

Dieselben reichen nicht aus, um den so rasch wachsenden Bakterien und andern Pilzen, die ihre Trockensubstanz in wenigen Tagen vervielfachen, ein Fortkommen zu gewähren. Hingegen können Algen und andere Wasserpflanzen diese organische Nahrung verwerten, da sie langsam wachsen und außer dieser noch Kohlensäure assimilieren, die immer in großer Menge zur Verfügung steht. Faktisch wachsen Pilze bei verunreinigten Flüssen nur bis kurz unter der Einmündung der Siele in den Fluss, dann machen sie Algen und andern grünen Pflanzen Platz. [55]

## Ueber den Mechanismus der Lokomotion der Pulmonaten.

Von Dr. **Lazar Car** in Agram.

Das höchst eigentümliche Gleiten unserer im Wasser lebenden Pulmonaten an der Oberfläche des Wassers, mit nach abwärts gekehrtem Gehäuse mittels ihres breiten Fußes, wie man es am besten in einem Aquarium beobachten kann, hat schon unzählige Naturfreunde in das größte Staunen versetzt. Dieses Phänomen frappiert erstens dadurch, dass man die sonst am Grunde oder an anderen festen Unterlagen zu sehen gewohnten Schnecken knapp unter dem Wasserspiegel bemerkt, zweitens dass sie in umgekehrter Lage die Schale nach unten, den Fuß nach oben sich befinden, drittens dass sie sich die Oberfläche des Wassers, also die Grenze zwischen Wasser und Luft, zur Unterlage erkoren haben, und dass sie schließlich an dieser ätherischen Unterlage überhaupt Stützpunkte finden können, welche sie für ihr Fortkommen benötigen. Ferner birgt das eigentümliche Vorwärtstommen, mittels der ausgebreiteten Fußsohle der Schnecken überhaupt schon etwas Rätselhaftes in sich. Es mag sein, dass unsere eigene Bewegungsart und die anderer höherer, uns näher stehender Tiere mittels des Hebelapparates, uns die Lokomotion der Schnecken schon etwas fremdartiger erscheinen lässt. Aber wenn wir bei der sich vorwärts bewegenden Schnecke an ihrem Fuße doch irgendwelche merklichen Biegungen wahrnehmen könnten, würde uns das weniger überraschen. Doch die ausgebreitete und geebnete Sohle des Schneckenfußes behält ihre Form und Konturen und fließt nur nach vorwärts als ein Ganzes, wie wenn sie von einem Magnet angezogen wäre. Ohne Zweifel müssen da ganz eigentümliche Vorrichtungen herrschen und ein ganz besonderer Mechanismus der lokomotorischen Organe vorliegen.

Dass sich schon Viele an die Erklärung dieses Rätsels herangewagt haben, davon konnte ich mich leicht an der Litteratur überzeugen.

Blainville [1] äußerte sich darüber folgendermaßen: „Les céphalés terrestres rampent à l'aide de leur pied. Pendant leur progression, il s'opère un mouvement ondulatoire entre la partie postérieure et la

partie antérieure de cet organe. Ce genre de reptation ressemble nullement à celui des Reptiles; c'est plutôt un glissement du disque abdominal produit par des ondulations extrêmement fines de tous les petits faisceaux longitudinaux qui composent cet empatement“.

Quatrefages [2] ist der Meinung, „dass die Voranbewegung der Weichtiere an der Oberfläche des Wassers und mit dem Fuß an der Luft nicht durch eigentümliche Bewegungen des Fußes gesehehen könne, sondern der Thätigkeit der Flimmerhaare zuzuschreiben sei, welche den ganzen Körper und insbesondere auch dessen Sohle bedecken“.

In späterer Zeit befasste sich viel mit den Bewegungen der Land-schnecken Dr. Heinrich Simroth [9]. Er publizierte mehrere Ab-handlungen über diesen Gegenstand. Aus seiner Arbeit „Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan des *Cyclostoma elegans* und der einheimischen Schnecken überhaupt“ entnehme ich folgendes:

Simroth widerspricht der Annahme von Moquin-Tandon, wo-nach die Sohlenbiegungen und die Beihilfe des Schwanzes, der Fühler, der Lippenwülste als Ruderapparate in Anspruch genommen werden. Moquin-Tandon sagt: „Pour se diriger dans l'eau, les Gastéropodes se servent habilement des bords plus ou moins dilatés de leur disque, de leur quene et même de leur chaperon. Lister fait observer que les tentacules élarges, minces et membraneux de la Limnée stagnale sont, pour se Mollusque, pendant ses divers mouvements, comme des espèces de nageoires. On pourrait peut-être en dire autant des cornes très allongées des Planorbes et des Physes“. „Alle diese Organe, mit Ausnahme der Sohle — sagt Simroth — sind für die Lokomotion völlig nutzlos und einfach zu streichen; denn einerseits geschieht ihre Bewegung zu ganz anderen Zwecken, die ihrer eigentlichen Natur angemessen sind, andererseits leisten sie nichts zur Beantwortung der Frage: warum schwimmt ein Tier vom spezifischen Gewichte des Wassers nie mitten durch die Flüssigkeit, sondern warum kriecht es stets an der Oberfläche, „sur la lame d'air en contact avec la surface de l'eau? (Dugès)“.

Sehr beachtenswert ist die Entdeckung von Simroth, dass das Gleiten des umgekehrten Fußes nicht direkt an der Grenze zwischen Wasser und Luft geschieht, sondern dass hier eine ausnehmend feine Schleimhaut vom Fuße abgesondert wird. Diese Schleimhaut ist die Lamelle zwischen Wasser und Luft, wie er sich ausdrückt. Man bemerkt sie nach Simroth nur bei sehr günstigem Lichtreflex. Sie soll leichter als Wasser sein und mischt sich mit diesem nicht im geringsten.

In der That erinnere ich mich, dass ich nicht selten beobachten, und mich darüber nicht genug wundern konnte, dass beim trichter-artigen Einziehen der unteren, jetzt nach oben gekehrten Oberfläche der Fußsohle, das Wasser nicht in die Vertiefung eindringt. Nach

Simroth scheidet die Schleimdrüsen der Fußsohle dieses feine Band aus, welches beim Gleiten zurückgelassen wird, also sich in der That als ein langes Band am zurückgelegten Wege hinzieht. Es haftet nicht wie ein anderer Schleim an der Sohle fest, es dient ihr nur zur Unterlage. Wenn sich also die Sohle stellenweise vertieft, so zieht sie sich von ihr erzeugten Unterlage weg. Die trichterartige Vertiefung ist also ein leerer Raum, unten durch die Sohle, oben durch das schleimige Band begrenzt. Deshalb fließt in den Trichter kein Wasser; deshalb gleiten die Schnecken mit gleicher Geschwindigkeit an der Oberfläche des Wassers wie am Glase, weil die Unterlage, unter solchen Umständen und dadurch auch die Reibung stets dieselbe bleibt.

Warum scheidet aber die Fußsohle dieses schleimige Band nicht auch mitten in der Flüssigkeit ab, sondern stets nur an begrenzten Flächen, seien sie die Seitenwände des Bassins, oder die im Wasser sich befindenden Pflanzen etc. oder die Oberfläche des Wassers? Darüber sagt Simroth nichts. Vielleicht ist ein gewisser Grad von Dichtigkeit des Mediums dazu doch nötig, und die Flüssigkeitshaut ist gerade noch so dicht, um dies zu ermöglichen, trägt also indirekt doch etwas dazu bei. Ich erinnere an einen analogen Prozess. Wenn man nämlich einen Gegenstand in flüssiges Wachs eintaucht und ihn wieder herauszieht, so erhält er einen Belag von Wachs, und zwar geschieht das auch in dem Falle, wenn der eingetauchte Gegenstand nicht kälter ist als das geschmolzene Wachs. An den Flächen eines dichteren Körpers haftet das Wachs bekanntlich in Folge der Adhäsion. Dasselbe geschieht also auch hier. Die Schleimlamelle muss daher unterhalb der Flüssigkeitshaut liegen; ist also nicht zwischen Wasser und Luft, wie sich Simroth ausspricht, sondern unter der Flüssigkeitsmembran.

Buchner [16] teilt eine nachträglich gemachte Bemerkung von Simroth mit, wonach die kleinen Limnaeen auf einem Schleimbande auch mitten durch das Wasser mit nach oben gewendeter Schale kriechen können. Das kann ich nicht bestreiten, aber nachdem ich es selbst nie beobachtete, und auch Simroth, welcher sich doch so viel mit den Schnecken befasste, nicht früher bemerkte, muss ich daraus schon schließen, dass es doch äußerst selten und vielleicht nur unter besonderen Umständen geschieht.

Bevor ich jedoch auf den Mechanismus dieser eigenartigen gleitenden Lokomotion der Pulmonaten selbst übergehe, will ich zuvor die Hypothesen anderer mitteilen.

Nach Simroth ist die eigentlich bewegende Kraft das Wellenspiel: die Verlängerung der Fußsohle durch lokomotorische Wellen vorn und die Verkürzung durch den Retraktor hinten. Die Hauptrolle spielt die Verlängerung der Sohle, erzeugt durch die Extension von Längsmuskelfasern. Auch Maria Gräfin v. Linden [17], welche

die Arbeiten von Simroth nicht zitiert, kommt zum folgenden Schlusse: „Die kleinen wellenförmigen Bewegungen auf dessen Sohle genügen um eine Ortsveränderung hervorzubringen; als Steuer dienen hierbei Kopf und Fühler“. Wie die Extension durch eine besondere Auslösung des Muskelreizes zu Stande kommt, darauf werden wir noch zurückkommen.

Dem gegenüber vertritt Sochaczewer [11] eine ganz andere Ansicht. Er sucht im Schwellgewebe des Fußes das bewegende Agens. „Im Gegensatz zu Simroth — sagt dieser Autor — möchte ich annehmen, dass das durchweg kavernöse Gewebe des Fußes nicht bloß zur Unterstützung der sog. extensilen Fasern dient, sondern dass es hauptsächlich die Lokomotion bewirkt. Die Fasern selbst werden durch die einströmende Flüssigkeit gedehnt und wirken erst nach reflektorischen Anreiz treibend auf die die Maschen anschwellende Blutmenge. Die Wellen, welche über die Sohlenfläche gleiten, könnten dann wohl den Ausdruck der durch periodisch ausgelöste Muskelthätigkeit erzeugten Strömung sein“.

Simroth gelang es in seiner oben zitierten Arbeit diese von Sochaczewer vorgetragene Ansicht vollständig zu widerlegen. Da es also Simroth schon ausführlich gethan hat, will ich weder seine Argumente von Neuem zitieren, noch mich überhaupt in diese Hypothese der Erklärung des Gleitens mittels des Schwellgewebes weiter einlassen. Es erübrigt uns also wohl nur die Simroth'sche Hypothese der Extension.

Simroth kommt zum ganz richtigem Schlusse, dass die Lokomotion der Schnecken nicht auf einem Schwellgewebe des Fußes, sondern dass sie nur auf der Extension von Längsmuskelfasern beruht. Wenn ich ihm aber bisher gerne gefolgt bin, so gehen von jetzt an unsere Wege auseinander.

Simroth setzt sich über den schwierigsten Punkt der ganzen Frage so hinweg, dass er die Längsfasern durch die Myosingerinnung ausdehnen lässt. Durch die Gerinnung soll eine feste Scheibe entstehen, die sich hinten beständig löst, während sie vorn um die gleiche Myosinmenge wächst. Dass dies aber, wenigstens für die *Limnaea* nicht nur nicht notwendig, sondern auch unwahrscheinlich ist, will ich hier versuchen zu zeigen, indem ich eine andere, einfachere und gewiss auch plausiblere Hypothese vortrage.

Meine Methode der Untersuchung bestand erstens in der Beobachtung, soweit man überhaupt aus der Art der Bewegung irgendwelche Schlüsse auf den Mechanismus der Bewegung ziehen kann, und zweitens fertigte ich mir Schnittserien an, damit ich durch die Einsicht in die Muskelanordnung im Fuße weitere Behelfe für meine Vermutungen gewinnen konnte.

Vorerst wollen wir uns das Organ für die Bewegung, den Fuß der Schnecken überhaupt, genau besichtigen, um in seine Struktur

besser eindringen zu können. Aus der Litteratur will ich nur Einiges anführen.

In Bronn's [3] „Klassen und Ordnungen (dritten Bandes zweite Abteilung, Weichtiere von W. Keferstein)“ finde ich in Bezug auf die Histologie des Fußes der Vorderkiemer Folgendes: „Die eigentliche Substanz des Fußes wird aus Muskelbündeln gebildet, die der Hauptsache nach parallel der Sohle verlaufen, aber von vielen Muskelbündeln durchsetzt werden, die senkrecht zur Sohle oder schräg dazu stehen, so dass fast in allen Richtungen Bündeln vorhanden sind“... „Der Fuß ist das Fortbewegungsorgan der Schnecken, vorn dehnt er sich aus, hinten bleibt er haften und während so Kontraktionen wellenförmig an der Sohle ablaufen, kriecht langsam das Tier fort“... .

Weiter im Kapitel über die Lebensweise (2. Bewegung) heißt es: „Das Kriechen geschieht durch die Bewegungen des Fußes, dessen Bau wir oben schon genau besprochen haben. Die Muskeln in der platten Fußsohle ziehen besonders in der Längsrichtung, andere aber auch von oben nach unten, und noch andere wieder schräg, so dass fast wie die Zunge des Menschen der Schneckenfuß der mannigfachsten Bewegung fähig ist. Wenn eine Schnecke an einem Glase in die Höhe kriecht, kann man leicht durch die Glaswand hindurch sehen, welche Bewegungen der Fuß dabei vollbringt. Man bemerkt, dass wellenförmig über die ganze Breite des Fußes reichende Kontraktionen an ihm entlang laufen und dass dadurch wie auf kleinen Walzen die Schnecke ständig fortgeschoben wird“.

Ueber den Fuß der Lungenschnecken heißt es wieder wörtlich: „Der Fuß besteht so fast durchweg aus Muskeln und zwar zum überwiegenden Teile aus Längsmuskeln, überall findet man aber auch senkrecht dazwischen verlaufende Züge und auch diagonale Fasern“.

Da ich noch A. Lang's vergleichende Anatomie, dritte Abteilung, *Mollusca*, und durch ihn L. Plate [14] zu Rate gezogen habe, konnte ich die oben angeführten Befunde bezüglich der Histologie der Haut und des Fußes, durch meine eigenen Schnitte im Wesentlichen nur bestätigen. Eine erschöpfende Ausbeute der Litteratur für so spezielle Zwecke ist heute wirklich schon fast zur Unmöglichkeit geworden, und ist übrigens, wenigstens meiner Meinung nach, das zu tiefe Eindringen in die Arbeiten und Ansichten anderer ein Hemmnis für das Auftauchen neuer Ideen.

Ich wählte zur eigenen Beobachtung kleine Limnaeen, damit ich eventuell Schnitte durch den ganzen Fuß erhalten konnte. Die Species habe ich leider nicht bestimmt. Die Schnittserien sind in sagitaler, frontaler, wie auch in transversaler Richtung ausgeführt worden. Die vorläufige Stückfärbung diente mir nur zum leichteren Orientieren beim Einbetten in Paraffin. Später musste ich die Schnitte, da der Farbstoff nicht tief genug eingedrungen ist und die Schnitte zu blass waren,

noch nachträglich als solche in Boraxkarmin färben. Zum Schneiden bediente ich mich des Spengel'schen Mikrotomes.

Die aus den Schnitten gewonnene Histologie des Fußes ist kurzgefasst folgende:

Die ganze Oberfläche des Fußes ist mit einem zylindrischen flimmernden Epithel bedeckt<sup>1)</sup>. Die Epithelzellen sind an ihrer Basis zerfasert, wohl in Folge des Mangels einer Stützlamelle. Dass die basalen Fortsätze das Epithel mit dem darunter liegenden Gewebe zu verbinden haben, scheint mir schon aus dem Umstande bewiesen zu sein, weil die Verbindung ja ohnehin so schwach ist, dass trotz dieser Zerfaserung sich das Epithel bei der Schrumpfung in Alkohol so leicht stellenweise löst. Dass aber für das Normalleben der Limnaeen diese Verbindung genügt, lässt sich wieder dadurch erklären, dass dieselben als Wassertiere vom spezifischen Gewichte des Wassers einer größeren Zerrung nie ausgesetzt sind, wofür ja übrigens auch ihre von ihnen selbst gebildete, stets glatte Unterlage noch Sorge trägt.

Das direkt unter dem Epithel liegende Gewebe die sog. Cutis oder Drüsenschicht, ist etwas dichter als die tiefer gelegene Gewebe-Muskelschicht. Die Zellen in der Cutis sind rundlich und fest zusammengepresst; sie bilden ein dichtes parenchymatisches Gewebe. Die Konturen der einzelnen Zellen sind schwer zu unterscheiden, doch die zusammengedrängten intensiver gefärbten Kerne lassen auf ihre dichte Anhäufung schließen. Zwischen ihnen sind auch einzelne Drüsenzellen zu sehen.

Fig. 1.



Fig. 1. Sagittaler Längsschnitt durch den ganzen Fuß von *Limnaea*, halbschematisch.

Die einzelligen Drüsen sind groß, ihr Inhalt, wohl Schleim, ist sehr schwach gefärbt und erweist sich erst bei stärksten Vergrößerungen als sehr fein granuliert. Einzelne Drüsen sind so groß, dass ich sie durch ganze Serien von Schnitten verfolgen konnte. Solche Drüsen-

1) Die Aufgabe der Bewimperung bestände nach Wood-Mason [4] in der Verteilung des Schleimes auf der Fußoberfläche.

zellen gibt es nicht viele, auch sind sie nur an die Sohle beschränkt. Sehr viele ovale Lücken, nahe der Sohle, haben sich mir später nicht als Kavernositäten, sondern als ausgeleerte Drüsenzellen ergeben.

Das Epithel ist nicht pigmentiert. Die verästelten Pigmentzellen des Bindegewebes kommen äußerst zerstreut in der Drüschicht, unter dem Epithel vor; dringen nie tief, bilden also nur eine oberflächliche Lage. Sie sind auf die Cutis beschränkt.

Die Lücken im Fuße, welche das Schwellgewebe oder die Kavernosität des Fußes ausmachen, sind ziemlich reichlich vorhanden, wie man das aus der Abbildung (Fig. 1) am besten ersieht.

Kalkkörperchen kommen sehr viele vor, und sind besonders vertreten in dem zentralen Bindegewebe — in der Muskelschicht. Sie sind sehr leicht durch ihre konzentrische Struktur erkennbar.

Die Muskelfasern, welche mich hauptsächlich interessierten, sind lang, fadenförmig, nicht bandförmig, höchstens am Querschnitt oval; zeigen ein stärkeres Lichtbrechungsvermögen, bilden selten Bündel, oder diese sind wenigstens nur aus wenigen Fasern zusammengesetzt. In dickeren Fasern sieht man hie und da auch eine längsgestreifte Struktur, auch sind in solchen ab und zu in der Axe äußerst kleine stark lichtbrechende Körner eingesprengt, vielleicht die letzten Reste der Kerne. Die Anordnung ist nicht wiederzugeben. Die Muskelfasern kreuzen sich in allen möglichen Richtungen, sind ganz wirr in dem zentralen Bindegewebe zerstreut. Von einer Schicht von Längsmuskelfasern kann man kaum reden. Man sieht zwar stellenweise parallel der Längsoberfläche des Fußes Muskelfasern und auch ganze Bündel, doch eine zusammenhängende Schicht kommt auf einem Schnitt nicht zu Stande. Die dorsoventralen Fasern heben sich noch am meisten als solche hervor, namentlich an der Basis des Fußes, von wo sie sich radiär in den Fuß ausbreiten — Retraktor. Es fehlt jedoch auch nicht an Diagonalfasern und quergestellten, welche letztere man natürlich nur als Punkte auf einen sagittalen Längsschnitt wahrnimmt. Diese Punkte kann man aber ohne schwerer Mühe von den Kernen der rundlichen Bindegewebszellen, welche auch in dieser zentralen Partie — der Muskellage — vorkommen, unterscheiden. Ihre Dicke entspricht dem Durchmesser der nebenstehenden längsgeordneten Fasern, und sie zeigen auch dasselbe Lichtbrechungsvermögen wie diese.

Ueber die Innervierung der Muskelfasern kann ich nichts berichten. Nach Malepa [5] scheint an eine jede Muskelfaser eine Nervenfibrille zu treten (wenigstens bei den Stylomatophoren).

Eins muss ich aber besonders hervorheben. Wenn man auch auf den Schnitten meistens nur abgeschnittene Enden von Fasern bemerkt, so kann man doch nach einigen Suchen auch die unversehrten Enden auffinden, die dann ganz klar zeigen, dass die Faser ohne weiteres spitz endigt. Auch einen Zusammenhang der Muskelfasern

mit dem Epithel konnte ich nicht konstatieren, wie es z. B. Plate auf dem Schnitt durch die Haut von *Dandebardia rufa* angibt.

Hier wirft sich uns aber die Frage auf: wie kann dann eine Faser auf das umliegende Medium — das Bindegewebe — wirken und es zusammenziehen, wenn sie mit demselben durch nichts, und selbst an den Enden nicht, verbunden ist. Ich wage dafür eine Erklärung abzugeben. Sehr kleine Körper haben bekanntlich im Verhältnis eine sehr große Oberfläche. Je größer die Oberfläche, um so größer die Adhäsion. Das umliegende Medium haftet also vermöge der Adhäsion an der Muskelfaser. Zieht sich die letztere durch Kontraktion zusammen, so nimmt es das ihr anhaftende Gewebe mit; wenn sich gar aber viele Fasern in einer Richtung zusammenziehen, so wird es noch klarer, dass sich dann auch das dazwischen gelegene Bindegewebe passiv zusammenziehen muss. Freilich, wenn das Medium zu wenig dicht, fast ganz wässrig ist, so muss auch für eine bessere Verbindung mit demselben Sorge getragen werden. Und in der That sehen wir z. B. die mesenchymatösen Muskelzellen im Gallertgewebe der Ctenophoren an beiden Enden zierlich verästelt. Durch die Verästelung wird die Oberfläche vergrößert, und dadurch auch die Adhäsion. Bei den Schnecken ist das aber, wie wir sehen, nicht notwendig.

Nachdem wir uns so alle Elemente, deren wir für die Erklärung des Mechanismus der Pulmonaten-Lokomotion bedürfen, angesehen haben, wollen wir nun an unsere eigentliche physiologische Aufgabe herantreten.

Simroth hat die Längsmuskeln, als die eigentlich lokomotorischen angesprochen. Dem stimme ich auch zu, wenn ich auch nicht zugeben kann, dass sie allein das Vorwärtskommen der *Limnaea* bewirken. Es gibt im Fuße auch sehr viele dorsoventral verlaufende Fasern. Dass sie, besonders an der Basis des Fußes, wo sie in den Retraktor übergehen, das Einziehen des Fußes in die Schale besorgen, steht fest. Doch es gibt auch sehr viele isoliert dastehende Muskelfasern, welche über die ganze Sohle in dorsoventraler Richtung hinziehen. Diese können erstens nur im Zusammenhang mit der Lokomotion ihre Erklärung finden, und zweitens kann die Lokomotion durch Längsmuskelfasern allein ohne Mithilfe der dorsoventralen Fasern nicht leicht verstanden werden, wenigstens nicht ohne die sehr problematischen Gerinnungen des Myosins zu Hilfe zu nehmen, wozu sich Simroth veranlasst gesehen hatte.

Dagegen stelle ich folgende Theorie auf, welche durch die kombinierte Wirkung der Längsmuskelfasern und der dorsoventralen die Lokomotion, wie ich glaube, einfach genug erklärt.

Die Figuren 2—13 sollen veranschaulichen die Bewegungen der Sohle, wie sie sich auf einem idealen sagittalen Längsschnitte ergeben.



Der Punkt *c* markiert den hinteren Rand der Sohle. Wir können unsere Beobachtung auf die hintere Strecke, wo die Bewegung angreift, beschränken.

Die Kontraktion der dorsoventralen Muskelfasern beginnt am hinteren Rande und schreitet allmählich nach vorwärts.

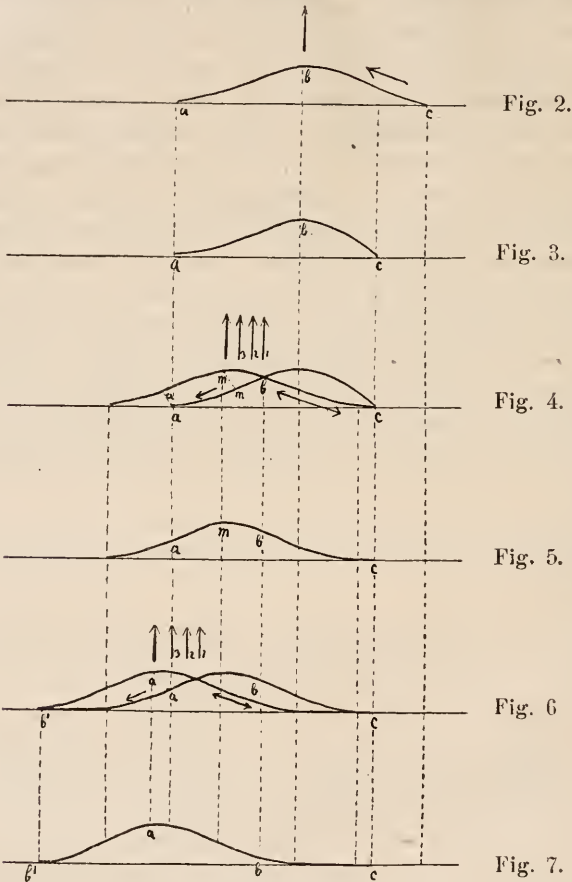


Fig. 2. In einem gewissen Momente ist in einer Querlinie *b*, nahe dem hinteren Rande, die Sohle durch die Kontraktion der dorsoventralen Muskelfasern gehoben — der Adhäsion entrückt. Der Rand *c* berührt nur noch in einer Linie die Unterlage. Jetzt beginnt die Kontraktion der longitudinalen Muskelfasern zwischen *c* und *b*. Die Verbindung mit der Unterlage durch die Adhäsion wird bei *c* gleich 0. Durch das Anziehen nach oben wird bei *b* ein fester Punkt geschaffen; *c* wird daher näher zu *b* angezogen. Fig. 3.

Fig. 4. Die Kontraktion der dorsoventralen Muskelfasern schreitet von *b* gegen *a* zu. Auf jedem Punkt zwischen *b* und *a* wirken aber zwei Kräfte: eine nach oben durch die Kontraktion der dorsoventralen

Muskelfasern, und eine nach vorwärts. Diese Kraft nach vorwärts wird auf folgende Art zu Stande gebracht.

Die Kontraktion der longitudinalen Muskelfasern geht von der Strecke  $c-b$  auf  $b-a$  über. Zu gleicher Zeit wenn  $b-a$  kontrahiert wird, wird die Strecke  $c-b$  relaxiert. Da jedoch zugleich die Kontraktion der dorsoventralen Muskelfasern nach vorn fortschreitet, werden die Punkte von  $b$  nach  $a$  immer mehr gehoben; bei  $a$  löst sich dadurch die Verbindung mit der Unterlage,  $c$  wird aber durch die gleichzeitige Relaxation der dorsoventralen Muskelfasern gesenkt, die Adhäsion wirkt hier immer stärker, der Punkt  $c$  wird immer fester. Die durch die Relaxation erzeugte Verlängerung der Strecke  $c-b$  kann sich daher nur nach vorn geltend machen, wo sie als ein Nachschub wirkt.

Fig. 8.

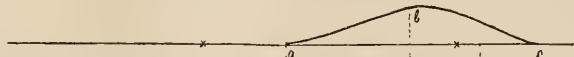


Fig. 9.

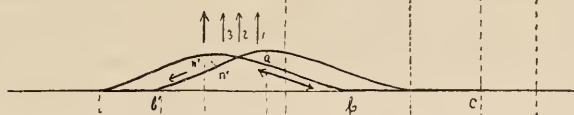


Fig. 10.

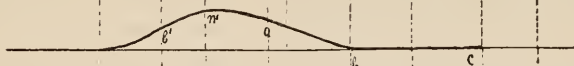


Fig. 11.

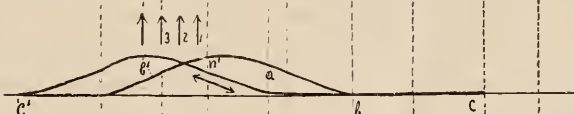


Fig. 12.

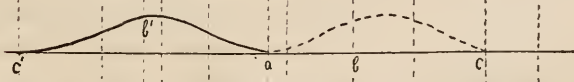
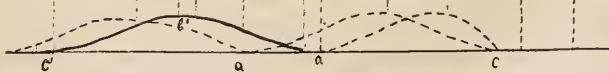


Fig. 13.



Wir wollen jetzt speziell einen Punkt, etwa in der Mitte zwischen  $b$  und  $a$  näher ins Auge fassen. Dieser Punkt  $m$  muss, nachdem ihn eine Kraft nach oben zieht, die andere nach vorn, jedenfalls eine Richtung in der Resultante dieser beiden Kräfte, also nach vorn oben einschlagen. Nachdem also der Punkt  $m$  durch das Anziehen der

dorsoventralen Muskelfasern die höchste Stelle erreicht hat, ist er zugleich etwas nach vorn gerückt. Die Strecke  $c-b$  fangt zugleich von  $c$  an sich zu senken. Fig. 5.

Jetzt geht es so weiter, wie Fig. 6 zeigt. Der Bogen, in welchem  $m$  die höchste Stelle einnimmt, bleibt auch nicht stationär. Die Kontraktion der dorsoventralen Muskelfasern schreitet immer mehr nach vorn bis  $a$  und auch schon über  $a$ . Vorn werden stets neue Strecken gehoben, und in demselben Maße die hinteren gesenkt. Schließlich rückt auch  $a$  zur höchsten Stelle, und zwar zu gleicher Zeit, aus den früher erwähnten Gründen etwas nach vorn. Die Strecke  $b-a$  wird wieder relaxiert, schiebt von rückwärts nach vorn alle Punkte der Reihe nach zwischen  $a$  und  $b'$ , d. h. es wird durch die gleichzeitige Kontraktion der longitudinalen Muskelfasern die nach vorn ziehende Komponente erzeugt.

In der Fig. 7 zeigt uns jetzt der Bogen  $b' a b$  mittels der nach oben vertikal gezogenen Linien, dass jetzt nicht nur der Punkt  $c$  sondern auch  $a$  eine, wenn auch nur kleine Strecke Weges zurücklegte.

Die Fig. 9 erklärt uns die weiteren Veränderungen der Phase, welche in Fig. 7 dargestellt ist, die aber wieder natürlich nur analog den oben erwähnten vor sich gehen. Und so kommen wir zur Position Fig. 10.

In der Fig. 11 hat sich nun auch schon  $b'$  zur höchsten Stelle erhoben und die vordere Strecke wird bis an  $c'$  der Adhäsion entrückt. Nun hat sich schon  $a$  wieder bis zur Unterlage gesenkt, und so ist eine vollständige Welle gebildet worden.

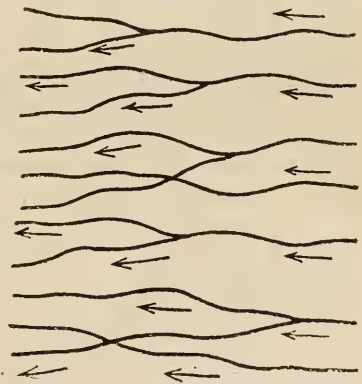
Ehe aber dies noch ganz zu Ende geführt worden ist, und wenn die erste Wellenbewegung noch lange nicht den vorderen Rand der Sohle erreicht hat, beginnt schon von hinten, von  $c$  an, eine zweite Welle sich zu bilden. Und so geht dieses Wellenspiel ohne Unterbrechung weiter vor sich, so lange die Schnecke auf der Unterlage vorwärts gleitet.

Die schönen Resultate der Simroth'schen Untersuchungen ergeben übrigens ein vorzügliches Material zur Bekräftigung meiner Annahme. Er sagt an einer Stelle ganz richtig: „Naehdem, was hier über das Kriechen der Wasserschnecken am Glase gesagt wurde, dürfte man schwerlich hoffen, den Mechanismus, der sie treibt, zu ergründen (— und die Prosobranchier, wenigstens *Paludina*, bilden entschieden den allernüchternsten Ausgangspunkt für die Untersuchung —), wenn nicht die Branchiopneusten auch die bekannte Fähigkeit hätten, in umgekehrter Lage, den Fuß nach oben, an der Wasseroberfläche hinzugleiten“ . . . . „Wir haben nicht die breiten Bänder, welche bei *Helix* quer die Sohlenbreite überfluten, sondern eine Menge kleiner, ungeordneter Wellen, von geringer Breite und Länge, die aber in nicht weniger regelmäßigen Verlaufe von

hinten nach vorn über die Sohle ziehen, sie hier verlängernd und verbreiternd“ . . .

Das stimmt mit dem Bilde, welches die longitudinalen Muskelfasern auf meinen sagittalen Längsschnitten ergeben, vollkommen überein. Hätten wir eine zusammenhängende Längsschicht der longitudinalen Muskulatur, so müsste man diese am sagittalen Längsschnitte irgendwo sehen; dann könnten auch die Wellen in regelmäßigen Querzügen durch die ganze Breite der Sohle ziehen. Das geschieht aber bei *Limnaea* nicht, sondern es ist „eine Menge kleiner ungeordneter Wellen“. Die Wellen pflanzen sich von hinten nach vorn, aber nicht in geraden Linien, sondern in verästelnden und gekrümmten, je nachdem sie schon longitudinale Züge von Muskelfasern antreffen. Das ist dann aber eben die Ursache, dass die Wellen nicht klar genug als solche auftreten, und in Folge dessen ist, wie auch Simroth an einer Stelle sagt: „die eigentlich bewegende Kraft, das Wellenspiel, von den früheren Beobachtern als der am wenigsten hervortretende Faktor übersehen worden“. In der That hat man bei der Beobachtung ein Empfinden wie bei einem Wellenspiel, aber da man nicht gewohnt ist, Wellen in solcher Art sich fortpflanzen zu sehen, wie die beistehende Fig. 14 anzeigt, so lässt man von dieser, sich momentan aufdrängenden Vermutung gleich wieder ab.

Fig. 14.



Also einzig und allein in der Erklärung, wie die Extension der Längsmuskelfasern zu Stande kommt, ergibt sich eine Differenz zwischen Simroth und mir. Ich sehe mich nämlich veranlasst seine Gerinnungshypothese — wenigstens für *Limnaea* — aufzugeben, und zu einer neuen Hypothese zu greifen, welche die Extension, und dadurch das Vorwärtstommen der

Längsmuskelfasern, und durch sie wiederum der ganzen Fußsohle, durch eine eigentümliche Kombination der von hinten nach vorn ziehende Kontraktion und Relaxation der longitudinalen und dorsoventralen Muskelfasern erklärt.

Meine direkte Untersuchung beschränkte sich bloß auf *Limnaea*; außer ihr gibt es jedoch noch eine ganze Anzahl der Süßwasserschnecken, welche auch befähigt sind an der Wasseroberfläche zu schwimmen, und zwar alle die Schale nach unten, den Fuß nach oben. Bröckmaier [13] führt als solche folgende Species an: Paludinellen, *Ancylus fluviatilis*, *Physa fontinalis*, *Limnaea stagnalis*, *L. auricularia* und *Planorbis cornuus*. Das sind aber gewiss noch nicht alle.

Ich hatte mir die Aufgabe gestellt, das Gleiten der Schnecken bloß an der Oberfläche des Wassers zu erklären, doch komme ich jetzt zur Ueberzeugung, dass auch der Mechanismus des Gleitens an irgend einer anderen Unterlage stets derselbe sein muss, was ja schon aus der oben erwähnten Schleimhaut hervorgeht.

#### Litteratur.

- [1] Moquin-Tandon, *Les Mollusques terrestres et fluviatiles de France*, Tom. I, p. 160, Paris 1855.
- [2] Johnston, *An introduction to Conchologie*, London 1850. Deutsche Uebersetzung von Bronn: *Einleitung in die Conchyliologie*, Stuttgart 1853, nach Brockmaier [13].
- [3] Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs, Bd. III, *Malacozoa*, 2. Abteilung, Leipzig und Heidelberg, 1862—1866.
- [4] Wood-Mason, *Foot of certain terrestrial Gastropoda*. *Proc. Asiat. Soc. Bengal* 1881, nach Referat.
- [5] Nalepa, *Beiträge zur Anatomie der Stylomatophoren*. *Sitzungsber. d. Akad. in Wien*, 87. Bd., 1882.
- [6] Simroth H., *Die Thätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXX, Suppl.
- [7] Derselbe, *Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des *Limax cinereogaster**. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXV. ~~XXXVI~~
- [8] Derselbe, *Ueber die Bewegung der Weichtiere*. *Zeitschr. f. d. ges. Naturw.*, 1880
- [9] Derselbe, *Ueber die Bewegung und das Bewegungsorgan des *Cyclostoma elegans* und der einheimischen Schnecken überhaupt*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. XXXVI.
- [10] Derselbe, *Ueber das Gleiten der Schnecken an der Oberfläche des Wassers (Schwimmen)*. *Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozoologischen Gesellschaft*, XIX. Jahrg., Frankfurt a. M. 1887.
- [11] Sochaczewer, *Das Riechorgan der Pulmonaten*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XXV.
- [12] Kalide G., *Beitrag zur Kenntnis der Muskulatur der Heteropoden und Pteropoden; zugleich ein Beitrag zur Morphologie des Molluskenfußes*. *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, XLVI.
- [13] Brockmeier H., *Eine neue Erklärung für das Schwimmen mancher Schnecken an der Oberfläche des Wassers*. *Nachrichtsbl. d. deutsch. malakozoologischen Gesellsch.*, XIX. Jahrg., Frankfurt a. M. 1887.
- [14] Plate L., *Studien über episthopneumone Lungenschnecken. I. *Dandebardia* und *Testacella**. *Zool. Jahrbücher*, Abteil. f. Anatomie und Ontogenie, IV. Bd., 1891.
- [15] Lang A., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Dritte Abteilung: *Mollusca**, Jena 1892.
- [16] Buchner O., *Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Planorbiden*. *Jahresheft Ver. Vaterl. Naturk.*, 47. Jahrg., Stuttgart 1891.
- [17] Maria Gräfin v. Linden, *Das Schwimmen der Schnecken am Wasserspiegel*. *Biol. Centralblatt*, 11. Bd., Leipzig 1891. [62]

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1897

Band/Volume: [17](#)

Autor(en)/Author(s): Car Lazar

Artikel/Article: [Ueber den Mechanismus der Lokomotion der Pulmonaten  
426-438](#)