

da es in der Praxis nicht möglich ist, Unterrichtsfragen unabhängig von der historischen Entwicklung des biologischen Unterrichts in den einzelnen Ländern oder an den einzelnen Universitäten, ja unabhängig von schon bestehenden persönlichen Verhältnissen zu behandeln.

Auf alle Fälle müssen wir es sehr begrüßen, daß einige Zoologen, wie Jordan und Stempell, von sich aus den Schritt zu einer Einbeziehung der Tierphysiologie in den biologischen Unterricht gemacht haben. Das große Interesse, das die Lehrerkreise allgemein-physiologischen Fragen entgegenbringen, läßt hoffen, daß auch der Forderung eines Ausbaues des allgemein-physiologischen Unterrichts in absehbarer Zeit entsprochen werden wird.

Zum Schluß möchte ich noch folgendes Schema für den physiologischen Unterricht in der naturwissenschaftlichen Fakultät entwerfen:

Vorlesungen.	Praktische Übungen.
1. Allgemeine Physiologie.	1. Kurzes allgemein-physiologisches Praktikum.
2. Physiologie des Menschen.	} 2. Tierphysiologisches Praktikum.
3. Tierphysiologie.	
4. Pflanzenphysiologie.	3. Pflanzenphysiologisches Praktikum.

Über besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch.

Ein Beitrag zur physiologischen Charakterisierung
von Tiergruppen.

Von H. Jordan, Utrecht.

In der Zoologie vollzieht sich langsam aber deutlich merkbar eine Schwenkung. Vom einseitigen Studium der Abstammung wendet man sich wieder mehr demjenigen der Gesamtorganisation zu. Soll dies aber konsequent geschehen, dann darf man die Lehre von der Leistung der Organe nicht als eine Wissenschaft für sich betrachten: Die Organisation läßt sich ausschließlich durch Ergründung ihrer anatomischen und physiologischen Elemente verstehen: zur zoologischen Charakterisierung eines Tieres gehört auch seine spezielle Physiologie.

Ich möchte im folgenden ein Beispiel dafür geben, wie ein bestimmter Organisationstypus, in seiner Gegensätzlichkeit zu anderen, nur verstanden werden kann, wenn man das mechanische Geschehen bei diesen lebenden Systemen, und in letzter Linie die speziellen Eigenschaften ihrer Muskeln kennt. Diese Muskeleigenschaften

gehören genau so gut zur zoologischen Beschreibung der betreffenden Tiergruppe wie irgend ein anatomisches Merkmal.

Aktinien, Holothurien, Schnecken, Ascidien u. a. sind sackförmige Tiere. Die Wand des Sackes ist — wie bekannt — muskulös. Dieser „Hautmuskelschlauch“ führt alle Bewegungen aus, deren das Tier als Ganzes fähig ist. Echte lokomotorische Extremitäten fehlen. Nun muß aber andererseits — ich habe, auch in dieser Zeitschrift, schon darauf hingewiesen — solch eine bewegliche Blase (z. B. eine Schnecke) eine gewisse Festigkeit besitzen, die sie keineswegs einem Skelett verdanken kann. Mit anderen Worten, es muß dauernd in der Blase Druck oder Turgor herrschen. Hierzu müssen folgende Bedingungen erfüllt sein: 1. Das Verhältnis der Oberfläche des Hautmuskelschlauches zum Volumen des Inhaltes (Blut, Organe etc.) muß derart sein, daß der Raum des Sackes vollkommen gefüllt ist. Wäre dies nicht der Fall, dann würde jede Muskelkontraktion zunächst keine (lokomotorische) Bewegung des Tieres erzielen, sondern nur dazu dienen, daß jene Bedingung (nun erst) erfüllt wird, nämlich der Hautmuskelschlauch sich fest um den Inhalt spannt.

2. Auf der anderen Seite darf nicht eine jede Muskelbewegung Überdruck in der Blase erzeugen, denn dann würde jede Bewegung enorm viel mehr Energie beanspruchen, als zur Bewegung schlechthin nötig ist. Denn der Überdruck wäre ein Widerstand gegen die Muskelbewegung selbst, der zunehmen würde, je ausgiebiger die Muskelverkürzung wäre.

Beide Bedingungen können nur dann erfüllt werden, wenn der Normaldruck im Innern des Hautmuskelschlauches dadurch erzeugt wird, daß seine Muskeln in einem dauernden relativen Verkürzungszustand verkehren. Denn wenn eine Muskelgruppe sich verkürzt, ohne daß Überdruck entstehen soll, so muß der Rest der Muskulatur sich in entsprechendem Maße dehnen, er darf zuvor also nicht im Zustande größter Länge verkehren. Nur durch Aufgeben einer zuvor bestehenden Verkürzung kann der Muskel ohne Spannungszunahme gedehnt werden. Darauf aber kommt es an.

Um zu verstehen, welcher speziellen Einrichtungen die Muskulatur hierzu bedarf, wollen wir uns einmal vorstellen, daß unsere sack- oder blasenförmigen Tiere lediglich Muskeln besäßen, wie etwa ein Krebs oder ein Wirbeltier. Solche Muskeln könnten nämlich die genannten Bedingungen nicht erfüllen: Gewiß sind auch sie einer Dauerverkürzung fähig. Würden sie jedoch in diesem Zustande durch Überdruck in der Blase passiv gedehnt werden, so könnten sie nur wie ein gespanntes Gummiband, d. h. mit Spannungszunahme, diesem Drucke nachgeben. Natürlich kann auch der Arthropoden- und Vertebratenmuskel seine Dauerverkürzung aktiv aufgeben, dann etwa, wenn sein Antagonist sich verkürzt. Hierzu

aber bedarf es einer antagonistischen Innervierung dieser zwei stets alternierend arbeitenden Muskelgruppen, so daß zur rechten Zeit, durch Nervenreiz, die Dauerverkürzung (der „Tonus“) aufgelöst wird.

Eine solche „antagonistische“ Innervierung fehlt den oben genannten blasenförmigen Tieren völlig. Sie würde ihnen auch wenig helfen, da unter den Muskeln des Hautmuskelschlauches von zwangsmäßigem Antagonismus bestimmter Gruppen untereinander keine Rede ist: Der ausgleichende Überdruck in der Blase kann einmal durch die Verkürzung ganz beliebiger Muskelemente entstehen und muß dann durch Dehnung etwa aller anderer Muskeln, also nicht von bestimmten Antagonisten vernichtet werden. Er kann aber auch erzeugt werden durch Aufnahme von Wasser oder Nahrung unter sehr verschiedenen Umständen, so daß dann von Antagonismus im obigen Sinne gewiß keine Rede sein kann. Daher muß die Dauerverkürzung der Muskeln unserer Tiere von besonderer Art sein: Der Widerstand, den sie bieten, muß durch jeden übernormalen Druck passiv überwunden werden, ohne Zuhilfenahme eines Reflexes. Die Muskeln geben nach, ohne je ihren normalen Widerstand aufzugeben. Allein neuer Widerstand, d. h. elastische Spannung, entsteht in ihnen durch die Dehnung nicht. Bekanntlich nennt man jede normale muskuläre Dauerverkürzung Tonus. Derjenige Tonus, mit dem wir uns hier zu beschäftigen haben, zeichnet sich aus durch jenes Fehlen elastischer Erscheinungen bei passiver Dehnung.

Man kann daher von „plastischem Tonus“ reden¹⁾, im Gegensatz zum elastischen Tonus, wie er bei Arthropoden- und Vertebratenmuskeln vorkommt. Daß es sich in beiden Fällen um prinzipiell verschiedene Erscheinungen handelt, beweise ich andernorts²⁾.

1) Ich will mich hier der Kürze halber dieses Ausdrucks bedienen, obwohl die Erscheinung bei unseren Tieren nicht ohne weiteres verglichen werden darf mit dem was Langelaan oder gar Sherrington unter plastischem Tonus verstehen. Ich habe mich früher des Ausdruckes „Tonusfunktion“ bedient.

2) Erscheint in Ergebnisse der Physiologie. Hier genügt folgendes: Muskelverkürzung infolge von Nervenreizung bedingt auch beim Schneckenmuskel elastischen Widerstand gegen Belastung. Daß nun innerhalb des Schneckenmuskels Verkürzung auf Erregung hin, und die Dauerverkürzung, die durch den viskosoiden Zustand des Muskels verursacht wird, durchaus verschiedene Dinge sind, ergibt sich zumal aus Folgendem: Einmal sind beide Erscheinungen in ihrem Verlaufe im Texte hinreichend beschrieben, um ihre Wesensverschiedenheit deutlich zu machen. Sodann ergibt sich ein prinzipieller Unterschied aus dem Umstande, daß beide durch verschiedene Zentren auf verschiedene Weise reguliert werden. Bei den Schnecken regeln die Gangl. pedalia die Muskelviskosität. Sie haben dahingegen keinen Einfluß auf die Kontraktilität (auch nicht auf den absteigenden Ast der Reizungskurve!). Diese Kontraktilität (und somit den elastischen Tonus) vermag lediglich das Gangl. cerebrale zu beeinflussen, welches letzteres hinwiederum auf die Viskosität ohne Einfluß ist.

Ähnlich liegen die Dinge bei der Holothurie, bei der — wie ich weiter unten zeige — viskosoider Tonus und Kontraktilität Eigenschaften je besonderer Muskel-

Der Schneckenmuskel dehnt sich demzufolge wie ein visköser Stoff.

Naturgemäß ist Viskosität eine allgemeine Eigenschaft aller nicht absolut fester Körper, sicherlich daher aller lebender Gewebe. Die biologische Verwertung dieser Erscheinung, sowie die sogleich zu besprechende Tatsache, daß sie dem Einflusse des Nervensystems untersteht, sind Eigentümlichkeiten der Muskeln unserer blasenförmigen Tiere. Ähnlich liegen die Dinge bei Hohlorganen. Darum habe ich auch jene Tiere „hohlorganartige Tiere“ genannt.

Dergestalt haben die Muskeln des Hautmuskelschlauches einer Schnecke zweierlei Eigenschaften:

1. Kontraktilität, d. h. sie sind imstande — gleich allen echten Muskeln — sich auf Grund der Erregung, die vom Nerven kommt, zu verkürzen.

2. Plastischen Tonus, d. h. sie vermögen bei jeder beliebigen Länge viskosoiden Widerstand zu bieten. Wir wollen annehmen, daß zwei verschiedene Bestandteile der Muskelzelle beiden Eigenschaften als Substrat dienen. Möglich, daß (in Übereinstimmung mit Bottazzis bekannter Hypothese) die Fibrillen Träger der Kontraktilität sind, während das Sarkoplasma derjenige der Viskosität ist. Ich kann diese Annahme zweier Muskelbestandteile durch Tatsachen stützen, die ich bei der Holothurie feststellen konnte³⁾. Diese Tiere besitzen nämlich für jede der beiden Funktionen ein absonderliches Muskelsystem: Die (echten) Längsmuskelbänder und die unter der Haut liegenden Ringmuskeln sind kontraktil⁴⁾. Die muskelartigen Fasern der Haut, früher als Bindegewebsfasern beschrieben, sind die Träger des viskosoiden oder plastischen Tonus. Das Nervensystem hat keinerlei unmittelbaren Einfluß auf die Länge dieser Fasern, während der Grad ihrer Viskosität durchaus diesem Einflusse unterliegt. Fast alle Veränderungen der Länge dieser Muskeln sind passiver Natur: Sie dehnen sich infolge von Überdruck innerhalb des Hautmuskelschlauches. Umgekehrt tritt an die Stelle aktiver Verkürzung, wie sie bei echten Muskeln vorkommt, passives Ineinandergeschobenwerden: Wenn die echten (kontraktilen) Muskeln sich zusammenziehen, wird

systeme sind. Das Zentrum des viskosoiden Tonus vermindert normalerweise die Viskosität. Das Zentrum der Kontraktilität hingegen steigert den elastischen Tonus der echten Muskeln. Dies äußert sich denn auch beim echten Muskel durch Verkürzung, während das Nervensystem auf die Länge der Tonusmuskeln ohne Einfluß ist und in ihnen lediglich den Viskositätsgrad zu verändern imstande ist (siehe Text, weiter unten).

3) Jordan, H. Über „reflexarme“ Tiere. IV. Die Holothurien. Zool. Jahrb. Abt. allg. zool. Physiol. Bd. 31, 1914, S. 365; Bd. 36, 1916, S. 109.

4) Der Tonus, den man bei diesen Muskeln feststellte, ist elastischer Natur. Viskosoide Erscheinungen fehlen auch hier (wie in jedem Gewebe) nicht, spielen aber keine Rolle.

die visköse Masse der Haut ineinander gedrückt, als bestünde sie aus Modelliermasse oder Teig. Wenn nun dergestalt, durch die Verkürzung der echten Muskeln, die Wasserlunge entleert wird, dann wird die Haut so weitgehend in sich zusammengedrückt, daß sie den (verkleinerten) Inhalt der Leibeshöhle wieder genau umschließt. Da nun nach Ineinanderschiebung die Hautfasern neuerlicher passiver Dehnung aufs neue viskösen Widerstand bieten (alle elastische Erscheinungen beschränken sich bei diesem muskelähnlichen System auf ein Minimum), so wird durch die Hautfasern der neu eingetretene Zustand vollkommener Füllung des Hautmuskelschlauches beibehalten, wie das ja ein für allemal seine Aufgabe ist.

Bei den anderen Tieren unserer physiologischen Gruppe und bei Hohlorganen sind beide besprochene Muskelleistungen ebenfalls weitgehend unabhängig voneinander. Daher meine obige Annahme, daß sie je durch einen besonderen Bestandteil der Muskelzelle vertreten werden. Daß auch bei ihnen der plastische oder viskosoide Tonus eine echte Muskeleigenschaft ist, ergibt sich unter anderem aus der Tatsache, daß bei allen unseren „hohlorganartigen“ Tieren, soweit sie ein zentralisiertes Nervensystem besitzen, ein besonderes Zentrum vorhanden ist, welches den viskosoiden Zustand der Muskeln reguliert. Und zwar geschieht dies stets nach den gleichen Gesetzen: nicht die Länge des Muskels, sondern der Grad seiner Viskosität wird beeinflußt. Derartige Zentren sind: Die „Pedalganglien“⁵⁾ der Schnecken, das einzige Ganglion von *Ciona intestinalis*⁶⁾, endlich die Radialnerven der Holothurien (l. c.).

Zusammenfassend können wir daher sagen: Alle Tiere, die in Bau und Organisation hohlen Organen ähneln, zeichnen sich aus durch den Besitz einer besonderen Muskelart oder einer besonderen Muskelleistung: Die Muskeln vermögen nämlich dem normalen Innendruck der Leibeshöhle Widerstand zu leisten. Sie geben jedoch jedwem Überdrucke nach, vergleichbar einer viskösen Masse. Das fast völlige Fehlen elastischer Erscheinungen, d. h. die nahezu reine Viskosität bringt es mit sich, daß diese Muskeln oder Muskelbestandteile sich jeder Volumenveränderung, jeder Bewegung der kontraktile Elemente anpassen können. Hierdurch gewährleisten sie stets die Erfüllung der Grundbedingung für die Bewegbarkeit solcher blasenförmiger Tiere: daß der Hautmuskelschlauch stets vollkommen durch den Inhalt der Leibeshöhle erfüllt ist.

Aber (nahezu) jedwede Längenänderung ist bei diesen Muskeln (Holothurie) oder Muskelteilen (andere „Hohlorganartige“⁷⁾) passiv.

5) Die Versuche beziehen sich auf Exstirpation etc. von Pedal-Pleural-Parietalganglien. Siehe Jordan Arch. ges. Physiol. Bd. 106, 1905, S. 189.

6) Jordan. Zeitschr. allg. Physiol. Bd. 7, 1907, S. 85.

7) Man wolle nicht vergessen, daß, wie oben gesagt, die Muskeln etwa einer Schnecke recht wohl kontraktile sind. Daß die erwiesene physiologische Trennung von Kontraktilität und Viskosität auch anatomisch zu recht besteht, ist eine Annahme.

Die Tonuszentra beeinflussen nur ihren viskosoiden Zustand. Sie sorgen hierdurch für zweckentsprechende Schnelligkeit und Ausgiebigkeit der plastischen Anpassung.

Coelenteraten, Holothurien, Schnecken und Ascidien sind — wie wir hörten — (blasenförmige) Tiere, denen echter (obligatorischer) Antagonismus bei den Muskeln fehlt. In Übereinstimmung damit finden wir bei ihrem Zentralnervensystem nichts, was an die antagonistische Innervierung höherer Tiere wie Anneliden (?), Arthropoden und Vertebraten erinnert⁸⁾.

Gegeben diese (phylogenetisch) niedere Organisation, dann ist der Besitz der beschriebenen Muskeln oder Muskeleigenschaften ein Postulat, eine *conditio sine qua non* für die Möglichkeit, daß ein blasenförmiges Tier bestehen kann. Ohne sie würden unsere Tiere weder Festigkeit noch praktische Bewegungsmöglichkeit besitzen. Hieraus aber ergibt sich, daß das Verständnis und die Beschreibung der spezifischen Organisation, die wahre Aufgabe der Zoologie, nicht möglich ist, so lange man sich auf die anatomischen Tatsachen beschränkt. Der Hautmuskelschlauch eines Ringelwurmes einerseits und einer Holothurie andererseits, anatomisch ähnliche Gebilde, sind wesensverschiedene Organe. Ihre Beschreibung, in der diese Tatsache nicht zum Ausdrucke kommt, ist wissenschaftlich unzulänglich.

8) Das ist im einfachsten Falle Tonuslösung im Antagonisten zugleich mit der Kontraktionserregung im Agonisten. Bei Tieren mit solcher Organisation finden wir an Stelle des viskosen oder plastischen stets elastischen Tonus!

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: [37](#)

Autor(en)/Author(s): Jordan Hermann Jacques

Artikel/Article: [Über besondere Muskeln und Muskeleigenschaften bei Tieren mit echtem Hautmuskelschlauch. Ein Beitrag zur physiologischen Charakterisierung von Tiergruppen. 578-583](#)