Statolithen erreichen eine Länge von etwa 100—120 μ und eine Breite von 45—50 μ, und zwar fanden sich so große Steinchen schon bei Embryonen vor. Die kleinsten Statolithen sind etwa 100mal kleiner als die größten, und zwischen diesen kommen alle Größenstufen vor. Bei ausgewachsenen Paludinen finden wir neben kleineren etwa 30—40 große Statolithen. Die verschiedenen Größen sind wohl als Entwicklungsstufen aufzufassen.



Textfig. 3. Einzelstatolith. 1012:1. *c* konzentrische Schale; *k* Statolithenkern; *m* mediane Längslinie; *r* radiäre Streifung.

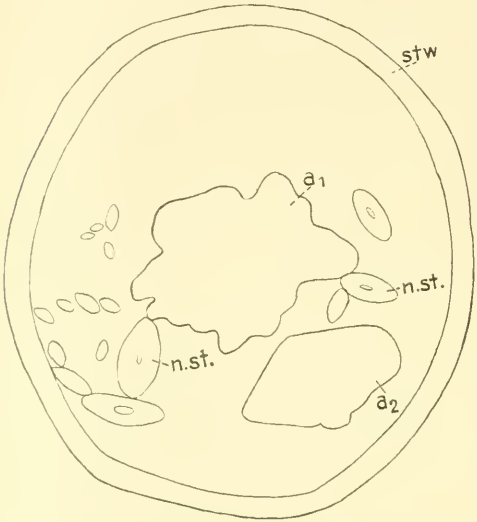
Auch die Form der Statolithen ist verschieden, vor allem nach dem Alter der Tiere, doch wechselt sie auch bei demselben Individuum. Stets sind die Statolithen flach zusammengedrückt, bei Embryonen von ellipsenförmigem, an beiden Polen zugespitztem Umriß, bei erwachsenen Paludinen länglich ellipsoid und an den Polen stark abgeplattet (Textfig. 2).

Wendet man starke Vergrößerung an, so ist sehr deutlich ein konzentrisch schaliger Aufbau der Statolithen zu bemerken. Paludina weist bis zu 10 solcher deutlich sichtbarer Schalen auf (Textfig. 3). Daneben kommen aber noch Schichten vor, die man mehr ahnt als sieht. Auf den Abbildungen habe ich nur die schärfer hervortretenden Schichten gezeichnet, weil beim Zeichnen die feinen Schichten immer noch zu stark erscheinen würden. Entsprechend der länglichen Form der Statolithen sind die einzelnen Schichten an den Polen breiter als an den Seitenteilen.

— Es lassen sich nun Statolithen mit 1, 2, 3 bis 10 der beschriebenen konzentrischen Streifen nachweisen, und daraus darf man wohl schließen, daß diese verschiedenen Zustände eine Entwicklungsreihe der Statolithen repräsentieren, indem sich um einen innersten Kern, der bald größer bald kleiner erscheint, von Zeit zu Zeit eine neue Schicht herumlagert, daß also bisweilen ein kleiner Stillstand im Wachstum eintritt, nach dem die Entwicklung weitergeht, zumal die kleinsten Statolithen stets auch die wenigsten Streifen zeigen. Textfig. 2 *a* stellt einen Statolithen dar, der dem erwähnten innersten Kern entsprechen würde, und der eine Länge von 23 μ und eine Breite von 10 μ besitzt. Textfig. 2 *b* zeigt einen Statolithen, bei dem sich um den innersten Kern schon eine zweite Schicht konzentrisch herumgelagert hat, sodaß er auf eine Länge von 38 μ und eine Breite von 19 μ herangewachsen ist. In Textfig. 2 *c* ist ein Statolith mit einer dritten angelagerten Schicht abgebildet, der eine Länge von 40 μ und eine Breite von 22 μ besitzt Der Statolith von Textfig. 2 *d* zeigt fünf konzentrische Schalen, ist 70 μ lang und 30 μ breit, der von Textfig. 2 *e* besteht aus sechs Schalen und hat eine Länge von 87 μ und eine Breite von 39 μ, der von Textfig. 2 *f* endlich weist neun Schichten auf. Es sind nicht alle innersten Kerne so groß wie der in Fig. 2 *a* beschriebene, sondern bald größer, bald kleiner, und auch die übrigen Maße in der Entwicklungsreihe wechseln. — Die mediane Sagittalebene wird von einer Linie durchzogen, deren Entstehung und Bedeutung mir unklar blieb. Sie ist so zart angedeutet, daß sie auf Zeichnungen zu dick erscheint. Am besten sieht man sie bei ihrem Verlauf durch den Kern; nach den Seiten zu nimmt sie an Deutlichkeit ab. Vielleicht ist diese Linie eine etwas stärker ausgeprägte Radialfaser, da neben der beschriebenen bei allen untersuchten Formen vorhandenen konzentrisch schaligen Struktur noch eine zweite radialfaserige von zartester Ausbildung vorhanden ist. Dieselbe strahlt nicht von einem Punkte aus, sondern von einem kurzen mittleren Stück der erwähnten Längslinie, soweit sie etwa durch den Kern läuft. Textfig. 3 zeigt einen Statolithen bei starker Vergrößerung, der 11 deutlich sichtbare und zwischen diesen noch mehrere weniger deutliche konzentrische Schalen und außerdem die Längslinie und die von ihrem mittleren Teile ausstrahlende Radialfaserung erkennen läßt.

Bisher war nur die Rede von Statolithen, die einen Kern haben, um den sich die Schalen herumlagern — sie mögen als

Einzelstatolithen bezeichnet werden. Doch sind neben diesen solche vorhanden, die aus zwei, drei oder vier Einzelstatolithen zusammengesetzt erscheinen. Der Umriß z. B. eines vierteiligen Statolithen ist ein Quadrat mit abgerundeten Ecken und mit in der Mitte eingeschnürten Seitenteilen. Der Kern der einzelnen Teilstatolithen ist dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt, der schalige und radialfaserige Aufbau ist aber bei jedem einzelnen von ihnen vorhanden (Textfig. 1 *vst*). Diese aus mehreren Einzelstatolithen bestehenden Statolithen werden wir bei allen übrigen untersuchten Formen wiederfinden. Neben diesen mehr oder weniger regelmäßigen Statolithen fand ich bei einem Embryo im Innern der Statocyste zwei merkwürdige Gebilde, nämlich lichtbrechende Körper aus der gleichen Substanz wie die Statolithen, von denen einer (Textfig. 4a_2) einen annähernd fünfeckigen, der andere (Textfig. 4a_1) einen unbestimmbaren Umriß mit vielen knollenähnlichen Vorsprüngen hatte.



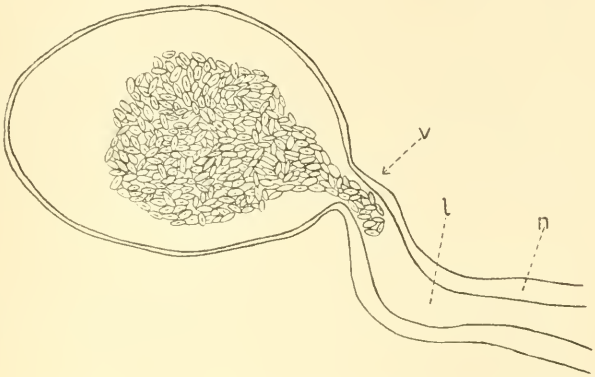
Textfig. 4. Inhalt der Statocyste eines jüngeren Tieres. 375:1. a_1 und a_2 anormale Statolithenbildung; *nst* normale Statolithen; *stw* Statocystenwand.

Sie waren etwa 20 bis 50 mal größer als die neben ihnen in derselben Blase liegenden Statolithen. Welche Bedeutung diesen Gebilden zukommt, läßt sich schwer sagen. Da ich sie nur einmal bei der großen Zahl der untersuchten Embryonen und älteren Tiere fand, darf man wohl annehmen, daß wir es hier mit etwas Anormalem zu tun haben, daß etwa aus einer der Statolithenbildung dienenden Flüssigkeit nicht normale Statolithen, sondern diese unregelmäßigen einem Haufen verschmolzener Statolithen gleichenden Körper auskristallisiert sind.

4. Statocystennerv (Textfig. 5).

Der Statocystennerv zeigt bei Paludina vivipara ähnlichen Bau wie bei den Pulmonaten. In seinem allgemeinen Verlauf

ist er am besten an ungefärbten Totalpräparaten zu sehen, weil er an gefärbten Präparaten durch das sich stärker färbende umliegende Gewebe leicht verdeckt wird. Der Nerv kommt vom Cerebralganglion und läuft in gleichmäßiger Stärke bis dicht vor die Statocyste, dann verengert er sich etwas und mündet ein wenig trichterförmig erweitert in die Statocyste. Kurz vor der verengten Stelle macht er einen schwachen Knick. Daß der Nerv hohl ist, wie ihn schon LEYDIG angibt, läßt sich bei jungen und alten, besser bei jungen Paludinen feststellen, denn es gelingt hier leicht, durch Drücken der Statocyste zwischen zwei Objektträgern eine große Zahl der Statolithen in den Nerv zu pressen und darin zum Fortgleiten zu bringen (Textfig. 5).



Textfig. 5. Statocystennerv von Paludina vivipara nach einem lebenden Quetschpräparat. 300 : 1. *l* Lumen des Nerven; *n* Nerv; *v* verengte Stelle des Nerven.

Der Nerv setzt sich aus zahllosen sehr feinen, in der Richtung des Gesamtnerven verlaufenden Nervenfasern zusammen, die sich bei der Einmündung des Nerven in die Statocyste nach allen Seiten ausbreiten und die Zellen der Statocyste innervieren. Zwischen den sehr eng zusammenliegenden Nervenfasern lagern die Kerne des Nerven und zwar besonders zahlreich an der Mündung in die Statocyste. Sie haben die Größe der Statocystenzellenkerne, sind wie diese unregelmäßig gestaltet, von vielen feinen Chromatinkörnchen erfüllt, haben aber kein Kernkörperchen, soweit sich das erkennen ließ.

Auf Schnitten, welche die Statocysten von Paludina vivipara tangential treffen, bemerkt man deutlich, daß sich auf der bindegewebigen Hülle des Bläschens ein feines Geflecht zarter Muskelfasern ausbreitet, die im umliegenden Bindegewebe ihren

Ursprung haben. Tafel XXV, Fig. 2 gibt das Bild eines solchen Schnittes. Man erkennt daran zwei stärkere Muskelfasern, die sich nach mehreren Seiten in dünnere Fasern verzweigen und die Statocystenoberfläche überspannen. Von Kernen habe ich zwischen den Muskelfibrillen nichts entdecken können. Vermutlich dienen die Muskeln dazu, die Spannung der Statocystenoberfläche regulieren zu helfen.

II. Pulmonata.

Die nun folgenden Pulmonatenformen zeigen in ihrer Gesamtheit untereinander große Ähnlichkeit, weichen dagegen von der eben beschriebenen Form aus der Ordnung der Prosobranchier so sehr ab, daß man sie alle zusammen der Gattung Paludina gegenüberstellen kann. Doch will ich der Übersichtlichkeit wegen die beiden Hauptgruppen der Pulmonaten, die Basommatophoren und die Stylommatophoren, getrennt behandeln, zumal zwischen den beiden kleine Unterschiede im Bau der Statocyste immerhin zum Ausdruck gelangen.

A. Basommatophoren.

Zur Untersuchung der Statocystenverhältnisse bei den Basommatophoren wählte ich zwei in der Umgebung von Jena häufig vorkommende Gattungen, Limnaea und Planorbis.

1. Limnaea stagnalis (Linné).
(Spitzhorn-Schlammschnecke)
Taf. XXV, Fig. 4 und 5.

2. Planorbis corneus (Linné).
(Große Tellerschnecke, Posthörnchen)
Taf. XXV, Fig. 6—9.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Die Ganglienmassen des Schlundringes sind bei Limnaea zu einem kompakten Ring zusammengerückt, der den Schlund eng umschließt. An supraösophagealen Ganglien haben wir hier zwei Cerebralganglien, die untereinander durch die Cerebralcommissur, mit den unter dem Pharynx unterhalb der Austrittsstelle des Ösophagus liegenden Buccalganglien und mit den ventral vom Schlund gelegenen Pedal- und Visceralganglien durch je ein Commissurenpaar verbunden sind. Von infraösophagealen Ganglien

können wir drei Gruppen unterscheiden, die Gruppe der Visceral- die der Pleural- und die der Pedalganglien. — Zu den Visceralganglien gehören ein linkes und ein rechtes Parietalganglion und ein in der Mitte und etwas tiefer gelegenes eigentliches Visceralganglion. — Vor beiden Parietalganglien, ungefähr in derselben Ebene wie diese, liegen die beiden Pleuralganglien und vor diesen, aber etwas tiefer und in einer flachen Vertiefung der Sohle des Tieres die Pedalganglien.

Diesem Schlundring liegen die Statocysten auf und zwar den ellipsoidförmigen, doch nicht immer symmetrischen Pedalganglien an der den Visceralganglien zugelegenen Seite, in der Mitte des oberen Kreisbogenviertels.

Im wesentlichen haben wir bei Planorbis dieselben Verhältnisse in der Lagerung und Verteilung der Ganglien wie bei Limnaea, nur sind die circumösophagealen Ganglien bei Planorbis noch enger aneinander gelagert als bei Limnaea, oft so nahe, daß sie sich berühren, so daß die Beziehungen zwischen den einzelnen Ganglien schwer auseinander zu halten sind, zumal überall ein mächtig entwickeltes Bindegewebe auftritt. Betrachtet man den Schlundring von der Seite, so sieht man, daß Pedal-, Cerebral- und Pleuralganglien ein Dreieck einschließen. Die Statocysten liegen an der Dreiecksseite, die durch das Pedalganglion gegeben ist, und zwar ungefähr auf der Mitte der so umschriebenen Fläche.

Die Statocyste hat bei Limnaea und Planorbis mit dem Pedalganglion nur einen rein äußeren lokalen Zusammenhang, d. h. sie ist mit ihm nur durch Bindegewebe verbunden und wird nicht vom Pedalganglion, sondern vom Cerebralganglion innerviert, was ich bei Beschreibung des Statocystennerven näher ausführen werde.

Die äußere Form der Statocyste ist bei Limnaea und Planorbis die einer Kugel. Leydig bildet sie ellipsoidförmig ab oder auch linsenförmig in Form zweier mit den Rändern aufeinandergelegter Uhrglasschalen. Diese Bilder entsprechen den Tatsachen nicht. Sie beruhen auf Täuschungen, hervorgerufen dadurch, daß man von der in einer Einbuchtung der Pedalganglien gelegenen Statocyste nur den daraus hervorsehenden Teil für das Ganze genommen hat. Schnittbilder lassen mit Sicherheit die Kugelform feststellen. Wenn hier ellipsoidförmig gestaltete Statocysten auftreten, so beruht dies darauf, daß das zarte Organ, trotzdem das Bindegewebe eine schützende Hülle bildet, durch einen geringen Druck oder Zug verletzt wurde. Und es weisen

dann Risse und Brüche in der Wandung darauf hin, daß hier ein künstliches Produkt vorliegt.

Die Größe der Statocyste ist geringen Schwankungen ausgesetzt, wenn man jüngere und ältere Tiere beobachtet. Sie beträgt bei Limnaea etwa 0,130 mm = 130 μ, bei Planorbis 0,110 mm = 110 μ, so daß man sie bei genauem Zusehen mit bloßem Auge als winzig kleine weiße Pünktchen auf den Pedalganglien liegen sehen kann. Bei Quetschung des Pedalganglions zwischen zwei Objektträgern werden sie noch deutlicher sichtbar. Es sind besonders die in der Statocyste befindlichen zahlreichen lichtbrechenden Statolithen, welche die Statocyste sichtbar machen. Ohne dieselben würden sie, die nur etwa den dritten Teil der Größe bei Paludina erreichen, kaum mit bloßem Auge wahrnehmbar sein.

2. Histologischer Aufbau der Statocyste.

Wie bei der vorher behandelten Paludina vivipara ist bei Limnaea und Planorbis in der gesamten Bläschenwand eine Scheidung in eine innere Epithellage, die eigentliche Statocystenwand, und eine äußere Hülle festzustellen. Die innere Epithelwand hebt sich nach außen und innen deutlich ab, ist, solange die Statocyste unverletzt ist, gleichmäßig gerundet und zeigt keinerlei Faltungen.

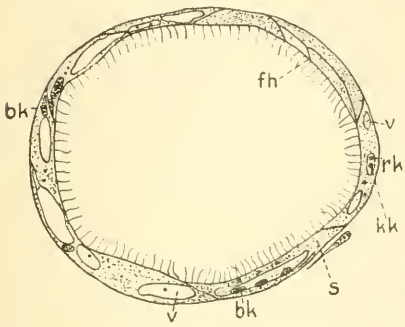
Die Wand ist bei Limnaea nicht überall gleichmäßig dick. Schon Leydig beschreibt bei einigen von ihm untersuchten Formen eine wulstig verdickte Stelle im Epithel, und in der Tat weist die Statocystenwand von Limnaea derartige Stellen auf. Sie erscheinen stark blasig aufgetrieben und finden sich an verschiedenen Bezirken, also keineswegs immer und nur dem Nerveneintritt gegenüber, wie Leydig angibt. Diese Verdickungen stehen im Zusammenhang mit noch zu beschreibenden eigenartigen blasigen Zellelementen (Textfig. 6 und 7 *v*). Da diese bei Planorbis stark zurücktreten, erklärt sich wohl daraus das Fehlen der wulstigen Epithelverdickungen.

Insgesamt lassen sich in der Epithelwand drei Arten von Zellen unterscheiden: Riesenzellen, Syncytialzellen und Blasenzellen.

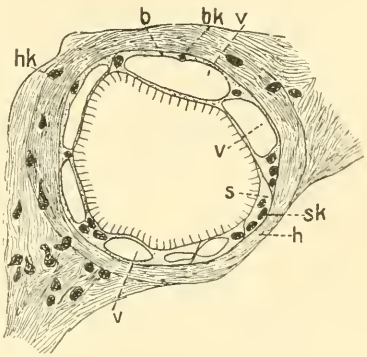
Die Riesenzellen sind außerordentlich umfangreich und gemäß der dünnen Statocystenwand stark abgeflacht. An ihren Rändern laufen sie in pseudopodienartige Fortsätze aus, wie sich namentlich an Flächenschnitten der Statocystenwand schön erkennen läßt. Von ihnen sind bei Planorbis in jeder Statocyste etwa 10—12

vorhanden, die zerstreut in der Wandung liegen. Das Plasma ist bei beiden Formen von feinen dunkel färbbaren Körnchen erfüllt.

Der Kern hält sich meistens von der inneren und äußeren Peripherie der Epithelwand gleichweit entfernt, ist linsenförmig, im Flächenschnitt kreisrund (Taf. XXV, Fig. 4 *rk*), im senkrecht darauf stehenden Schnitt spindel- bis ellipsenförmig (Textfig. 6 *rk* und Textfig. 8 rk_1). Dagegen ist das Kernkörperchen nicht, wie LEYDIG angibt, spindelförmig, sondern immer kugelrund. Mit Zenkerscher Lösung bekam ich hierbei dieselben Bilder wie mit Hermannscher Lösung, so daß der Unterschied zwischen LEYDIGS und meiner Beobachtung nicht an der verschiedenen Fixierung liegen kann.



Textfig. 6 Schnitt durch die Statocyste von Limnaea stagnalis Linné. 300 : 1. *fh* Flimmerhärchen; *bk* Blasenzellkern; *kk* Kernkörperchen; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *v* Vakuole.



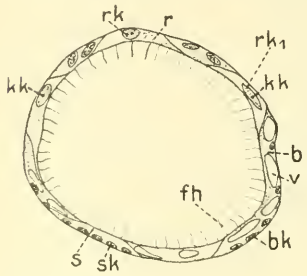
Textfig. 7. Schnitt durch die Statocyste von Limnaea stagnalis. 300 : 1. (Blasenzellen.) *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuolen.

Bisweilen sieht man bei Limnaea im Plasma der großen Zellen um den Kern herum eine Verdichtung der stark färbbaren, chromatinartigen Körnchen (Tafel XXV, Fig. 4).

Von den eben beschriebenen Zellen hebt sich bei Limnaea und Planorbis eine zweite Zellform deutlich ab, die wir als Syncytialzellen bezeichnen wollen. Es sind das kleinere Zellen, die sich unter Auflösung ihrer einzelnen Zellwände zu einem Verbande zusammengeschlossen haben. Die Kernzahl ist dabei nicht vermindert worden, so daß das Syncytium aussieht wie eine große Zelle mit vielen kleinen Kernen (Taf. XXV, Fig. 4, 6, 7, 8). Das Syncytienplasma ist mit feinen stark färbbaren Körnchen erfüllt, die aber feiner sind als in den Riesenzellen. In der Lage

der Syncytienkerne besteht nur insofern eine Regel, als sie fast ausnahmslos der äußeren Peripherie der Epithelwand anliegen, im übrigen aber bald enger zusammen, bald weiter auseinander lagern. Ihre Gestalt wechselt und ist meist unregelmäßig eiförmig, ihre Größe schwankt zwischen dem 10. und 15. Teil der Riesenzellenkerne. Im Kernplasma finden wir die Chromatinkörnchen stark gehäuft, aber kein Kernkörperchen.

Neben diesen beiden Zellelementen kommt nun noch eine dritte Form vor, die „Blasenzellen". Sie treten bei Limnaea stagnalis mit einer außerordentlichen Deutlichkeit hervor (Textfig. 7), während sie bei Planorbis nur wenig auffallen (Textfig. 8). Die Blasenzellen unterscheiden sich von den beschriebenen Zellformen besonders dadurch, daß ihr Plasma von Vakuolen, oft von 3—4 zugleich erfüllt ist, wodurch die Zellwand bei der genannten Form stellenweise stark aufgetrieben erscheint. Daher rührt es, daß die Statocystenwand bei Limnaea unregelmäßig verdickt ist, und einer solchen Vakuole verdankt auch wohl die wulstige Verdickung, von der Leydig schreibt, ihr Dasein. Die Größe der Vakuolen in den Blasenzellen schwankt besonders bei Limnaea sehr. Welches die Beschaffenheit der in den Vakuolen enthaltenen Flüssigkeit ist, und welchen besonderen Zwecken sie dient, habe ich nicht beobachten können. Vermutlich spielen sie bei der Ausscheidung der Statolithensubstanz, aus der die Statolithen auskristallisieren, eine Rolle. Es läßt sich annehmen, daß die Blasenzellen die Statolithensubstanz in ihren Vakuolen aufspeichern, daß die Flüssigkeit dann ins Innere der Statocystenblase entleert wird, und sich hier dann die Statolithen daraus abscheiden. — Das Zellplasma enthält, wie bei den Syncytialzellen stark färbbare Körnchen. Die kleinen Kerne sehen den Syncytialkernen gleich, besitzen kein Kernkörperchen, wohl aber zahlreiche Chromatinkörperchen.



Textfig. 8. Schnitt durch die Statocyste von Planorbis corneus Linné. 300 : 1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *kk* Kernkörperchen; *r* Riesenzelle; *rk* und rk_1 Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuole.

Alle drei beschriebenen Zellformen sind nach dem Hohlraum der Statocyste hin mit einem feinen Flimmerkleid versehen. Nimmt man ein Pedalganglion aus einem lebenden Tier, bringt

es in Schneckenblut oder 0,6 proz. physiologische Kochsalzlösung und quetscht das Ganze etwas, so ist schon bei schwacher Vergrößerung zu bemerken, wie im Innern der Statocystenblase die zahlreichen kleinen Statolithen in unaufhörlicher flimmernder Bewegung sind, wobei sie sich aber nicht weit von ihrem Platz bewegen, sondern nur auf einem kleinen Raume hin- und herschwingen. Bei stärkerer Vergrößerung kann man die Ursache dieser Bewegung erkennen. Man sieht an der inneren Peripherie der Wand eine rastlos spielende Flimmerbewegung auf- und abwogen. Die Flimmerung hält etwa 10—15 Minuten an und läßt dann plötzlich nach. Bei einigen Tieren war die Bewegung lebhaft, bei anderen träger, wieder bei anderen blieb sie vollständig aus. Sie hörte augenblicklich auf, wenn die Wandung durch zu starke Beanspruchung zerriß, oder wenn etwa Alkohol oder schwache Säuren dazugebracht wurden.

Die einzelnen Härchen kann man erst an gefärbten Präparaten und bei sehr starker Vergrößerung auseinander halten. Dann sieht man, daß die Flimmerhärchen alle drei Zellelemente bekleiden. Als ich die Flimmerung zum ersten Male studierte, vermutete ich, daß die Blasenzellen von Härchen frei wären, weil ich annahm, sie dienten nur etwa der Ausscheidung von Statolithensubstanz und nicht noch der Sinneswahrnehmung. Meine Vermutung fand ich nicht durch die tatsächlichen Funde bestätigt (Textfig. 6, 7 und 8).

Die Härchen stehen so dicht beieinander, daß kein Statolith die Wand der Statocyste berühren kann, ohne vorher die Flimmerhärchen zu berühren, sie breiten sich ferner auch dort aus, wo der Nerv eintritt.

Die Länge der Härchen entspricht etwa der durchschnittlichen Dicke der Wandung. Soweit es sich erkennen läßt, sind sie gleichmäß lang und dünn und sitzen auf einem dunklen färbbaren Basalkörnchen auf, wie es ja bei Cilien in der Regel der Fall ist. Aus Form, Lage und Länge der Härchen läßt sich schließen, daß sie alle dieselbe Funktion haben.

Die drei beschriebenen Zellformen sind nun derart zu einer geschlossenen Wandung verbunden, daß die einzelnen Zellelemente mit ihren Rändern übereinandergreifen, sodaß ein fester Zusammenhang zwischen allen besteht. Besonders die Riesenzellen greifen mit ihren Fortsätzen weit über die anderen hinüber. Die Kerne der Syncytien nehmen keine regelmäßige Lagebeziehung zu den Kernen der Riesenzellen ein, sondern liegen regellos im Syncytium.

Die Blasenzellenkerne dagegen zeigen bei Limnaea eine nicht immer deutlich ausgeprägte Lagerung um die Riesenzellen, und zwar sind erstere, wie Taf. XXV, Fig. 4 zeigt, die einen Flächenschnitt darstellt, fast im Kreise um die letzteren angeordnet.

Ich habe eben drei verschiedene Zellelemente in der Epithelwand der Statocyste von Limnaea und Planorbis festgestellt. Es sei an dieser Stelle mitgeteilt, daß es auch Pulmonaten gibt, bei denen sich nur zwei Zellelemente unterscheiden lassen. So kennen wir durch eine Arbeit Plates über die „Anatomie und Systematik der Janelliden" Statocysten, die in ihrer Epithelwand kleine Zellen mit dichtkörnigem Protoplasma, nicht immer deutlich erkennbaren Zellgrenzen und rundlichen Kernen von etwa 12 μ Durchmesser haben, und außerdem Zellen, die durch riesig große Kerne von oval rundlicher oder scheibenförmiger Gestalt ausgezeichnet sind, und deren Durchmesser zwischen 49 und 63 μ schwankt, bei einer Dicke von 11 μ. Die großen Kerne sind dicht mit Nukleolen erfüllt. Plate vermutet, daß diese zweite Zellform die eigentliche perzipierende ist. Hörhärchen konnte er nicht feststellen, weil die Statocysten durch die Konservierung gelitten hatten. Von den großen Zellen, den Riesenzellen, ist etwa ein Dutzend in jeder Statocyste vorhanden. Mit diesen Beobachtungen Plates stimmen die von mir gemachten Untersuchungen im Wesentlichen überein. In dem Fehlen der 3. Zellform, der Blasenzellen, erinnert Janella an Paludina, wo allerdings der sonst so charakteristische Unterschied der Zellelemente nur schwach ist.

Die kleinen Zellen von Janella dürften den Syncytialzellen entsprechen, die ja auch durch Verschmelzung vieler kleiner Zellen unter Verschwinden der Zellgrenzen entstanden sind.

Die äußere Hülle ist bei beiden untersuchten Basommatophoren bindegewebiger Natur und dient zum Schutze des Organs gegen Druck und Zug. Versucht man die Statocyste mit Nadel und Messer zu isolieren, so bemerkt man, daß die bindegewebige Hülle der Freilegung erheblichen Widerstand bietet. Auch ist es schwer, die Statocyste von dem Hüllgewebe zu befreien, ohne sie zu verletzen. Namentlich die der Epithelwand unmittelbar benachbarten Fasern sind sehr fest mit derselben verbunden, und eine vollständige Befreiung der Statocyste vom Bindegewebe ist so bei erwachsenen Tieren fast unmöglich.

Die stark in die Länge gezogenen Zellen des Bindegewebes legen sich der inneren Epithelwandung an, sie in annähernd

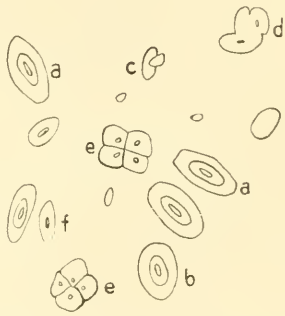
gleich starker Lage umgebend. Die Kerne der Hüllzellen sind entsprechend der Dehnung ihrer zugehörigen Zellen ebenfalls langgestreckt und legen sich in ihrem Längsverlauf der Wölbung der Bläschenwand parallel (Textfig. 7).

3. Statolithen.

Die Zahl der Statolithen beträgt bei Limnaea durchschnittlich etwa 650—700, bei Planorbis rund 440—460 in jedem Bläschen, doch gilt diese Zahl für ausgewachsene Tiere, während sie bei jüngeren Tieren bis auf wenige Steinchen herabsinken kann. Sie liegen in einem großen Haufen durch die Cilienbekleidung etwas von der Wand zurückgedrängt.

Die Größe der Statolithen ist erheblichen Schwankungen unterworfen. Die größten erreichen bei Limnaea eine Länge

Textfig. 9. Statolithen von Limnaea stagnalis. 712 : 1. *a* Einzelstatolith; *b* Zwillingsstatolith; *c* Vierlingsstatolith.



Textfig. 10. Statolithen von Planorbis corneus. 300 : 1. *a* und *b* Einzelstatolithen; *c* Zwillingsstatolith; *d* Drillingsstatolith; *e* Vierlingsstatolith; *f* unregelmäßiger Statolith.

von 12—13 μ und eine Breite von 7 μ. Bei Planorbis sind die größten etwa 30 μ lang und 15 μ breit, somit etwa fünfmal größer als die von Limnaea. Die kleinsten sind bei beiden Formen rund 50mal kleiner als die größten der betreffenden Schnecke, und dazwischen gibt es alle Zwischenstufen.

Die Form der Statolithen ist bei den Basommatophoren etwa die eines zusammengedrückten, an beiden Enden etwas zugespitzten Ellipsoids. Daneben kommen noch andere Formen bei den kleineren Steinchen vor. So findet man solche, die an den Enden abgeplattet sind, und andere, die einen asymmetrischen Bau zeigen. Auch schwankt das Verhältnis zwischen Längs- und Querachse (Textfig. 9).

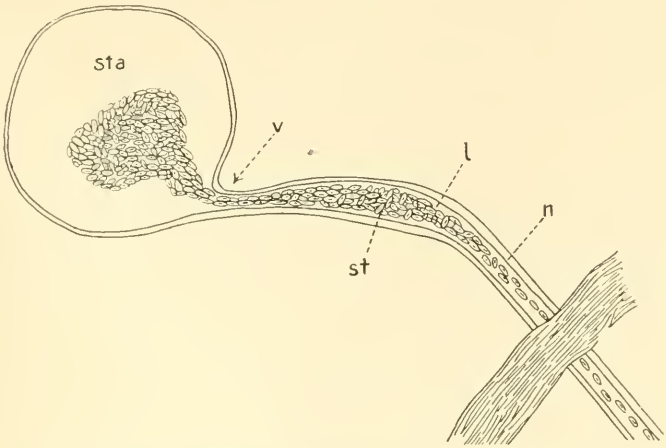
Bei stärkerer Vergrößerung sieht man, daß die Statolithen konzentrisch schalig aufgebaut sind, und zwar sind es bei Limnaea bis zu vier, bei Planorbis bis zu drei Schichten, die deutlich sichtbar sind. Doch darf man wohl noch mehr Schichten vermuten, die aber wegen ihrer Feinheit zu schwer auflösbar sind. Besonders die innere Lage ist klar zu sehen, schwerer sind die beiden mittleren zu erkennen. Von einer radialen Faserung habe ich hier nichts entdecken können. Neben diesen regelmäßigen Formen kommen vereinzelt andere vor, die vollständig anders aussehen. Es können Zwillinge auftreten (Textfig. 9*b*), bei denen zwei Statolithen eng miteinander verwachsen zu sein scheinen, doch so, daß jeder seine eigene Wandung hat. Es kommen ferner Formen vor (Textfig. 9, 10), bei denen 3 oder 4 Steinchen zusammengewachsen erscheinen. Jeder einzelne Bestandteil dieser Drillinge, Vierlinge zeigt für sich denselben konzentrisch schaligen Bau wie ein einfacher Statolith. Der Kern dieser Vierlinge ist dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt. Man könnte vermuten, daß die einzelnen Teilchen solcher Viellinge nach einiger Zeit auseinanderfallen, um als Einzelsteinchen weiter zu bestehen. Gegen diese Annahme spricht jedoch, daß die Teilstatolithen eines Viellings meist größer sind als die kleinen Einzelstatolithen. Wahrscheinlich stellen also die Viellinge Verwachsungen abnorme Bildungen, dar.

4. Statocystennerv.

(Taf. XXV, Fig. 5.)

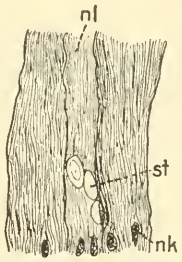
Von den Beziehungen des Statocystennerven zu den circumösophagealen Ganglien ist schon bei Beschreibung der Statocystenlage die Rede gewesen. Der Nerv bringt die Statocyste in Verbindung mit dem Cerebralganglion. Verfolgen wir ihn von der Statocyste an zum Gehirn, so sehen wir, daß er schwach trichterförmig erweitert die Statocyste verläßt — bei Planorbis in einer Breite, die etwa dem 9.—10. Teil des Blasenumfanges entspricht — sich dicht bei ihr etwas verengt und dabei eine kleine Biegung nach außen macht, dann sich wieder erweitert (bei Limnaea) und mit einem Durchmesser von etwa 0,03 mm — ungefähr in der Mitte zwischen Cerebropedal- und Cerebrovisceralcommissur — emporsteigt. Er tritt dann nahezu in der Medianlinie der unteren Seite im hinteren Drittel des Cerebralganglions in dasselbe ein und geht in dessen Substanz auf. — Durch den gleichen Versuch wie bei Paludina konnte ich auch bei Limnaea und Planorbis feststellen,

daß der Nerv hohl sein muß. Bei Planorbis gelang es, bis 150 Statolithen in den hohlen Nerv zu drängen und sie um das zwei- bis dreifache des Statocysten-Durchmessers im Nerv fortzudrücken, also fast bis zur Mündung des Nerven ins Cerebralganglion (Textfig. 11).



Textfig. 11. Statocyste und Nerv von Planorbis corneus. 300:1. Totalpräparat. *l* Lumen des Nerven; *n* Nervenwand; *st* Statolithen; *sta* Statocystenhohlraum; *v* verengte Stelle des Nerven.

An gefärbten Präparaten ist der Verlauf des Nerven schwer zu verfolgen, meist sogar unmöglich. Die histologische Beschaffenheit des Nerven läßt sich erst an Schnitten erkennen. Der Nerv besteht aus zahlreichen, bald feineren, bald gröberen Nervenfasern, die in der Richtung des Nerven liegen. Da, wo der Nerv an die Statocyste herantritt, breiten sich seine Fasern nach allen Seiten in der Statocystenwand aus, indem sie eine beträchtliche Strecke über die verschiedenen Zellelemente hinziehen und diese innervieren. Zwischen den Nervenfibrillen eingebettet liegen die Kerne des Nerven; meist in der äußeren Peripherie des Nervenrohres. Sie stimmen bei Planorbis in Größe, Gestalt und Beschaffenheit mit den Syncytialkernen und den Blasenzellkernen überein. Doch bei Limnaea sind sie zum größten Teil in der Richtung des Nerven in die Länge gestreckt und nur wenige, die an der Mündung des Nerven in die Statocyste liegen, gleichen



Textfig. 12. Schnitt durch einen Teil des Statocystennerven von Planorbis corneus. 712:1. *nl* Lumen des Nerven; *nk* Kern des Nerven; *st* Statolith.

in ihrer Gestalt den Syncytialkernen. Diese unregelmäßigen, sowie die langgestreckten Nervenkerne sind mit feinen Chromatinkörnchen erfüllt wie die Syncytialkerne, es fehlen ihnen ferner ebenfalls Kernkörperchen. Wie Taf. XXV, Fig. 5 und Textfig. 12 zeigen, finden sich an einzelnen Stellen längliche Hohlräume zwischen den Nervenfasern, woraus man ebenfalls erschließen kann, daß der Nerv hohl ist.

B. Stylommatophoren.

Ich komme nun zu den Landpulmonaten, den Stylommatophoren, und behandle da zunächst die Gehäuseschnecken Helix pomatia und Helix arbustorum und dann die Nacktschnecke Arion empiricorum.

I. Beschalte Formen.

Helix (Helicogena) pomatia Linné.
(Weinbergschnecke)
Taf. XXV, Fig. 10 und 11.

Helix (Arionta) arbustorum Linné.
(Gefleckte Pfeilschnecke)
Taf. XXV, Fig. 12—14.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Bei Helix pomatia ist es leicht, den Ganglienschlundring herauszupräparieren, da er hier größer als bei allen übrigen untersuchten Formen ist, und die allgemeinen Kontraktionserscheinungen beim Abschneiden des Kopfes und Schlundes geringere sind. So treten beim Freilegen des Schlundringes die Lageverhältnisse der Ganglienkomplexe stets klar zutage, wenn auch zur Feststellung der genaueren Beziehungen der einzelnen Ganglien untereinander das Bindegewebe entfernt werden muß, oder die Schnittmethode heranzuziehen ist. Auch bei H. arbustorum ist das Herauspräparieren des Ganglienkomplexes leichter als bei Paludina und den Basommatophoren. Betrachtet man ein herauspräpariertes Zentralnervensystem von Helix pomatia und Helix arbustorum, so sieht man, daß es aus drei Ganglienkomplexen besteht, dem supraösophagealen, dem infraösophagealen Ganglienkomplex und den Buccalganglien. Die beiden ersten sind durch zwei Commissurenpaare, der supraösophageale Komplex und die Buccalganglien durch ein Commissurenpaar und die Buccalganglien

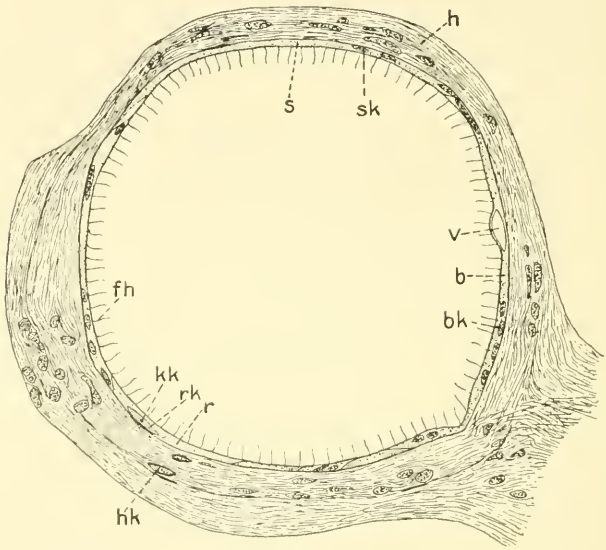
untereinander durch eine Commissur verbunden. Die letzteren liegen vom Schlundring etwas entfernt der Unterseite des Pharynx auf. Der supraösophageale Ganglienkomplex setzt sich aus zwei sehr nahe aneinander liegenden Cerebralganglien zusammen, die durch eine kurze Cerebralcommissur verbunden sind. Zwei von den Cerebralganglien entspringende Commissurenpaare stellen die Verbindung mit den Visceral- und Pedalganglien her. Zwischen den beiden Commissuren jeder Seite läuft der Statocystennerv, der im Cerebralganglion seinen Ursprung hat.

Der infraösophageale Ganglienkomplex setzt sich aus der Gruppe der Visceral- und der Gruppe der Pedalganglien zusammen. Die erstere zerfällt in zwei Pleural-, zwei Parietal- und ein eigentliches Visceralganglion, das zwischen beiden Parietalganglien sich einschiebt. Tiefer als die Gruppe der Visceralganglien und weiter nach vorn schließen sich an die Pleuralganglien die beiden bald ellipsoiden, bald abgestumpft kegelförmigen Pedalganglien an. Ihnen liegen die Statocysten auf und zwar an den von der Mittellinie nach außen gelegenen oberen Ecken, so daß wir hier fast dieselben Lagebeziehnungen haben wie bei den vorhergehenden Formen. Die Statocysten lagern in einer kleinen uhrglasförmigen Vertiefung, doch so, daß der weitaus größte Teil herausragt. Diese leicht eingesenkte Lage der Statocyste mag wiederum der Grund gewesen sein, weswegen Leydig angibt, sie seien nicht vollkommen kugelig, und warum er sie abbildet wie zwei mit den Rändern aufeinandergesetzte stark gewölbte Uhrglasschalen oder wie einen kugeligen Ball, der an einer Seite schwach eingebeult ist. Die Form der Statocyste ist aber wie bei allen untersuchten Schnecken die einer Kugel, und nur durch unvorsichtiges Herauspräparieren werden ellipsoidähnliche oder gefaltete Formzustände künstlich hervorgerufen.

Leydigs Feststellung, daß die Größe des Tieres kein Maßstab für die Größe der Statocyste ist, gilt besonders für die Helixarten. Während das Tier von Helix pomatia selbst bedeutend größer ist als von Helix arbustorum, ist seine Statocyste nur wenig größer. Deren Durchmesser beträgt 190 μ = 0,190 mm der Statocystendurchmesser von H. arbustorum 170 μ = 0,170 mm, so daß man sie mit bloßem Auge erkennen kann. Sie erscheinen auf dem schwach gelblich gefärbten Pedalganglien als helle weißliche Pünktchen, weiß infolge der in der Blase enthaltenen lichtbrechenden Statolithen.

2. Histologie der Statocyste.

Auf Schnitten durch die Statocyste ist zunächt wie bei den vorher beschriebenen Schneckenformen stets ein deutlicher Unterschied zwischen der eigentlichen Statocysten- oder Epithelwand und der diese umgebenden Hülle wahrzunehmen. Die Statocystenwand ist besonders bei Helix pomatia aber auch bei H. arbustorum dünn und bietet dem genaueren Studium größere Schwierigkeiten als etwa die von Limnaea stagnalis oder Planorbis corneus. Sie zeigt folgende Einzelheiten: Wie bei den eben genannten Formen ist sie aus drei verschiedenen Zell-



Textfig. 13. Schnitt durch die Statocyste von Helix pomatia. 712:1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *fh* Flimmerhärchen; *kk* Kernkörperchen; *h* Hülle; *hk* Hüllkern; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzellen; *sk* Syncytialkern; *v* Vakuole.

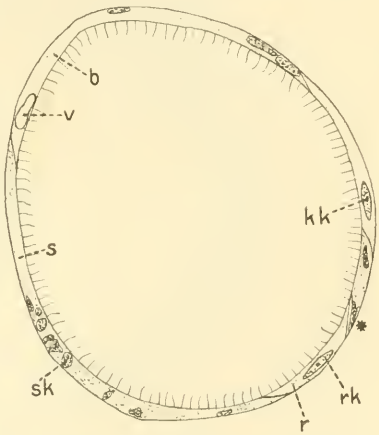
elementen aufgebaut, die erheblich voneinander abweichen, den Riesenzellen, den Syncytialzellen und den Blasenzellen.

Die Riesenzellen, die bei H. pomatia besser zu erkennen sind als bei H. arbustorum, sind gleichmäßig über die Statocyste verteilt. Durchschnittlich findet man bei H. pomatia in jeder Statocyste zehn Riesenzellen, die in erster Linie durch ihren großen Kern charakterisiert sind. Bei beiden Stylommatophoren hat der plattgedrückte Plasmaleib ein fast amöbenartiges Aussehen angenommen und entsendet nach allen Seiten pseudopodienartige Fortsätze, wie es Taf. XXV, Fig. 10 angibt. Er ist reichlich mit

stark färbbaren Körnchen erfüllt. Der große Kern — er liegt von der inneren und äußeren Peripherie der Wand, besonders deutlich bei H. arbustorum, meist gleichweit entfernt — ist bei H. pomatia bis 20 μ, bei H. arbustorum 20—30 μ lang, besitzt die Form einer Linse und ist sehr stark von Chromatinkörnchen erfüllt (Textfig. 13 und Textfig. 14 *rk*). Ein charakteristisches Zeichen für einen großen Zellkern ist das kugelige, dunkle schon auf ungefärbten Präparaten erkennbare Kernkörperchen, in Textfig. 13, 14 und 15 mit *kk* bezeichnet. Ein spindelförmiges Kernkörperchen ist nicht zu entdecken.

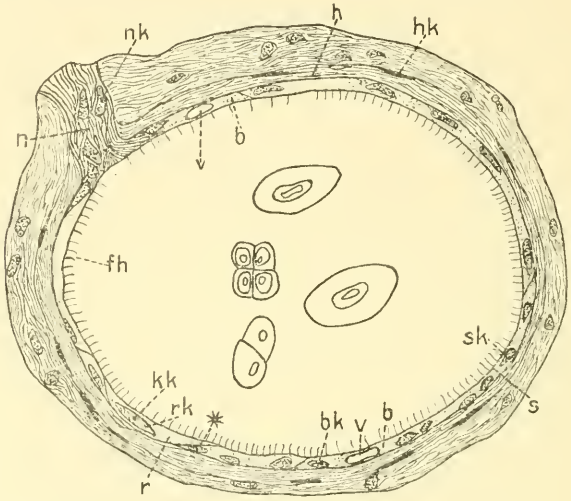
Form und Ausdehnung der Syncytien wird z. T. durch die Riesen- und die Blasenzellen bedingt. Das Syncytialplasma ist wie das der Riesen- und Blasenzellen von stark färbbaren Körnchen angefüllt.

In den Kernen, die in der Taf. XXV, Fig. 10, 12, 13, 14 und in den Textfig. 13, 14 und 15 mit *sk* bezeichnet sind, finden sich Chromatinkörnchen, die hier zahlreicher sind als in den Riesenzellkernen, so daß die Syncytialkerne sich dunkler färben als jene. Bei H. arbustorum sind die Kerne etwa 12 μ lang, bald regelmäßig ei- oder ellipsoidförmig, bald unregelmäßig gestaltet. Bei H. pomatia sind sie 4—6 mal kleiner als die Riesenzellkerne und unregelmäßig gestaltet. Bei beiden Stylommatophoren liegen die Syncytialkerne, wie Textfig. 13, 14 und 15 es deutlich zeigen, an der äußeren Peripherie der Epithelwand und besitzen kein Kernkörperchen im Gegensatz zu den Kernen der Riesenzellen. — Die dritte Zellform, die Blasenzellen, fallen bei H. pomatia und auch bei H. arbustorum schon bei oberflächlicher Betrachtung ins Auge; denn ihnen verdankt die Statocystenwand an vielen Stellen schwache Verdickungen, die aber nie eine solche Größe erreichen wie bei Limnaea stagnalis. Textfig. 13 zeigt eine solche Verdickung durch eine Blasenzelle. Diese liegen bei H. pomatia ohne regelmäßige Anordnung in der Statocysten-



Textfig. 14. Schnitt durch die Statocyste von Helix pomatia. 712 : 1. Zeichen wie auf Textfig. 13. * = Stelle, wo sich ein Syncytialzellkern über eine Riesenzelle schiebt.

wand verteilt, während sie bei H. arbustorum etwa ein Viertel der Statocystenkugelfläche einnehmen, auf welchen Bezirk sie sich dann fast ausschließlich beschränken (Taf. XXV, Fig. 12). Wie schon ihr Name andeutet, zeichnen sie sich dadurch aus, daß sie in ihrem Plasma Vakuolen enthalten, die ziemlich scharf voneinander abgegrenzt sind und oft so zahlreich oder in solcher Größe auftreten, daß die eigentliche Plasmamasse ganz zurückgedrängt wird. Der Wölbung der Statocystenblase sich anpassend, sind die meisten Vakuolen etwas in die Länge gezogen (Taf. XXV, Fig. 12). Das eigentliche Plasma gleicht vollständig dem der Riesen- und



Textfig. 15. Schnitt durch die Statocyste von Helix arbustorum. 712 : 1. *b* Blasenzelle; *bk* Blasenzellkern; *fh* Flimmerhärchen; *h* äußere Hülle; *hk* Hüllkern; *kk* Kernkörperchen; *n* Nerv; *nk* Nervenkern; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzellen; *sk* Syncytialzellkern; *v* Vakuole: * Stelle, an der sich ein Syncytialkern über eine Riesenzelle schiebt.

Syncytialzellen, und auch die Kerne unterscheiden sich nicht von den Syncytialkernen, sind allerdings spärlicher als diese vorhanden. Sie liegen meist an der äußeren Peripherie der Epithelwand, haben unregelmäßige Gestalt, sind kleiner als die Riesenkerne, enthalten Chromatinkörnchen und sind ohne Kernkörperchen. Diese Verhältnisse sind auf Textfig. 15 gut zu sehen. Über die Bedeutung der Blasenzellen ließen sich hier dieselben Betrachtungen anknüpfen, die ich bei Limnaea stagnalis ausführte.

Durch vergleichendes Studium der Schnittserien findet man, daß die Wand der Statocyste nach dem Lumen der Statocyste zu gleichmäßig mit Härchen bedeckt ist, wobei Riesen-, Syncytial-

und Blasenzellen bei H. pomatia gleichmäßig von ihnen besetzt sind, wohingegen die Blasenzellen bei H. arbustorum spärlicher mit Flimmerhärchen bekleidet sind als die beiden anderen Zellelemente.

Die Ausbreitungsstelle der Nerven ist bei beiden Formen mit Härchen besetzt, wie Taf. XXV, Fig. 11 und 14 zeigen. Soweit es sich erkennen läßt, sind alle Flimmerhärchen gleich lang und dünn, so daß man von Sinnesborsten nicht reden kann. Ihre Länge entspricht bei beiden Stylommatophoren etwa der Statocystenwanddicke. Ihr gegenseitiger Abstand ist bei H. pomatia überall und bei H. arbustorum auf den Blasenzellen gleich der ganzen, bei H. arbustorum auf den Riesen- und Syncytialzellen gleich der halben Statocystenwandstärke. Die Figuren 13—15 im Texte zeigen deutlich das Flimmerkleid, wie es sich auf Schnitten bei sehr starker Vergrößerung darbietet. — Wie ich früher schon ausführte, dienen die Härchen wahrscheinlich der Sinnesempfindung, und wenn wir annehmen, daß die Blasenzellen die Funktion der Ausscheidung von Statolithensubstanz haben, so erklärt es sich im Zusammenhang mit dieser Tatsache, daß auf den Blasenzellen bei H. arbustorum die Härchen spärlicher vorhanden sind.

Durch ihre sich schräg übereinander schiebenden Ränder verketten sich die drei behandelten Zellelemente zu einer festen Epithelwand, deren Festigkeit durch die pseudopodienähnlichen Fortsätze der Riesenzellen noch erhöht wird. Wo Riesenzellen und Syncytialzellen sich mit den Rändern übereinander schieben, liegt im Rand der Syncytialzelle oft ein Kern (Textfig. 14 und 15).

Zwischen den Kernen der Riesenzellen und den Syncytialkernen bestehen bestimmte Lagebeziehungen, und zwar lagern sich die letzteren im Kreise um die Riesenkerne, was ich zuerst auf einem Flachschnitt bemerkte, der in Taf. XXV, Fig. 10 wiedergegeben ist, und was ich durch Schnittserien bestätigt fand. Bei H. pomatia ist das etwas deutlicher zu sehen als bei H. arbustorum (Textfig. 13).

Welche Bedeutung diese regelmäßige Lagerung hat, die wir bei Arion empiricorum wiederfinden werden, weiß ich nicht zu sagen.

Dem Schutze der eben beschriebenen zarten Epithelwand dient die äußere, bei H. pomatia noch mehr als bei H. arbustorum, widerstandsfähige Hülle, welche bindegewebiger Natur ist und die Statocystenwand in wechselnder Stärke umzieht. Ihre Stärke ist manchmal nur gleich der Epithelwandstärke, erreicht

aber meist das zwei- bis vier-, bei H. arbustorum gar das fünffache derselben. Die Hüllzellen haben sich in der Krümmungsrichtung der Statocystenwand in die Länge gezogen und dieser Längsdehnung haben ihre Kerne folgen müssen und zwar um so mehr, je näher sie der Epithelwand lagen. In der Hülle liegen dunkel sich färbende Fasern, welche die Festigkeit derselben zu erhöhen scheinen. Wir haben also bei H. pomatia und H. arbustorum bis auf die besonders zahlreichen und starken Bindegewebsfasern einen gleichen Aufbau der Hülle wie bei den oben beschriebenen Schneckenformen.

3. Statolithen.

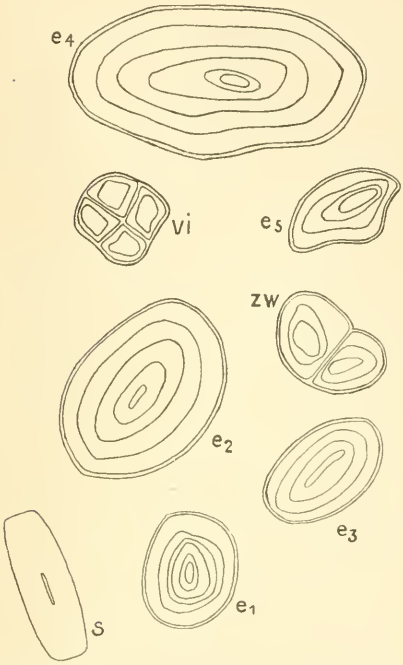
In der Statocyste liegen die Statolithen, deren chemischen Aufbau und optisches Verhalten ich bei H. pomatia einer genaueren Untersuchung unterzog. — Die Zahl der Statolithen, die auch bei den Stylommatophoren nach dem Alter der Tiere erheblichen Schwankungen unterworfen ist, beträgt bei H. pomatia etwa 250—300, bei H. arbustorum durchschnittlich 200—230.

Auch die Größe ist erheblichen Schwankungen unterworfen; denn wir finden bei H. pomatia Statolithen von 40 μ Länge und 25 μ Breite neben vielen kleineren, die nur den 10. bis 20. Teil dieser Größe erreichen, und allen Zwischenstufen. Auch bei H. arbustorum wechselt die Größe der Steinchen sehr, durchschnittlich sind sie 25—30 μ lang und 15 μ breit.

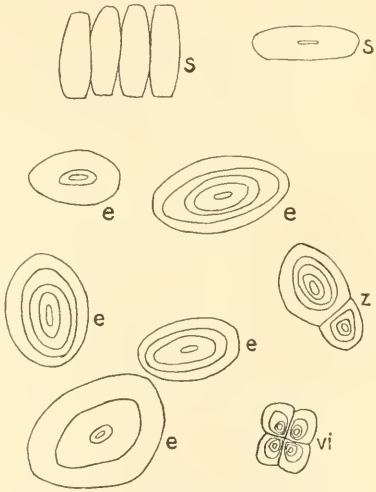
Nur wenige der Statolithen haben eine symmetrische Form, die meisten sind asymmetrisch aufgebaut. Die regelmäßigen Formen haben bei H. pomatia (Textfig. 16 e_1, e_2, e_3) das Aussehen eines abgeplatteten Eies, bei H. arbustorum (Textfig. 17 e) sind sie auch bald eiförmig, bald kreisrund, bald ellipsoidförmig, doch nach den Polen zu verjüngt. Die unregelmäßigen lassen sich schwer beschreiben und sind besser auf Figuren zu erkennen. Immer aber sind sie abgeplattet und bieten von der Seite das Bild eines länglichen Rechtecks (Textfig. 16 und 17 s) mit abgeschnittenen und gerundeten Ecken, oder das einer Linse mit abgeschliffenem Rande. — Der innere Aufbau ähnelt dem bei den vorher beschriebenen Schnecken.

Es kommen nun Statolithen vor, die nur den innersten Kern zeigen, andere haben außer dem Kern eine Schicht, wieder andere zwei Schichten usf., so daß wir uns auch bei Helix pomatia die Entstehung der Statolithen wie bei Paludina vivipara durch Auflagerung einzelner Schichten denken können.

Neben diesen Einzelstatolithen, die in Textfig. 16 mit $e_1 - e_5$ bezeichnet sind, kommen andere vor, die ich schon früher als Viellingsstatolithen benannte, weil sie aus zwei, drei oder vier Statolithen zusammengesetzt sind. Ein aus zwei Statolithen gebildeter Zwilling sieht aus wie zwei zur Konjugation sich aneinander legende Paramaecien. Textfig. 16 *zw* und 17 bringt das zum Ausdruck. In Textfig. 16 und 17 *vi* sind Vierlinge



Textfig. 16. Statolithen von Helix pomatia. 1012 : 1. e_1—e_5 Einzelstatolithen; *s* seitliche Ansicht eines Statolithen; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.



Textfig. 17. Statolithen von Helix arbustorum. 712 : 1. *e* Einzelstatolith; *s* seitliche Ansicht von Statolithen; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.

aus vier Teilen gebildet zu sehen. Der innere Aufbau der Vierlinge gleicht dem der Einzelstatholithen, wie an den eben angeführten Figuren zu sehen ist, nur mit dem Unterschiede, daß der innere Kern der Teilstatolithen besonders bei H. arbustorum dem gemeinsamen Zentrum näher gerückt ist, und somit die Schalen an der dem Zentrum zugelegenen Seite dünner sind als nach außen zu.

Wie ich schon oben sagte, studierte ich bei Helix pomatia auch das optische Verhalten der Statolithen. Sie sind es, die

durch ihre Lichtbrechung erst die Statocyste für das Auge sichtbar machen. Bei auffallendem Lichte glänzen sie unter dem Mikroskop sehr stark. Im polarisierten Licht zeigen die Statolithen eine Doppelbrechung. Den Charakter der Doppelbrechung, ob positiv oder negativ, und den Grad der Doppelbrechung habe ich nicht feststellen können. Man muß bedenken, daß die Statolithen nur höchstens 40 μ lang und 25 μ breit sind, daß in der anorganischen Substanz noch organische eingelagert ist, und daß wir es hier nicht mit planparallelen geschliffenen Flächen zu tun haben, wie die sonst zu kristallographischen Untersuchungen verwendeten Körper es sind, sondern daß die Steinchen in der Mitte dicker sind als am Rande. So zeigten sie denn im Polarisationsmikroskop die mannigfaltigsten Farbenbilder, aus denen man aber nichts weiter bestimmen konnte, als daß die Statolithen doppelbrechend sind.

Mehr Erfolg hatte ich bei der chemischen Untersuchung. Schon die schwach sauren Farblösungen lösten die anorganische Statolithensubstanz auf und ließen die organische Substanz übrig. Ich machte dann Versuche mit verdünnter Salzsäure und fand, daß sich die Statolithen unter Aufbrausen, d. h. unter Entwicklung eines Gases auflösten. Dieselbe Wirkung wie die Salzsäure hatte auch Essigsäure. Durch Essigsäure wird aber nur die Kohlensäure aus ihren Salzen unter Bläschenentwicklung freigemacht. Folglich muß der Statolithensubstanz ein Karbonat zugrunde liegen — Ich vermutete nun, die Statolithen beständen aus kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$) und prüfte sie daraufhin. Zunächst löste ich sie in Essigsäure, dann ließ ich zu dieser Lösung eine Auflösung von Oxalsäure in Wasser zufließen. Es bildete sich ein immer stärker werdender Niederschlag, der sich in Essigsäure nicht löste, wohl aber in Mineralsäuren. Da nur das Calciumsalz der Oxalsäure in Essigsäure unlöslich, in Mineralsäuren löslich ist, muß der Niederschlag aus Calciumoxalat bestehen, folglich Calcium in der Substanz vorhanden sein. Der Niederschlag, das läßt sich unter dem Mikroskop feststellen, ist kristallinisch und zeigt Doppelbrechung. Mit welcher Modifikation des kohlensauren Kalkes wir es hier zu tun haben, ob mit Kalkspat, Aragonit oder Vaterscher Modifikation, konnte ich nicht feststellen.

4. Statocystennerv (Taf. XXV, Fig. 11 und 14).

In dem Abschnitt über die Lage der Statocyste erwähnte ich, daß sie vom Cerebral- und nicht vom Pedalganglion aus inner-

viert wird. Hier seien noch ausführlichere Angaben gemacht: An seiner Ansatzstelle an die Statocyste ist der Nerv schwach trichterförmig erweitert. Sowie er die Blase verlassen hat, verengert er sich etwas, macht sofort nach der verengten Stelle einen stumpfen Winkel und läuft dann vertikal von unten nach oben, während er bis dahin fast horizontal von innen nach außen verlief. Von der verengten Stelle an zieht er bis zum Cerebralganglion, zwischen Pedal- und Visceralcommissur emporsteigend, bei H. pomatia in einer Stärke von 0,04 mm, bei H. arbustorum in einer Stärke von 0,03 mm. Die Tatsache, daß sich auch bei Helix pomatia und arbustorum Statolithen in den Nerven drängen und darin fortdrücken lassen, ist Beweis dafür, daß auch hier der Nerv hohl ist.

Die Struktur des Nerven gleicht bei den Stylommatophoren fast derjenigen der oben beschriebenen drei Schneckenformen, d. h. der Nerv setzt sich auch aus vielen feineren und gröberen Fasern zusammen, die bald gerade, bald wellenförmig gekrümmt sind, und zwischen denen Zellenkerne liegen, die größer sind als die Syncytial- und die Blasenzellenkerne, doch in der unregelmäßigen Gestalt und im Chromatinkörnchenreichtum diesen gleichen. Die Kerne liegen überall zerstreut in der Wand des Nerven, besonders zahlreich in der Nähe der Mündung des Nerven in die Statocyste.

Taf. XXV, Fig. 11 und 14 zeigen, daß die Nervenfasern sich dort in der Statocystenwand nach allen Richtungen ausbreiten und die verschiedenen Zellelemente innervieren. Wie bei den übrigen Formen ist die Mündungsstelle des Nerven in die Statocyste mit Flimmerhärchen besetzt, und zwar ebenso dicht wie die übrige Statocystenwand.

II. Nacktschnecken.

Arion empiricorum (Férussac).

Große Wegschnecke.

Taf. XXV, Fig. 15—18.

1. Lage, äußere Form und Größe der Statocyste.

Auch bei Arion empiricorum finden wir ein Zentralnervensystem, das zu einem circumösophagealen Ganglienring zusammengerückt ist. Dieser läßt sich bei seiner bedeutenden Größe leicht herauspräparieren, auch kann das Tier sich nicht in

ein schützendes Gehäuse zurückziehen, wodurch gleichfalls die Präparation erleichtert wird, wenn auch die starke Schleimabsonderung beim Arbeiten etwas lästig ist. Öffnen wir das Tier vom Rücken aus, um das Nervensystem freizulegen, so stoßen wir zunächst auf den supraösophagealen Ganglienkomplex, der aus zwei Cerebralganglien besteht, die eng aneinander liegen, so daß die Cerebralcommissur sehr verkürzt ist. Von den Cerebralganglien laufen zwei Commissurenpaare ventralwärts zu den infraösophagealen Ganglien, die sehr kompakt und von beträchtlicher Größe sind. Das eine Commissurenpaar verbindet die Cerebralganglien mit der Gruppe der Visceralganglien, der wie bei Helix zwei Parietalganglien, ein dazwischen liegendes Visceralganglion und zwei Pleuralganglien angehören. Das andere Commissurenpaar läuft zu den beiden Pedalganglien. Die Visceralganglien sind sehr eng zusammengerückt und liegen im Gegensatz zu den bisher beschriebenen Schnecken, wo die Visceralganglien immer eine höhere Lage einnehmen als die Pedalganglien, ebenso hoch wie diese, sodaß die beiden Commissurenpaare gleich lang sind. Trotzdem die supra- und infraösophagealen Ganglienmassen eng aneinander gerückt sind, bleibt noch ein genügend großer Raum in der Mitte, daß die Ganglien ihre Lagebeziehungen verändern können, wenn das Tier sich zusammenzieht. Schon bei schwacher Vergrößerung, oft mit bloßem Auge, läßt sich erkennen, daß die Statocysten den Pedalganglien aufliegen und zwar in den oberen nach außen gelegenen Ecken. Durch das Studium der Schnitte findet man außerdem, daß ganz wie bei allen bisher untersuchten Formen die Statocysten in einer seichten Vertiefung der fast kugeligen Pedalganglien gelegen sind, daß sie aber mit ihnen in keinem inneren Zusammenhang stehen, sondern von den Cerebralganglien innerviert werden.

Die äußere Form der Statocyste ist die einer Kugel, die auf Präparaten allerdings durch mechanische Schädigungen deformiert sein kann.

Die Größe der Statocyste entspricht eigentlich nicht der Größe des Tieres — ähnliches fanden wir bei Helix arbustorum und Helix pomatia — auch schwankt sie wenig bei jüngeren und älteren Tieren. Der Durchmesser einer Statocyste beträgt durchschnittlich nur 130—140 μ, und da die Pedalganglien recht groß sind, erscheinen die Statocysten noch kleiner, als sie in Wirklichkeit sind.

2. Histologie der Statocyste.

Bei Betrachtung eines Schnittes erkennt man bald, daß ganz wie bisher eine eigentliche Statocysten- oder Epithelwand und eine Hülle für sie vorhanden ist. Erstere setzt sich wieder aus Riesenzellen und Blasenzellen susammen. Eine wulstig verdickte Stelle im Epithel, der Eintrittsstelle des Nerven gegenüber, habe ich auch hier nicht auffinden können. Es ist wohl hier und da ein Unterschied in der Dicke der Wandung zu erkennen, doch stehen diese Verdickungen stets in Beziehung zu den Riesenzellen, und im Zusammenhang mit der irrigen Auffassung der Riesenzellenkerne erklärt sich wohl Leydigs Angabe.

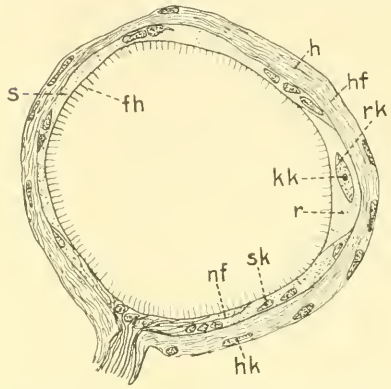
Die Riesenzellen liegen verstreut im weitaus größten Teil der Statocystenwand, in der nur etwa $^1/_4$ davon frei bleibt. Die Zahl der in einer Statocyste vorhandenen Riesenzellen beträgt 10 bis 12. Sie besitzen eine amöbenartige Gestalt (Taf. XXV, Fig. 16*r*) mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen und sind seitlich zusammengedrückt. Ihr Zellplasma ist mit färbbaren Körnchen erfüllt und enthält einen großen Kern, ein Charakteristikum der Riesenzellen. Dieser hat eine linsenförmige Gestalt, liegt meist von der äußeren und inneren Peripherie der Epithelwand gleich weit entfernt und hat einen Durchmesser von durchschnittlich 15 μ. Er ist reichlich von Chromatinkörnchen erfüllt und enthält ein kugeliges, stark färbbares, schon an ungefärbten Präparaten sichtbares Kernkörperchen, das für die Riesenzellenkerne charakteristisch ist. Einzelne der Kernkörperchen zeigten innen einen hellen Ring (Taf. XXV, Fig, 15—17 *r, rk, kk*).

Die Syncytialzellen, entstanden aus Verschmelzung vieler kleinerer Zellen, bilden den Hauptbestandteil der Epithelwand und erfüllen den Raum zwischen Riesen- und Blasenzellen. Ihr Plasma gleicht dem der Riesenzellen in bezug auf die Körnchen, enthält aber viele Kerne, die der äußeren Peripherie der Statocystenwand anliegen (Textfig. 18), unregelmäßige Gestalt haben, bis 10 μ lang und 5 μ breit sind, also etwa dem 10. Teil eines Riesenkernes gleichen. Sie besitzen auch viele chromatinähnliche Körnchen, aber kein Kernkörperchen (Textfig. 18 und Tafel XXV, Fig. 15—17.

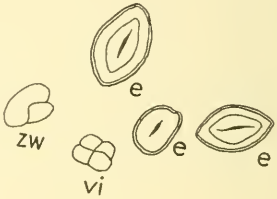
Die Blasenzellen liegen bei Arion empiricorum nicht zerstreut überall in der Epithelwand, sondern sind etwa auf ein Viertel derselben beschränkt, wo sie dann vorherrschen. Ihr Plasma enthält außer den färbbaren Körnchen und den chromatin-

reichen Kernen ohne Kernkörperchen noch Vakuolen, die aber bei Arion nicht so auffallen wie bei den übrigen Formen (Taf. XXV, Fig. 15*v*).

Zwischen den Riesenzellen und den Kernen der Syncytialzellen bestehen bei Arion empiricorum bestimmte Lagebeziehungen, und zwar sind letztere um die ersteren im Kreise herum angeordnet. Taf. XXV, Fig. 16*a*, *b* stellen eine Statocyste dar, die zwischen zwei Objektträgern gequetscht wurde, und zwar gibt Textfig. 16*a* die eine Hälfte bei hoher Einstellung des Mikroskopes, Taf. XXV, Fig. 16*b* die andere Hälfte bei tiefer Einstellung des Mikroskopes wieder. Beide Figuren lassen deutlich



Textfig. 18. Schnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum. 300 : 1. *fh* Flimmerhärchen; *h* Hülle; *hf* Hüllfaser; *hk* Hüllkern; *kk* Kernkörperchen; *n* Nervenfaser; *r* Riesenzelle; *rk* Riesenzellkern; *s* Syncytialzelle; *sk* Syncytialzellkern.



Textfig. 19. Statolithen von Arion empiricorum. 375 : 1. *e* Einzelstatolith; *vi* Vierlingsstatolith; *zw* Zwillingsstatolith.

erkennen, daß die Kerne der Syncytialzellen sich bald kreisförmig, bald polygonal um die Riesenzellen lagern. Welchen Zwecken diese regelmäßige Anordnung dient, läßt sich schwer erraten.

Das Lumen der Statocyste ist innen mit feinen Härchen ausgekleidet, die auf allen drei Zellelementen stehen. Alle Härchen sind etwa so lang, wie die Statocystenwand dick ist, und etwa um die Hälfte bis ein Drittel ihrer Länge voneinander entfernt, so daß sie hier viel dichter stehen als bei allen beschriebenen Gehäuseschnecken (Textfig. 18 und Taf. XXV, Fig. 18 zeigen diese Härchen).

Die Verkettung der drei Zellelemente zu einer Wand ist die gleiche wie bei den übrigen untersuchten Pulmonaten.

Die äußere schützende Hülle besteht aus einer mehrfachen Lage von langgestreckten Bindegewebsfasern und -zellen, deren Kerne, wie sie selbst, in der Richtung der Statocystenwand in die Länge gedehnt sind. Bald ist die Hülle nur so dick wie die Epithelwand, bald erreicht sie die 3—4 fache Stärke. Sie bietet der Präparation infolge ihrer Festigkeit große Schwierigkeiten, bildet also für die Epithelwand einen wirksamen Schutz (Textfig. 18 *h*).

3. Statolithen.

(Textfig. 19).

Sie sind bei Arion verhältnismäßig klein, beträgt doch ihre Länge nur bis 20 μ, ihre Breite bis 12 μ, während die Mehrzahl der Steinchen sogar noch unter dieser Größe bleibt. Die Zahl der Statolithen schwankt nach dem Alter der Tiere und läßt sich auf rund 150—200 angeben. Ihre Form zu charakterisieren fällt einigermaßen schwer, weil ein durchgehender Formentypus hier wenig ausgeprägt ist. Vorherrschend ist eine Form, die in der Aufsicht bald mehr eiförmigen, bald mehr ellipsenförmigen Umriß zeigt, in der Seitenansicht dagegen den Querschnitt einer Linse als Umriß erkennen läßt. Es kommen daneben Formen vor, die nach den Enden etwas spitzer zulaufen oder auch bohnenförmige. Außer den Einzelstatolithen sind Zwillinge, Drillinge und Vierlinge vorhanden, die in der Form den bei den vorher beschriebenen Schnecken vorkommenden Viellingen gleichen.

Der feinere Bau ist bei der Kleinheit der Objekte nur sehr schwer zu erkennen, doch sieht man schon bei etwa 400 facher Vergrößerung, daß ein immer dunkel aussehender Kern vorhanden ist, um den sich nahezu konzentrisch 2—3 Schalen herumlagern. Bei stärkerer Vergrößerung werden noch einige feine Schalenkonturen schwach sichtbar, sodaß also den Kern etwa 4—5 Schalen umhüllen. Einzelstatolithen zeigen diese Verhältnisse besser als die Viellinge.

4. Statocystennerv.

Der Verlauf des Statocystennerven ist derselbe wie bei Helix und den beiden Süßwasserpulmonaten. Auch ist der Nerv hohl, und die Statolithen ließen sich bis 0,4 mm weit in ihn hineindrängen.

Taf. XXV, Fig. 18 gibt ein Bild von der histologischen Beschaffenheit des Nerven. Er besteht aus zahllosen, bald feineren, bald gröberen Nervenfasern, die in der Richtung des Gesamtnerven verlaufen. Zwischen diesen Fasern liegen die Kerne des Nerven, die etwa so groß sind wie die Syncytialkerne, unregelmäßige Gestalt besitzen und sehr chromatinreich sind. An der Mündung des Nerven in die Statocyste sah ich Kerne, die auch ein Kernkörperchen zu besitzen schienen. Die Plasmamasse der zu den Nervenkernen gehörigen Zellen des in Taf. XXV, Fig. 18 dargestellten Schnittes macht den Eindruck, als ob wir es hier mit unipolaren Ganglienzellen zu tun haben. Derselbe Schnitt zeigt auch, daß der Nerv hohl in die Statocyste mündet; denn es ist deutlich sein Lumen zu erkennen, dem eng einige Kerne anlagern. An der Mündung des Nerven in die Statocyste verbreiten sich seine Fasern strahlenförmig nach allen Seiten und lagern sich in der Wandung. Auch hier bei Arion empiricorum ist die Einmündungsstelle des Nerven mit Flimmerhärchen dicht besetzt. (Taf. XXV, Fig. 18.)

Zusammenfassung.

Ein Vergleich der gewonnenen Einzelresultate ergibt, daß die Lage, die Form und der histologische Aufbau der Statocyste bei den untersuchten Schnecken im Prinzip ein ähnlicher ist, daß aber Paludina vivipara, wie in ihrem sonstigen Bau als Prosobranchier, so auch im Aufbau der Statocyste einen ursprünglicheren Typus als die Pulmonaten repräsentiert, wogegen die Nacktschnecken die höchste Differenzierung zeigen.

Die Lage der Statocyste ist bei allen Pulmonaten die gleiche, d. h. sie liegt immer dem Pedalganglion auf und zwar in einer uhrglasförmigen Einbuchtung desselben, während sie bei Paludina vivipara in einer seichten Vertiefung der bindegewebigen Innenwand der Fußsohle liegt. In allen Fällen aber wird sie vom Cerebralganglion aus innerviert.

Ihre äußere Form ist bei Paludina sowohl wie bei den Pulmonaten eine hohle Kugel mit ziemlich regelmäßiger Oberfläche und gleichmäßig dicker Wandung. Nur bei Limnaea stagnalis treten deutlich verdickte Stellen auf, die in Zusammenhang mit den Blasenzellen stehen.

Die Größe der kugelförmigen Statocyste schwankt bei den einzelnen Formen nach dem Alter der Tiere, schwankt aber vor

allem zwischen den einzelnen Formen, und zwar finden wir die größte Statocyste bei der prosobranchiaten Paludina, wo sie einen Durchmesser von 400—450 μ = 0,40—0,45 mm hat, während die Statocyten der Pulmonaten durchweg kleiner sind, etwa nur $^1/_3$—$^1/_2$ dieser Durchmessergröße erreichen. Unter den Pulmonaten haben die Süßwasserpulmonaten absolut genommen wieder kleinere Statocyten als die Landpulmonaten, so Limnaea stagnalis einen Statocystendurchmesser von 130 μ = 0,13 mm, Planorbis corneus einen solchen von 110 μ = 0,11 mm. Von den Landpulmonaten hat Arion empiricorum die kleinste Statocyste, denn deren Durchmesser beträgt nur 130—140 μ = 0,13—0,14 mm, während er bei Helix arbustorum 170 μ = 0,17 mm und bei Helix pomatia gar 190 μ = 0,19 mm lang ist. Hier steht also die Statocystengröße nicht im proportionalen Verhältnis zur Körpergröße. Der große Arion empiricorum hat bedeutend kleinere Statocysten als die kleine Helix arbustorum, vielleicht, weil die größere Kriechfläche an sich die Raumorientierung erleichtert und ein Kippen des Körpers unmöglich macht.

Im histologischen Aufbau ist zunächst überall eine bindegewebige Hülle von der eigentlichen Statocystenwand zu unterscheiden.

Erstere ist im Allgemeinen bei Paludina und den Pulmonaten gleichartig aufgebaut; sie besteht aus einer in der Schichtzahl und Festigkeit der Fasern wechselnden bindegewebigen Umhüllung, die bei Paludina von Muskelfasern überzogen wird, welche wahrscheinlich die Spannung der Statocystenoberfläche regulieren helfen. Die Bindegewebsfasern sind zusammen mit ihren Kernen in die Länge gezogen und schließen sich in ihrer Lagerung der Wölbung der Statocyste eng an.

In der Statocystenwand lassen sich drei Zellformen unterscheiden: Riesenzellen, Syncytialzellen und Blasenzellen. — Die Riesenzellen, deren in jeder Statocyste rund 10 vorhanden sind, liegen bei den Pulmonaten zerstreut in der Statocystenwand und sind mehr oder weniger deutlich amöbenartig mit pseudopodienähnlichen Fortsätzen gestaltet. Sie sind charakterisiert durch ihr Plasma, das neben vielen stark färbbaren Körnchen einen großen linsenförmigen Kern enthält, der noch zahlreiche Chromatinkörnchen und ein kugeliges Kernkörperchen besitzt. Bei Paludina unterscheidet sich die Riesenzelle von den übrigen Zellen sehr

wenig, durch einen regelmäßig gestalteten Kern mit einem Kernkörperchen und durch den Besitz kleiner Vakuolen. Ihre Lage ist wie bei den Pulmonaten unbestimmt, ihre Zahl schwankt und läßt sich auch nicht ganz genau feststellen, ihre Form ist nicht amöbenartig, sondern polygonal.

Die zweite Zellform, die Syncytialzellen sind entstanden aus Verschmelzung zahlreicher kleinerer Zellen unter Verschwinden der Zellgrenzen, aber unter Beibehaltung der Kerne. Die Syncytialzellen bilden die Hauptmasse der Statocystenwand, in der die anderen Zellelemente wie Inseln sich ausnehmen. Ihr Plasma enthält viele färbbare Körnchen und zahlreiche unregelmäßig gestaltete chromatinreiche Kerne ohne Kernkörperchen. Paludina nimmt auch hierbei eine Sonderstellung ein, insofern als bei ihr die Syncytialzellen noch nicht zu einem Syncytium verschmolzen, sondern noch selbständig sind und kleine Vakuolen besitzen.

Die Blasenzellen sind charakterisiert durch ein körnchenreiches Plasma, das bald kleinere, bald größere Vakuolen enthält, außerdem chromatinhaltige Kerne ohne Kernkörperchen. Bei Paludina fehlt dieses 3. Zellelement vollständig, doch haben dafür die beiden anderen Zellformen kleine kugelförmige Vakuolen. Es läßt sich vermuten, daß die Vakuolen zur Aufspeicherung der von den Blasenzellen gelieferten Statolithensubstanz dienen.

Zwischen den Riesenzellen- und Syncytialzellenkernen bestehen bei einigen Formen bestimmte, hier deutlich, dort weniger leicht erkennbare Lagebeziehungen, und zwar lagern sich bei Arion, Helix arbustorum und Helix pomatia die Syncytialkerne in mehr oder weniger vollständigem Kreise um die Riesenzellen. Dese Lagerung ist am spezialisiertesten bei Arion empiricorum, so daß auch hierin die Nacktschnecken eine höhere Stufe der Entwicklung darstellen.

Alle drei Zellelemente sind nach dem Innern der Statocyste zu mit Flimmerhärchen bedeckt, die bei dem einzelnen Individuum stets gleich lang sind und am dichtesten bei Arion, am dünnsten bei Paludina stehen.

Die enge Verkettung der drei Zellformen geschieht bei den Pulmonaten in der Weise, daß die einzelnen Zellelemente sich mit den Rändern übereinander schieben, und daß die Riesenzellen mit ihren mehr oder weniger ausgeprägten pseudopodienartigen Fortsätzen in die beiden anderen Zellformen eingreifen. Bei

Paludina ist ein gewöhnliches Pflasterepithel vorhanden, in dem die Zellwände bald gerade, bald schräg aneinander stoßen.

Alle Statocysten sind mit einer farblosen Flüssigkeit erfüllt, in der die Statolithen frei schweben, und zwar in um so größerer Menge, je kleiner sie sind. Am deutlichsten zeigt dies ein Vergleich zwischen Limnaea stagnalis und Paludina vivipara; denn erstere hat etwa 650—700 Statolithen, die aber nur 12—13 μ lang sind, letztere enthält nur etwa 200 Statolithen, die aber die beträchtliche Länge von 100—120 μ erreichen. Bei allen von mir untersuchten Formen sind bei ausgewachsenen Tieren die Statolithen seitlich zusammengedrückt, im übrigen bald kreisrund, bald langgestreckt, oval, eiförmig, wetzsteinförmig. Immer lassen sie eine konzentrisch schalige Struktur erkennen, Paludina auch eine radiäre Streifung, und man darf wohl annehmen, daß auch die der Pulmonaten sie zeigen würden, wenn man die Statolithen bei genügend starker Vergrößerung betrachten könnte. Alle Statolithen sind stark lichtbrechend und machen so selbst die kleinsten Statocysten für das Auge sichtbar. Bei allen untersuchten Formen kommen neben den einzelnen Statolithen auch solche vor, die aus zwei, drei, vier Statolithen zusammengesetzt sind, von denen aber jeder einzelne Teil wie ein selbständiger Statolith gebildet ist. — Die mikrochemische Untersuchung ergab, daß die Statolithen aus kohlensaurem Kalk ($CaCO_3$) bestehen. — Die Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskop zeigte, daß die Statolithen doppelbrechend sind.

Der Statocystennerv setzt bei Paludina und den Pulmonaten schwach trichterförmig erweitert an die Statocyste an, verengt sich bald, nachdem er die Statocyste verlassen hat, erweitert sich dann wieder und läuft in gleichmäßiger Stärke zwischen Cerebropedal- und Cerebrovisceralcommissur zum Cerebralganglion, in dem er seine Wurzel hat. Er ist bei allen untersuchten Formen hohl, was sich besonders bei jüngeren Tieren leicht dadurch beweisen läßt, daß es gelingt, die Statolithen in den Hohlraum des Nerven hineinzudrängen. Auch Schnittbilder liefern mehr oder weniger deutlich den Beweis dafür und lassen die genauere Struktur des Nerven sehen. Es besteht im inneren Aufbau des Nerven bei allen Formen insofern eine Übereinstimmung, als der Nerv sich aus zahllosen feineren und gröberen Nervenfasern zusammensetzt, die in der Richtung des Gesamtnerven verlaufen, sich an der Mündung des Nerven in die Stato-

cyste strahlenförmig nach allen Seiten ausbreiten und die benachbarten Zellelemente innervieren. Die Übereinstimmung zeigt sich ferner darin, daß zwischen den Nervenfasern die Kerne des Nerven liegen, die in ihrem Chromatinreichtum und in ihrer unregelmäßigen Gestalt an die Syncytialkerne erinnern. Es kommen aber bei einigen Formen auch langgestreckte Kerne vor. Alle Nervenmündungsstellen sind mit Flimmerhärchen besetzt wie die übrige Statocystenwand.

Im Gegensatz zu den vor mir von anderen gemachten Beobachtungen stehen die folgenden von mir gefundenen Tatsachen.

1. Leydig sagt, die Statocyste sei nicht immer kugelrund, sondern habe die Form zweier aufeinander gelegter Urglasschalen mit starker Wölbung. Ich fand, daß die Statocysten aller von mir untersuchten Schneckenformen in unverletztem Zustand kugelförmig sind.

2. Eine der „macula acustica“ der Pterotrachea vergleichbare wulstig verdickte Stelle gegenüber dem Nerveneintritt findet sich bei den von mir untersuchten Gastropoden nicht, wohl aber an beliebigen Stellen wulstige Verdickungen, die im Zusammenhang mit den Vakuolen der Blasenzellen oder mit den Riesenzellen stehen und in vielen Statocysten mehrfach auftreten.

3. Es sind niemals nur etwa drei Zellen mit großen Kernen vorhanden (Leydig), sondern stets mehr, etwa 9—12. Auch sind die Kernkörperchen der Riesenzellen nicht spindelförmig, wie Leydig angibt, sondern stets kugelrund.

Literaturverzeichnis.

1) Allmann, On the anatomy of Actaeon, Annals of nat. hist. Vol. XVI, 1845.

2) Böhmig, L., Beiträge zur Kenntnis des Zentralnervensystems einiger pulmonaten Gasteropoden, Jnaug. Dissert. Leipzig 1883.

3) Boll, F., Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. V.

4) Claus, C., Das Gehörorgan der Heteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XII, 1876.

5) —, Über den akustischen Apparat im Gehörorgan der Heteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XV, 1876.

6) Delage, Y., Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice, Arch. de zool. expérim 2. Série Bd. V, 1887.

7) Delle Chiaje, Descrizione e notomia degli animali invertebrati della Sicilia citeriore, Tomo primo, Napoli 1841.

8) Eydoux und Souleyet, Mitteilungen, Frorieps neuen Notizen No. 174, 1838.

9) Gegenbaur, C., Grundzüge zur vergleichenden Anatomie, 2. Aufl. 1870.

10) —, Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden, Leipzig 1855.

11) Hancock und Embleton, On the anatomy of Eolis, Annals of. nat. hist. Vol. XV, 1845.

12) —, On the anatomy of Doris, Philos. Transact. 1852.

13) Huxley, Th., On the morphology of the cephalous Mollusca as illustrated by the anatomy of certain Heteropoda and Pteropoda etc., Philosoph. Transactions 1853.

13a) Jhering, H., von, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken, Erlangen 1876.

14) Ilyin, P., Das Gehörbläschen als Gleichgewichtsorgan bei den Pterotracheïdae, Centralblatt f. Physiologie, Bd. XIII, 1900.

15) Lacaze-Duthiers, H., Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques, Arch. de zool. expérim., Vol. I, 1872.

16) —, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques (Gastéropodes), Arch. de zool. expérim, Bd. I, 1872.

17) —, Mémoire sur les organes de l'audition (otolithes) de quelques animaux invertébrés, 1868.

18) Lang, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbellosen, Teil III, 1, Mollusca, 1907.

19) Lee und Mayer, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 2. Aufl.

20) Leuckart, R., Zoologische Untersuchungen, Heft 3, 1863.

21) Leydig, F., Über Paludina vivipara, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. II, 1850.

22) —, Über das Gehörorgan der Gasteropoden, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. VII, 1871.

23) —, Zur Anatomie und Physiologie der Lungenschnecken, Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. I.

24) —, Anatomische Bemerkungen über Carinaria, Firola und Amphicora, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. III, 1863.

25) Milne Edwards, H., Note sur la classification naturelle des Mollusques Gastéropodes, Ann. des sc. nat. Zool., Bd. IX, 1848.

26) Moquin-Tandon, Histoire naturelle des Mollusques de France, Bd. VI, 1855.

27) Nabias, B. de, Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des gastéropodes, Bordeaux, 1894.

28) Owsjannikow und Kowalewsky, Über das Zentralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden, Mém. de l'Acad. de St. Petersbourg, 1867.

29) Plate, L., Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden, Zool. Jahrb. Bd. XI, 1898.

30) Pouchet, Note sur le développement des Limnées, Ann. des sciences naturelles, 1838.

31) Quatrefages, Mémoire sur l'Eolidine paradoxale und Mémoire sur les Gastéropodes Phlébentérés, Ann. des sc. nat., Bd. XIX, 1843 und Bd. XX, 1844.

32) Ranke, J., Der Gehörgang und das Gehörorgan bei Pterotrachea, Zeitschr. f. wiss. Zool., Suppl. zu Bd. XXV, 1875.

33) —, Das akustische Organ im Ohre der Pterotrachea (Erwiderung an Claus), Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. XII, 1876.

34) Schmidt, A., Beiträge zur Malakozoologie, Berlin 1857 (1856).

35) Schneider, K. C., Vergleichende Histologie, Jena 1903, G. Fischer.

36) Simroth, Mollusken, Teil: Pulmonaten, Lieferung 105—108. Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreiches, 1909.

37) Solger, B., Zur Kenntnis des Gehörorgans von Pterotrachea, Schrift. d. Naturf. Gesellschaft in Danzig, 1899, Bd. X. Neue Folge.

38) Tschachotin, S., Die Statocyste der Heteropoden, Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, Bd. XC, 1908, 5. Teil. (Siehe dessen Literaturangabe.)

39) Verworn, M., Gleichgewicht und Otolithenorgan, Pflügers Arch. Bd. I, 1891.

Erklärung der Abbildungen.

a	den Syncytialzellen analoge Zellen
a_1, a_2	anormale Statolithengebilde
b	Blasenzelle
bk	Blasenzellenkern
est	Einzelstatolith
fh	Flimmerhärchen
h	Hülle
hf	Hüllfasern
hk	Hüllenkerne
kk	Kernkörperchen
m	Muskel
mu	Mündung des Nerven
n	Nerv
nf	Nervenfibrille
nh	Nervenhohlraum
nk	Nervenkern
nl	Nervlumen
nst	normaler Statolith
p	Pigmentkörnchen
ps	pseudopodienähnl. Fortsatz
r	Riesenzelle
rk	Riesenzellenkern
rk_1	den Riesenzellenkernen analoger Kern
s	Syncytialzelle
s_1	Syncytialzellen analog
sk	Syncytialzellenkern
sk_1	den Syncytialkernen analoger Kern
stw	Statocystenwand
v	Vakuole
ve.st	Verengte Stelle des Nerven
v. st	Viellings-Statolith
x	sich über die Riesenzelle schiebender Syncytialkern.

Tafelfiguren.

Fig. 1. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Paludina vivipara. Vergr. 950 : 1.

Fig. 2. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Paludina vivipara. Vergr. 400 : 1.

Fig. 3. Teil der Statocystenwand und der Statocystenhülle von Paludina vivipara. Vergr. 950 : 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Limnaea stagnalis Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 5. Schnitt durch die Statocystenwand und den Nerv von Limnaea stagnalis. Vergr. 400 : 1.

Fig. 6. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 7. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 8. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Planorbis corneus Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 9. Längsschnitt durch den Statocystennerv und einen Teil der Statocystenwand von Planorbis corneus. Vergr. 950 : 1.

Fig. 10. Flächenschnitt durch die Statocyste von Helix pomatia Linné. Vergr. 400 : 1.

Fig. 11. Schnitt durch den Nerv (längs) und einen Teil der Statocystenwand von Helix pomatia. Vergr. 950 : 1.

Fig. 12. Schnitt durch einen Teil der Statocystenwand (Blasenzelle) und Statocystenhülle von Helix arbustorum LINNÉ. Vergr. 950 : 1.

Fig. 13. Flächenschnitt durch die Statocystenwand von Helix arbustorum. Vergr. 400 : 1.

Fig. 14. Schnitt durch den Nerv und einen Teil der Statocystenwand von Helix arbustorum. Vergr. 950 : 1.

Fig. 15. Flächenschnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum FÉRUSSAC. Vergr. 950 : 1.

Fig. 16. Nach einem gefärbten Totalpräparat. Regelmäßige Lagerung der Syncytialkerne um die Riesenzellen von Arion empiricorum. Vergr. 400 : 1. *a* erste, *b* zweite Einstellung des Mikroskopes.

Fig. 17. Flächenschnitt durch die Statocyste von Arion empiricorum. Vergr. 400 : 1.

Fig. 18. Schnitt durch den Nerv (längs) und einen Teil der Statocystenwand von Arion empiricorum. Vergr. 950 : 1.

Vorliegende Arbeit entstand im zoologischen Institut der Universität Jena auf Anregung und unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. JOHANNES MEISENHEIMER. Ihm bin ich für seine freundliche Unterstützung, die er mir jederzeit durch Rat und Tat zuteil werden ließ, zu großem Danke verpflichtet, den ich ihm auch an dieser Stelle abstatten möchte.

W. Schmidt gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. R. Wesser, Jena

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: NF_41

Autor(en)/Author(s): Schmidt Willy

Artikel/Article: Untersuchungen über die Statocysten unserer einheimischen Schnecken. 515-562