

Die Thätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken.

Von

Dr. Heinrich Simroth

in Naumburg.

Mit Tafel VIII.

Die Locomotion der Schnecken ist bis jetzt meines Wissens nirgends recht gewürdigt worden; man ging leicht darüber hinweg, wohl aus doppeltem Grunde, — einmal schien das Gewirre der Muskelfasern im Hautmuskelschlauche ein so verstricktes und dichtes, dass man vor der Auflösung zurückschreckte oder doch bei der völlig verschiedenen Richtung der Fasern die mannigfachsten Combinationen zur Erklärung des Kriechens sich bilden zu dürfen glaubte, — andererseits lag der Vergleich mit der Bewegung vieler Würmer, deren Hautmuskulatur im Ganzen dem verfilzten Geflechte der Gastropoden gleicht, nahe und schien einen eingehenderen Fleiss überflüssig zu machen. Man ist, wie ich glaube, bei der älteren Anschauung stehen geblieben, wie sie BERGMANN und LEUCKART in ihrer anatomisch-physiologischen Uebersicht des Thierreiches (p. 380) geben und die ich hier anzuführen mir erlaube: »Bei den Gastropoden hat dieser Fuss in der Regel eine untere scheibenförmige Fläche, die bei der Locomotion auf einer festen Unterlage, auf dem Boden, auf Steinen, Pflanzen oder selbst an der äussern Wasserfläche aufliegt und durch abwechselnde von hinten nach vorn auf einander folgende Querrunzeln vorwärts geschoben wird. Sehr leicht kann man sich von diesem Muskelspiel, durch welches die Sohle an einzelnen Stellen fast unmerklich erhoben und fixirt wird, überzeugen, sobald man z. B. unsere gemeine Gartenschnecke auf einer durchsichtigen Glasplatte fortkriechen lässt. Der Mechanismus der Bewegung ist im Wesentlichen derselbe, wie bei manchen fusslosen Insectenlarven, nur dass die Zahl der Bewegungswellen am Körper viel grösser und die Befestigung (wegen der zweckmässigen Anordnung der Muskelfasern, zum Theil auch wegen der feuchten Beschaffenheit

der Hautoberfläche) inniger ist«. Die hierin dargelegte Anschauung kann schwerlich aufrecht erhalten werden; denn man überzeugt sich sehr leicht, dass die Schnecke, die am Glase kriecht, diesem fest anliegt und nicht »an einzelnen Stellen unmerklich erhoben wird.« Häufig zwar bilden sich unter dem Fusse Zwischenräume, welche Luft oder Schleim enthalten; aber der Anblick eines gleichmässig am Glase sich vorwärts bewegenden Thieres zeigt uns sofort, dass von solchen irgendwie ausgefüllten Hohlräumen zwischen je zwei Wellen nicht die Rede sein kann, es könnten sich, da die bei der Locomotion unbetheiligte seitliche Haut (vergl. die Abbildungen) dem Glase fest anliegt, nur luftleere Räume bilden. Die sind aber so wenig ersichtlich, als sie sich theoretisch von selbst ausschliessen; denn sie würden nur als ein kraftvoller Saugapparat dienen und die Schnecke an dem Puncte, wo sie sich befindet, festhalten, anstatt die Weiterbewegung zu erleichtern. Wenn man nun auch über die Sohle einer freigehaltenen Helix jene erhabenen Wellen deutlich von hinten nach vorn hingleiten sieht, so erkennt man doch, dass bei dem Thiere am Glase abwechselnd gelöste und befestigte Stellen (wie bei einem Wurm oder einer Schlange) die Bewegung nicht hervorbringen können, sondern dass das Relief der Wellen vollständig verschwindet und sie selbst nur noch durch den optischen Ausdruck der veränderten Färbung kenntlich bleiben.

Ich habe früher (die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichthiere, diese Zeitschrift Bd. XXVI p. 303) einige Versuche mitgetheilt, welche auf die Erschliessung der Schneckenlocomotion abzielten. Als ich neuerdings diese Beobachtungen wieder aufnahm, hatte ich einen doppelten Zweck im Auge, ich wollte erstens die Leistungsfähigkeit der eigentlichen locomotorischen Muskulatur herausklauben, und ich legte mir zweitens die Frage vor, wie überhaupt der Schneckenfuss ohne eine Veränderung seiner äusseren Ränder und ohne Loslösung von der Unterlage vorwärts zu gleiten im Stande sei. Die letztere Fähigkeit schien mir so räthselhaft, dass ich entweder eine hohe Complication des muskulösen Apparates erwartete, oder, der Einfachheit der sichtbaren Wellenbewegung gemäss, eine sehr einfache Einrichtung, dann aber eine sehr auffällige. Ich fand das letztere, nämlich eine Form der Muskelaction, die von allem, was bis jetzt über dies Thema gelehrt wird, wesentlich abweicht, die sich nichts destoweniger, wie ich glaube, damit gut in Einklang bringen lässt und wie ich hoffe, manches neue Licht auf die allgemeine Muskeltheorie wirft. Wenn ich diesmal vorherrschend nur Beobachtungen lebender Thiere aufzutischen habe, so erheischt eine gewisse Beschränktheit meiner jetzigen Untersuchungsmittel Entschuldigung.

I. Die Leistungsfähigkeit der locomotorischen Muskulatur.

Es kann zunächst keine Frage sein, dass die Locomotion der Schnecken ihre Ursache hat in den Wellen, welche über die Sohle von hinten nach vorn hingleiten. Die Thiere bewegen sich vorwärts, so lange die Wellen andauern; sobald diese aufhören, wird die Bewegung sistirt; sie wird im Allgemeinen um so mehr beschleunigt, je schärfer die Wellen hervortreten und je schneller sie ziehen. Wie schon bemerkt, sind die Wellen am freien (nicht anhaftenden) Thiere erhabene Querbänder; am Glase jedoch kennzeichnen sie sich allein durch ihre Färbung. So lange das Thier ruht, hat die Sohle eine durchaus gleichmässige Farbe, wie sie ihr bei den verschiedenen Thieren gerade eigen ist; sobald es kriecht, erscheinen die Querstreifen, und zwar bei *Helix* (Fig. 3 u. 4) und *Arion* (Fig. 4) von dunklerer, bei *Limax* cinereoniger Wolf (Fig. 2) von hellerer, weisslicherer Färbung als die übrige Sohle; die anderen *Limax*-arten, deren ich noch drei untersuchte, stimmten jedoch im Colorit der Wellen mit *Helix* und *Arion* überein. Die Wellen nehmen bei *Helix* die ganze Breite des Fusses ein, wenigstens vorn, nach hinten bleiben mehr oder weniger breite Seitentheile frei von ihnen; bei *Limax* und *Arion* beschränken sie sich auf das mittlere Drittel der Sohle, wie es die Figuren zeigen. Durchgängig wohl sind sie am Hinterende ein klein wenig verwaschener und nehmen mit regelmässigem Wachsthum nach vorn an Intensität zu. Bei *Limax* (Fig. 2) zeigt sich in der Mittellinie ein zarter Längsstreif, wie Querschnitte ergeben, das Lumen des medianen Blutsinus: bei *Helix pomatia* schimmert vorn die weisse Fussdrüse durch, die zwar bis zum zweiten Drittel der Sohle reicht, in ihrer vorderen Hälfte aber einen sehr dicken, massigen, weissen Boden hat; die zarte *Helix hortensis* lässt nach vorn die bläuliche Blutflüssigkeit transparen.

Um die Wirkungsfähigkeit der Wellen zu ermitteln, verfuhr ich folgendermassen: Ich liess eine Schnecke in einem Glascylinder in die Höhe kriechen und wartete, bis die ganze Sohle dem Glas anlag; dann bestimmte ich a) die Länge des Thieres, b) die Länge des zurückgelegten Weges, c) die Anzahl der zu gleicher Zeit über die Sohle hingleitenden Wellen, d) wie oft eine Welle während der Versuchsdauer über den Fuss hinwegzog, e) die Versuchsdauer, f) das Körpergewicht und g) das Gewicht des abgeschnittenen Fusses. Bevor ich zu den Versuchen, deren ich etwa dreihundert, also wohl eine bei ziemlicher Uebereinstimmung hinreichende Anzahl, anstellte, selbst übergehe, bemerke ich zu den einzelnen Puncten Folgendes:

ad a: die Länge des ruhig hinkriechenden Thieres wechselt, und

zwar so, dass sie zu einem Maximum allmählig anwächst und dann auf diesem verharret. Dieses Resultat hab' ich leider erst später bemerkt, daher es in der ersten Hälfte meiner Aufzeichnungen fehlt; doch habe ich nachher noch so viel darauf geachtet, dass ich völlig sichere Angaben machen zu können glaube.

ad *b*: Will man ganz genau verfahren, so muss man den Weg des Thieres am vorderen Körperende messen, da nur dieses sich ganz constant bewegt. Ich wählte aus Bequemlichkeit und Unkenntniss das hintere, was auf den Durchschnitt der Resultate ohne Einfluss bleiben mag.

ad *c*: Die Anzahl der zu gleicher Zeit den Fuss bedeckenden Wellen maass ich, indem ich mit möglichst gleicher Geschwindigkeit die Wellen erst von vorn nach hinten und dann in der umgekehrten Folge zählte und aus beiden Zahlen das Mittel zog. Es liegt auf der Hand, dass eine Zählung allein bei der Bewegung der Wellen unzureichend ist. — Hier drängt sich die überaus wichtige Frage auf, ob die Anzahl der Wellen auf der Sohle immer dieselbe oder nicht. In letzterem Falle würde es kaum möglich sein, alle Kraftäusserungen auf eine einzelne Welle zu reduciren. Da ergeben denn theils die Zählungen, theils und noch mehr andere ganz zwingende Gründe (s. u.), dass die Wellenzahl für jedes einzelne Individuum eine durchaus constante ist, so dass alle Bewegungskräfte auf eine Welle als Einheit ohne Weiteres zurückgeführt werden dürfen.

ad *d*: Ich merkte mir von Anfang des Versuches an die Welle, welche gerade vom Hinterende des Körpers ausging, und verfolgte sie; sobald sie das Vorderende erreicht hatte, ging ich wieder zur letzten Welle und verfuhr ebenso; dann notirte ich, wie häufig ich dieses während der Versuchsdauer zu wiederholen hatte.

ad *g*: Das Fussgewicht wurde so bestimmt, dass ich von der abgetrennten Sohle das Anhangende möglichst bis zur Fussdrüse loslöste, die Haut des Fusses dagegen daran liess.

Noch muss vor allem jetzt gefragt werden, ob die Versuche, mit einer senkrecht emporkletternden Schnecke angestellt, überhaupt die normalen Verhältnisse erschliessen können; denn die Möglichkeit leuchtet ein, dass das Gewicht des lothrecht nach unten hängenden Thieres auf die Adhäsion von wesentlichem Einflusse sein kann, insofern als die nach vorn und oben fortschreitende Anheftung durch den nach hinten und unten gerichteten Zug der Körperlast beeinträchtigt wird. Die Beobachtung von Schnecken, welche senkrecht am Glase, dann horizontal auf einer Bank und endlich wieder senkrecht am Glase mit gleicher Geschwindigkeit krochen, giebt uns Antwort in dem erwünschten Sinne, so dass den Experimenten am Glase nichts mehr im Wege steht.

Und in der That, theoretische Erwägungen führen zu demselben Ziele; denn der Uebergang einer Schnecke auf das Glas geschieht in der Weise, dass das Vorderende zunächst darauf geschoben wird und dass die immer von hinten andrängenden erhabenen Wellen bei ihrem Ausgleich zur Fläche einen stetigen Druck und ein höchst inniges Anschmiegen der Sohle bewirken, wozu der zähe Schleim noch einen trefflichen Leim liefert; der Luftdruck muss das Thier halten. Dabei ist es freilich nothwendig, dass das Glas wenigstens annähernd trocken sei; einer kleinen *Helix hortensis* z. B. war's völlig unmöglich, am nassen Glase emporzuklimmen, weil der Luftdruck auf flüssiger Fläche natürlich ein Herabrutschen nicht hindern kann. In welchem Grade aber der Luftdruck genügt, um das Thier zu halten, das beweisen namentlich die Belastungsversuche, die ich anstellte. In der Absicht, das Leistungsmaximum der locomotorischen Muskulatur zu finden, gab ich der *Helix pomatia* und *hortensis* häufig noch Gewichte zu tragen, welche mit Wachs an der Rückseite der Schale befestigt wurden. Da setzte denn die Schnecke mit einer Last, die ihrem Körpergewicht mindestens gleich kam, ruhig ihren Weg fort, wenn auch langsamer; eine Belastung von 73 Gr. wurde von einer *Helix pomatia* von 46,5 Gr. Körpergewicht noch emporgezogen, ein anderes Thier derselben Art von 42,7 Gr. Schwere vermochte sich bei 100 Gr. Belastung noch eine Weile am Glase zu halten und rutschte dann erst langsam herab.

Wie es in der Natur der Sache liegt, habe ich meine Experimente mehr und mehr auf *Helix*, namentlich *pomatia*, beschränkt; *Arion* kriecht zu unstät, ähnlich *Limax cinereoniger*, und die kleineren Schnecken gestatten auch nur eine mühsame Beobachtung ihrer Wellen. Zur Erläuterung aller dieser Bemerkungen greife ich einige Versuche an einer *Helix pomatia* heraus:

a. Länge des Thieres.	b. Länge des Weges.	c. Zu gleicher Zeit Wellen.	d. Wieder- holung der einzelnen Welle.	e. Dauer des Versuchs.	f. Gewicht des Körpers.	g. Gewicht des Fusses.
7,2 Cm.	7,8 Cm.	10	6	42 ² / ₅ Min.	16,2 Gr.	3,2 Gr.
—	7,8	—	6	41 ¹ / ₂	ohne Bel.	
—	8	—	6	42 ² / ₅		
6,8	5,8	10	6	43 ³ / ₄		
—	6,2	—	6	41 ¹ / ₂	Bel. von 20 Gr.	
—	6,3	—	6	42 ² / ₅		
—	5,2	—	5	41 ¹ / ₃		
6,2	5	—	6	2	Bel. von 50 Gr.	
5,8	4,6	9—10	6	2		
6	4,7	—	6	45 ⁵ / ₆		
—	4,8	—	6	43 ³ / ₅		
—	4,6	—	6	45 ⁵ / ₆		
—	4	—	6	2		
—	4,8	—	3	4		

Ähnlich, wie dieser Versuch, fielen die übrigen aus. Um sie zu weiteren Berechnungen zu benutzen, erfolgt in der nächsten Tabelle die Reduction auf eine Minute, wobei die Schnecken nach zunehmendem Gewichte geordnet sind. Ich habe mich indess bei den einfachen Durchschnittsreduktionen nicht begnügen zu dürfen geglaubt, aus einem einfachen Grunde. Die Minimalgeschwindigkeit der Wellen ist selbstverständlich Null, und von da an kann sowohl ihre Geschwindigkeit als ihre Intensität bis zu einem gewissen Maximum anschwellen; in den Versuchen kann alles vorkommen, und ein solcher Durchschnitt ergäbe natürlich nicht die Leistungsfähigkeit der Wellen, zu deren Berechnung doch eine gesteigerte Thätigkeit erforderlich ist. Es ist indess nicht ganz leicht, die Schnecken zu einer solchen anzuregen; sie beginnen meist langsam zu kriechen und gehen allmählig in ein schnelleres Tempo über; namentlich aber wird, nachdem durch Belastungsreiz die Thätigkeit erhöht ist, nach Wegnahme der Last die Wellenfarbe kräftiger und ihre Bewegungen schneller. Ich habe, um doch einigermaßen dem normalen Leistungsmaximum nahe zu kommen, aus jeder Versuchsreihe mit einem Individuum die Maxima für sich berechnet und besonders zusammengestellt; alle Maxima-Reihen sind durch einen Stern bezeichnet. Die Interpretation der Formeln ergibt sich wohl unschwer; die Buchstaben *a, b, c, d, e* sind einmal als Durchschnittszahlen der betreffenden Versuchsreihen, das andere Mal als die Werthe des Experimentes, welches die höchste Leistung, den in der Zeiteinheit grössten Weg ergab, genommen. Demnach bedeutet denn

f, wie oben, das Körpergewicht.

V, Anzahl der Versuche, natürlich nicht in Bezug auf die Maxima-Reihen.

A, Die Geschwindigkeit des Thieres in einer Minute.

B, Die Geschwindigkeit einer einzelnen Welle in einer Minute.

C, Die Weglänge (Geschwindigkeit) aller in einer Minute über den Fuss hinziehenden Wellen zusammengezählt, also die gesammte Wellenkraft.

D, Die Entfernung, um welche eine einzelne Welle von 4 Cm. Länge bei der durch *B* ausgedrückten Geschwindigkeit das Thier fördert.

E, Die Leistung des Fusses in einer Minute, in Grammmetern ausgedrückt.

F, Anzahl der Nervenreize in einer Minute, erst später von Interesse.

Bel. = Belastung.

<i>Bel.</i>	Nummer.	<i>f</i>	<i>V</i>	$A = \frac{b}{e}$ *		$B = \frac{ad}{e}$ *	
	Helix pom. 4	2,4	5	4,4	4,6	19,8	19,9
	2	2,45	4	3,15	3,15	28,3	28,3
	3	2,45	4	2,34	4,4	16,7	23,7
	4	4	4	4,2	4,7	20,3	20,5
	5	6,4	4	6	6,8	43,5	42,9
	6	6,4	5	6,3	7,8	34,5	40,5
	7	8,6	4	4,11	5,2	28,8	31,2
	8	9,7	9	4,06	6,2	28,9	33
	9	12,7	5	4,4	7,7	24,6	36
	10	12,7	4	4,29	4,6	25,6	22,4
	11	13,6	3	4,44	5,2	28,7	31,2
	12	13,6	3	4,28	5	21,7	24,25
	13	14,5	4	3,8	4,4	30,4	33,6
	14	15	4	3,1	3,42	30,6	35,9
	15	15,7	9	5,64	5,72	41,7	43,4
	16	16,2	3	5,5	5,7	30,3	30,86
	17	16,3	9	4,1	6,2	25,8	33
	18	16,5	4	3,36	3,7	23,21	22,4
	19	17,5	2	3,6	4,1	41	47,6
	20	18	6	4,4	5,6	31,6	32,1
	21	18,4	4	5,1	6,25	39	43,7
	22	18,5	2	3,4	4	30,77	40
	23	18,6	2	3,25	3,25	24,45	24,9
	24	19,1	3	4,01	4,22	23	23,33
	25	19,5	4	2,3	3	28,9	31,8
	26	20,5	5	2,8	3,8	22	26,25
	27	21,8	4	4,06	4,33	33	39
	28	23,5	3	1,7	1,84	17,3	17,5
	29	23,5	3	3,7	4,38	25,1	28
8	4	4	3	1,03	1,7	11,8	16,4
8	7	8,6	5	3,9	4,8	30	36,1
8	11	13,6	3	4,8	4,9	30,5	31,2
<i>Bel.</i>	Nummer	<i>f</i>	<i>V</i>	<i>A</i> *		<i>B</i> *	

	$C = \frac{adc}{e}$		$D = \frac{b}{adc}$	$E = \frac{bf}{400e}$	$F = \frac{dc}{e}$	
	*			*	*	
	438,6	439,3	0,033	0,4404	35,9	
	498	498	0,0459	0,07747	53,5	
	400,2	442,2	0,0309	0,1078	38,4	
	203	205	0,023	0,188	54,25	
	264	257,4	0,0264	0,4352	42,9	
	276	324	0,024	0,499	58	
	230,4	249,6	0,024	0,4472	48	
	234	264	0,0235	0,6014	48	
	224,4	324	0,0238	0,9779	54	
	256	224	0,0205	0,5842	33	
	287	312	0,0466	0,707	47,7	
	247	242,5	0,0235	0,68	38,8	
	273,6	302,4	0,044	0,638	53	
	275,4	323	0,0406	0,543	47,6	
	375,3	390,6	0,0446	0,898	54,2	
	303	308,6	0,044	0,9234	42,8	
	283,8	363	0,0443	1,0406	62,6	
	255,3	246,4	0,045	0,6405	24,4	
	440	476	0,009	0,74	56	
	284,4	288,9	0,049	1,008	48,4	
	342	349,6	0,0477	1,15	49,5	
	276,93	360	0,0407	0,74	45,4	
	244,5	249	0,043	0,6045	38,3	
	230	233	0,048	0,806	33,3	
	260	286	0,0405	0,586	46,4	
	220	262,5	0,0445	0,779	37,5	
	297	354	0,0423	0,9439	35,1	
	473	475	0,0405	0,4327	25,7	
	254	280	0,0457	1,0293	34,8	
	448	464	0,04035	0,204	54,25	
	240	288,8	0,0466	0,7968	57,7	
	305	342	0,0457	1,0584	47,7	
	*			*	*	
	C		D	E	F	

Bel.	Nummer	f	V	$A = \frac{b}{e}$		$B = \frac{ad}{e}$	
				*		*	
20	Helix pom. 8	9,7	12	3,6	4,2	27,3	29,4
20	46	16,2	4	3,9	4,64	26,4	29
20	47	16,3	9	2,5	4,2	20,9	29,4
50	10	12,7	4	4,57	2,13	15,8	12,5
50	12	13,6	6	2,36	2,84	20,05	21,1
50	13	14,5	2	4,6	2,1	34,1	27,6
50	16	16,2	7	2,4	3,43	19,4	25,7
50	23	18,6	2	4,44	4,55	13,33	13,33
50	24	19,1	7	2,38	2,84	17,4	18,03
50	29	23,5	4	2,4	2,35	16,9	17,4
	Helix hort. 1	0,9	1	5,33	5,33	37,5	37,5
	2	4,2	1	3,3	3,3	33,3	33,3
	3	4,85	5	7,8	8,03	27,3	26,33
	4	4,9	8	6,13	7,4	32,1	42
	5	2,15	2	2,17	2,5	22,3	28,25
	6	2,2	12	6,26	9	26,66	28
	7	2,3	5	6,4	7,17	35,6	38
	8	2,35	3	4,7	5,76	32	30
	9	2,6	1	6,6	6,6	40	40
8	2	4,2	3	2,02	2,57	15,1	22,7
20	8	2,35	2	0,7	0,7	W	W
	Arion emp.	22,5	2	4,73	4,9	17,18	18,1
	Limax agr. 1	0,36	2	3	3,8	—	—
	2	0,37	5	12,7	13,33	—	—
	3	0,47	2	5,6	7,8	—	—
	4	—	1	5,5	5,5	—	—
	5	—	1	4,25	4,25	—	—
	6	—	1	3,25	3,25	—	—
	7	—	1	3	3	—	—
	Limax ciner.	10	2	3,36	4	24,6	27,2
Bel.	Nummer	f	V	A *		B *	

$C = \frac{adc}{e}$ *		$D = \frac{b}{adc}$	$E = \frac{bf}{100e}$ *	$F = \frac{dc}{e}$ *	
248,4	235,2	0,0479	4,2474	48	
264	290	0,046	4,67962	42,4	
229,9	323,4	0,013	4,5246	68,7	
158	125	0,01704	4,33554	22,7	
200,5	244	0,0433	4,84336	36,4	
306,4	248,4	0,0084	4,3547	40,007	
194	257	0,04333	2,27066	36,2	
133,3	133,3	0,0116	4,0633	26,6	
174	180	0,0457	4,9444	34	
169	174	0,0435	4,72725	25,3	
262,5	262,5	0,02	0,4797	105	
—	—	—	0,0396	—	
163,8	157,98	0,03	0,44855	54,5	
224,7	294	0,033	0,4406	84	
176,1	147,75	0,0127	0,05375	56,5	
213,28	224	0,044	0,498	80	
213,6	228	0,031	0,46494	64	
256	240	0,0238	0,43546	68,6	
200	200	0,033	0,4716	60,66..	
—	—	—	0,23644	—	
—	—	—	0,15645	—	
282	307,7	0,0064	0,4275	25,65	
—	—	—	0,01368	—	
—	—	—	0,04934	—	
—	—	—	0,03666	—	
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
—	—	—	—	—	
467,4	516,8	0,0077	0,4	44,3	
C *		D	E *	F *	

Die Lücken in der Tabelle haben verschiedene Ursachen, theils Nachlässigkeit, wie bei den Körpergewichten des *Limax agrestis* No. 4, 5, 6 und 7, theils Unthunlichkeit der Beobachtung; es fehlen die meisten Zahlen bei *Limax agrestis*, weil die Wellen zu kurz, rasch und verschwommen sind, um genau gezählt zu werden, daher alle aus ihnen folgenden Berechnungen wegfallen. Bei *Helix hortensis* 2 sind sie absichtlich weggelassen, weil das Thier ungewöhnlich träge kroch; bei *Helix hortensis* 2 und 8 bei Belastung unter *C* und *D* deshalb, weil bei hohen Belastungen der Wellenverlauf zeitweilig in regelmässigem Wechsel unterbrochen wird, ein Phänomen, auf welches ich unten ausführlicher zurückkomme.

Ein Blick auf die Tabelle zeigt sehr bald, dass die sämmtlichen Zahlen, mit Ausnahme derer bei Belastung, die erst später besprochen werden, sich in sehr mässigen Grenzen bewegen, namentlich, wenn man die normalen Maxima in's Auge fasst. Die Geschwindigkeit der verschiedenen Schneckenarten (*A**) differirt nicht eben viel, 4—5 Cm. würde für *Helix pomatia* die Regel sein, mit einem Maximum von nahezu 8, *Helix hortensis* kriecht im Ganzen schneller, durchschnittlich 6—7, im Maximum 9 Cm. Die grösste Beweglichkeit zeigen die kleinen Nacktschnecken; *Limax agrestis* steigert seinen Weg in der Minute auf mehr als 13 Cm.; bei den grossen Nacktschnecken, *Arion empiricorum* und *Limax cinereoniger*, im ausgewachsenen Zustande, sinkt die Geschwindigkeit wieder, bei diesem auf 4, bei jenem auf 2 Cm. im Maximum. Die beiden letzten Resultate würden allerdings den gewöhnlichen Angaben der zoologischen Handbücher, wonach die letztgenannten Nacktschnecken eine viel höhere Beweglichkeit haben sollen als die Heliciden, widersprechen, möglich, dass ich ermattete Thiere vor mir hatte (obgleich sie erst den Abend vor dem Versuchsmorgen aus dem Walde geholt waren), oder dass das senkrechte Emporsteigen mehr ausserhalb ihrer gewöhnlichen Lebenssphäre liegt, wiewohl auch sie an Bäumen kriechend gefunden werden; im ganzen habe ich jedoch von mannigfachen Thieren dieser Arten, die ich später noch ohne Messungen beobachtete, keine höhere Agilität wahrgenommen, so dass ich die Angaben der Tabelle für nicht unrichtig halte. Im Allgemeinen ergiebt sich das Gesetz, dass die kleineren Thiere die höhere Beweglichkeit haben, und das nicht nur auf die kleineren Gattungen und Arten bezogen, sondern ebenso auf die kleineren, jüngeren Individuen derselben Art.

Untersucht man, ob dieses Gesetz, was vielleicht nahe zu liegen scheint, sich ebenso auf die Geschwindigkeit der Wellenbewegung er-

streckt, so dass also die Geschwindigkeit des Thieres direct abhinge von der Geschwindigkeit seiner Muskelbewegung, so ergiebt sich auffälligerweise, dass eine solche Coincidenz nicht statthat. Vielmehr ist bei *Helix pomatia* und *hortensis* die Geschwindigkeit der Wellen eher bei den kleineren Individuen geringer als bei den grösseren, entgegengesetzt den Geschwindigkeitsverhältnissen der Thiere. Die Abhängigkeit der Geschwindigkeit des Thieres von der seiner Wellenbewegung stellt sich so, dass erstere keineswegs durchaus proportional mit der letzteren steigt; man vergleiche z. B. *Helix pomatia* 49 mit der höchsten Wellen-, aber ziemlich mässiger Körpergeschwindigkeit, woraus ich folgere, dass eine gewisse Uebereilung und Hast der Muskelaction, welcher die Thiere bei der experimentellen Behandlung leicht verfallen mögen, keineswegs einen gesteigerten, sondern eher einen abgeschwächten Erfolg erzielt. Eine mittlere Wellengeschwindigkeit von 30—40 Cm. ist als die wirksamste anzusehen. Dieses Resultat wird wesentlich unterstützt durch diejenigen Versuche, bei denen das Maximum der Körpergeschwindigkeit mit einer niedrigeren Wellengeschwindigkeit zusammenfällt als dem Durchschnitte (vergl. *B*, *Helix pomatia* 5, 10, 12, 18, *hortensis* 4).

Noch gesicherter erscheinen diese Folgerungen, wenn man nicht die einzelne Welle zur Körpergeschwindigkeit in Verhältniss setzt, sondern die gesammte Wellenkraft. Bei einer erwachsenen *Helix* pflegen sich 9, 10 oder 11 Wellen gleichzeitig auf dem Fusse zu zeigen, bei einer jüngeren 8 oder 9, bei *Helix hortensis* 5—8, bei *Arion* 17, bei *Limax cinereoniger* 18—19. Wie nun die Tabelle *C* lehrt, dient eine grosse Menge von Wellenbewegung viel weniger dazu, den Körper rasch vorwärts zu treiben, als eine mittlere; der Nachtheil der Ueberhastung (*Helix pomatia* 49) wird noch klarer. Man wird dies so ausdrücken, dass man sagt: die Körpergeschwindigkeit steigt proportional der Intensität (Farbe und Abgrenzung) und Geschwindigkeit der Wellen bis zu einem gewissen Maximum, bei dessen Ueberschreitung (Ueberhastung) sie wiederum abnimmt, — und die geringere Anzahl von Wellen bei kleineren Thieren (jüngeren Individuen oder kleineren Arten) leistet in den Grenzen dieses Gesetzes mehr als die höhere Anzahl bei grösseren.

Dieses Resultat in ein noch greller Licht zu setzen, dient die Tabelle *D*. Hier hat man die Leistung der einzelnen Welle oder den Weg, um welchen sie, indem sie 1 Cm. fortschreitet, den Körper vor-

wärts treibt. Er hält sich bei *Helix pomatia* zwischen 0,009 und 0,033 Cm.; dabei fällt die untere Grenze (19) mit Ueberhastung zusammen, d. h. die am schnellsten fortschreitende Welle leistet am wenigsten; die obere Grenze wird nur von den kleinsten Individuen erreicht. Es leistet also wiederum eine mittlere Wellengeschwindigkeit das meiste, und die Leistungsfähigkeit der Muskulatur ist am höchsten bei den kleinen Thieren. Letzteres Ergebniss scheint mir so merkwürdig, dass ich einen Augenblick dabei verweile. Die gewöhnliche Anschauung über dieses Verhältniss der Muskelwirkung zum Lebensalter ist doch gerade entgegengesetzt. In der Jugend scheint die Muskulatur schwächer und erreicht durch allmälige Uebung ihr Leistungsmaximum beim Erwachsenen. Bei *Helix pomatia* würde es umgekehrt sein. Ehe man ein solches Resultat gelten lässt, hat man noch die übrigen Factoren zu erwägen, die in's Spiel kommen können; das ist namentlich das Gewichtsverhältniss zwischen Fuss und Körper; da ergiebt sich als Mittel aus 18 Wägungen von *Helix pomatia* der verschiedensten Grösse das Verhältniss von 0,199 : 4, bei den kleinsten Thieren aber von 0,45 und 0,183 : 4. Es zeigt sich also, dass der Fuss bei kleinen Individuen in seinem Verhältniss zum Körper leichter ist als bei grossen, also wieder das entgegengesetzte von dem, was wir erwarteten. Und wenn man nun annimmt, wogegen sich schwerlich viel einwenden lässt, dass der Fuss der jungen Schnecke in Beziehung auf die Anzahl und Anordnung der Muskelfasern, des Bindegewebes etc. entsprechend gebaut ist wie der der alten, so kann man allerdings kaum umhin, der locomotorischen Muskulatur der jungen Thiere eine höhere Leistungsfähigkeit zuzusprechen, als der der alten.

Wie bei den kleineren Thieren derselben Art, so ist auch wiederum bei der kleineren Art desselben Genus die Leistungsfähigkeit der einzelnen Welle die höhere, sie fällt bei *Helix hortensis* (D) zwischen 0,0127 und 0,05 und sie muss im Verhältniss zu der der *pomatia* noch höher geschätzt werden, da das Gewicht des Fusses im Durchschnitt (nach 6 Wägungen) nur 0,17 von dem des Körpers beträgt.

Arion empiricorum und *Limax cinereoniger* weisen die meisten Wellen auf ihrer Sohle auf, die hohe Anzahl ersetzt die Leistungsfähigkeit der einzelnen, welche tiefer sinkt, als bei einer Gehäuse-schnecke.

Will man diese Verhältnisse von der Leistungsfähigkeit der einzelnen Wellen bei den verschiedenen Thieren unter einen einheitlichen Gesichtspunct bringen, so lautet das Gesetz: die Leistungsfähigkeit der einzelnen Welle ist umgekehrt proportional

der Anzahl der zu gleicher Zeit die Sohle bedeckenden Wellen.

Die Rubrik *E* giebt an, wieviel im Maximum bei gewöhnlichem Kriechen in Grammetern in einer Minute geleistet, emporgeschafft wird. Bei *Helix pomatia* steigt dieser Werth, wie zu erwarten, mit dem Körpergewicht, doch nicht ganz proportional, sondern so, dass die höhere Leistung wieder den kleineren Thieren zufällt. Das letztere tritt noch viel stärker hervor bei *Helix hortensis*, wo merkwürdigerweise auf die kleinen Thiere nicht nur die relativ, sondern auch die absolut höchsten Leistungswerthe kommen. Doch zeigt sich dieses Thier im Ganzen als ein zu unruhiger Kriecher (was freilich mit der aus den Zahlen folgenden Agilität stimmen würde), als dass ich auf diese Angaben allzuviel Gewicht legen möchte.

Die Rubrik *F* wird erst weiter unten Verwerthung finden.

Wie stellen sich nun diesen Versuchen diejenigen gegenüber, wo die Schnecke nicht frei dahinkroch, sondern noch eine Last zu schleppen hatte? Selbstverständlich kann hier wohl nur von den Gehäuse-schnecken, also von *Helix pomatia* und *hortensis*, die Rede sein; denn ich wüsste nicht, wie man bei den Nacktschnecken eine Last anbringen wollte. Das erste, was bei einer Schnecke, welche ein Gewicht trägt, auffällt, ist ihre Verkürzung, die mit dem Gewichte wächst, eine Thatsache, die ich erst später berücksichtige, das zweite ist die erfreuliche Wahrnehmung, dass eine Schnecke mit Last viel anhaltender, angestrongter und gleichmässiger kriecht, als eine freie; sie nimmt die möglichst senkrechte Richtung und steigt regelrecht bis zum oberen Rande des Glases empor; die Last wirkt gewissermassen als ein Reiz auf das Nerven- und mittelbar auf das Muskelsystem, und wir werden später sehen, dass alle Aeusserungen der Nervenwirkung viel schöner an den belasteten Schnecken hervortreten, daher das Mittel der Belastung jedem, welcher die Schneckenmuskulatur studiren will, dringend anzurathen ist. Drittens muss noch auf eine schon berührte Wirkung der Belastung aufmerksam gemacht werden, welche die Vollständigkeit der Versuche allerdings gefährdet. Die Maxima, welche eine *Helix pomatia* zu tragen vermag, sind oben schon als 73, ja als 100 Gr. angegeben, 50 Gr. werden von den meisten noch fortgezogen (s. d. Tab.) und zwar meistens anfangs schneller, allmählig langsamer, da sich Ermüdung fühlbar macht. Je mehr man sich nun der Grenze der Ermüdung oder der maximalen Last nähert, um so weniger ist die Schnecke im Stande, in der gleichmässigen Action ihrer locomotorischen Muskulatur zu verharren und ihre Wellen ununterbrochen spielen zu lassen. Es wird vielmehr in regelmässigen Pausen die Schale

mit dem Gewichte nachgezogen, und während dieser Pausen ruht die Sohle, die Wellen verschwinden. Man kann in diesem Falle der äussersten Anstrengung natürlich die Wiederholung einer Welle während der Versuchsdauer (d) nicht mehr bestimmen und höchstens noch die Anzahl der Wechsel (W) zwischen Ruhe und Bewegung beobachten. So ist in der Tabelle unter B bei *Helix hortensis* 8 mit Belastung das W zu erklären.

Nun zu den Versuchen selbst! Die Leistung in Grammmetern (E), die hier, da der Fuss derselbe bleibt, die Last aber wächst, namentlich zu beachten ist, wird natürlich berechnet nicht aus der Formel $\frac{bf}{400e}$, sondern aus $\frac{b(f + \text{Last})}{400e}$. Da ergibt sich denn Folgendes:

Ordnet man die belasteten Thiere in eine Reihe mit zunehmender Last, also 1) solche, die weniger als ihr Körpergewicht tragen (*Helix pomatia* 14), 2) solche, bei denen die Last gleich ist ihrem Gewicht (*pomatia* 7), 3) solche, die $\frac{5}{4}$ ihres Gewichts tragen (*pomatia* 16, 17), 4) solche, die ihr doppeltes Gewicht tragen (*pomatia* 4, 8, 29), 5) solche, die das 3 — 4 fache (*pomatia* 10, 12, 13, 16, 23, 24), 6) solche, die das 7 fache (*hortensis* 2), 7) solche, die das 8 fache (*pomatia* 4, in der Tabelle nicht mit verzeichnet) und 8) solche, die das 9 fache tragen (*hortensis* 8) und vergleicht man ihre verschiedenen Werthe mit denselben von den freien Thieren, so sinkt der zurückgelegte Weg (A) allmählig bis auf $\frac{1}{8}$ herab, da ja natürlich die erhöhte Last auch bei gesteigerter Leistung nur langsamer fortgeschafft werden kann, die Geschwindigkeit der einzelnen Welle (B), die gesammte Wellenkraft (C) sinken in allerdings z. Th. ansteigender Curve auf $\frac{2}{3}$, Unregelmässigkeiten, welche aus der erwähnten Verkürzung der Körperlänge (a) zu erklären sind, die Leistung der einzelnen Welle (D) steigert sich bald etwas, bald bleibt sie dieselbe, bald sinkt sie, und diese Verschiedenheiten haben ihren Grund hauptsächlich in der meist steigenden Wellenanzahl, die, obgleich eigentlich constant, doch wächst durch die lebhaftere Betheiligung und festere Anheftung des Fussendes, das bei der freien Schnecke oft dem Glase gar nicht anliegt; die Werthe endlich der Gesamtleistung (E) steigern sich sämmtlich bedeutend bis zu dem 6fachen in folgender Reihe: $\frac{10}{7}$, $\frac{9}{5}$, $\frac{8}{5}$, $\frac{9}{5}$, 2—3, 6, 2, $\frac{15}{13}$. Das letzte Ergebniss ist wohl das wichtigste, da es die eigentliche Leistungsfähigkeit der locomotorischen Muskulatur ausdrückt. Es zeigt zunächst deutlich, dass, wie ich oben hervorhob, durch die Belastung die Muskel- (und Nerven-) Thätigkeit sehr erheblich gesteigert wird, und zwar in der Weise, dass die Schnecke bei der 3 — 8 fachen Last

ihrer Körpergewichtes mit ihrer locomotorischen Muskulatur das doppelte der gewöhnlichen Thätigkeit leistet, während allerdings eine noch höhere Belastung, eine Ueberlastung, die Thätigkeit wiederum hemmt und schliesslich bis auf 0 herabdrückt. (Auf die 6 fache Leistung, die bei 7 facher Belastung von *Helix hortensis* erzielt wurde, ist nichts zu geben, da das freie Thier nach der Tabelle sehr träge kroch.) Es zeigt sich ferner, dass wiederum die kleineren Thiere und Arten die stärkste Belastung zu bewältigen vermögen, denn 6, 7 und 8 beziehen sich auf *Helix hortensis* und die kleinste *pomatia*. Für die grösseren Weinbergschnecken habe ich schon angeführt, dass ein Thier von 16,5 Gr. bei 73 Gr. Belastung noch eben sehr langsam kroch, während ein anderes von 12,7 Gr. bei 100 Gr. sich nur noch ein Weilchen am Glase halten konnte, in seiner Bewegung aber längst auf 0 reducirt war.

Fassen wir schliesslich die Resultate des vorstehenden Abschnittes zusammen, so dürften dieses die Hauptsachen sein:

1) Die locomotorischen Wellen sind um so wirksamer, je kleiner das Thier, sei es als Individuum einer Art oder als Art eines Geschlechts, wirksamer in Beziehung sowohl auf die Geschwindigkeit des Thieres, als auf die Fortschaffung von Lasten, Beseitigung von Hindernissen und dergl.

2) Eine mittlere Wellengeschwindigkeit von 30—40 Cm. in der Minute hat den grössten Erfolg; eine grössere (Ueberhastung) schwächt denselben.

3) Die Leistungsfähigkeit der einzelnen Wellen ist umgekehrt proportional der Wellenzahl.

4) Die Wellen können bei der freien nicht belasteten Schnecke nie ihre ganze Leistungsfähigkeit beweisen, denn es ist der Schnecke nicht vergönnt, über eine gewisse Geschwindigkeit trotz allen Anstrengungen hinauszugehen, diese dürfte für *Helix pomatia* 8, für *hortensis* 9 Cm. sein bei senkrecht aufsteigender Bewegung; wohl aber kann die Leistung gesteigert werden bei Belastung und zwar so, dass kleine Thiere die 8- bis 9 fache, grössere die 4- bis 5 fache Last überwinden, wobei die Geschwindigkeit in der Weise vermindert wird, dass die Gesamtleistung in der gleichen Zeit dem doppelten und dreifachen von der freien Schnecke gleichkommt.

Der dritte Punct ist für die kleinen Schnecken von besonderer Wichtigkeit, denn eine kleine *Helix pomatia* hat einige Wellen weniger auf der Sohle, als eine grosse; noch geringer ist die Anzahl bei *hortensis*, und ähnlich verhält es sich bei *Limax agrestis* gegenüber dem *cinereoniger*.

Die Beschränkung der Geschwindigkeit, d. h. die Unmöglichkeit, bei gewöhnlicher Bewegung jemals die ganze locomotorische Kraft aufzuwenden, erklärt wohl die in der Literatur mannigfach niedergelegten Beispiele von einer lange anhaltenden gleichmässigen Kriechbewegung der Schnecken, ohne dass Ermüdung einträte. Die Möglichkeit umgekehrt, bei Belastung die Leistung der locomotorischen Muskulatur um ein bedeutendes zu steigern, kommt, glaube ich, den Schnecken besonders zu gute, wenn sie, wie häufig, in Laub und Erdspalten umherkriechen, oder wenn sie beim Erwachen aus dem Winterschlaf von Gerölle überschüttet sind (wie es bei *Helix pomatia*, die sich so gern auf bröckligem Kalkboden aufhält, namentlich oft vorkommen mag), ganz besonders aber wohl bei dem so schwierigen Geschäft der Eierbergung, wo die weiche Sohle ein mehrere Zoll tiefes Loch zu bohren und zu glätten hat.

II. Wesen und Wirkung der willkürlichen Muskulatur.

a) Welche Muskelfasern sind die Träger der Locomotion? Da sich die meisten Versuche der Tabelle auf *Helix pomatia* bezogen, so muss vor allem gefragt werden: welche Muskelfasern ihres Fusses sind es, auf welche die locomotorische Thätigkeit zurückzuführen ist? Um das zu eruiren, betrachten wir zunächst die Thätigkeit selbst, sowie die durch sie hervorgerufenen Veränderungen des Fusses. Die Schnecke komme also aus ihrer Schale heraus! Dies bewerkstelligt sie durch eine doppelte Function, erstens und hauptsächlich dadurch, dass sich die Cirkelmuskeln der Haut, wie allgemein angenommen wird, von hinten nach vorn zusammenziehen, dadurch das Blut der Leibeshöhle gegen den vorderen Körperpol treiben und diesen ausstülpen, zweitens dadurch, dass vor oder zu Beginn der ersteren Function die Athmung anfängt, also die Lungenhöhle sich öffnet, um Luft einzusaugen und die daraus folgende Volumzunahme des Körpers und den entstandenen leeren Raum zu ersetzen. Solches wird ermöglicht durch das bekannte Fenster der Schleimschliesshaut; denn wenn die Schnecke bei trockener Witterung sich mittelst einer das Gehäuse verschliessenden Schleimschicht an einen Baum anheftet, so bleibt an der der Lungenöffnung entsprechenden Stelle eine bekannte Lücke zum Durchstreichen der Luft, gestützt durch einen kalkigen weisslichen Ring in der erhärteten Schleimhaut, der auf eine erhöhte Kalksecretion in der Umgebung der Lungenöffnung hinweist. Ist auf diese vielleicht noch discutable Weise das Thier aus der Schale herausgekommen, so bewegt es den Vorderkörper durch die verschiedensten Combinationen des Hautmuskelgeflechtes nach allen Seiten, bis der ausgestreckte

Ommatophor an irgend einen Gegenstand anstösst und, falls dieser unbeweglich bleibt, des Fusses Vorderende daran sich anlegt. Sowie das geschehen ist, beginnt die Action der locomotorischen Muskulatur, die bis dahin schlummerte, d. h. das Spiel der von hinten nach vorn über die Sohle gleitenden erhabenen Wellen, die erste, vorderste Muskelwelle trifft den Gegenstand und drückt sich und das vordere Körperende gegen ihn an, die nächstfolgende den nächsten Fusstheil, und indem jedesmal die nächste Welle mit ihrem erhabenen Gipfel einen neuen Berührungs- und Anheftungspunct liefert, wird bald die ganze Sohle an den Gegenstand, in meinen Versuchen an das Glas, geheftet, so dass der Fuss in toto anliegt. Hier heben meine Zählungen an. Freilich muss da bemerkt werden, dass bei der gewöhnlichen Thätigkeit das Fussende häufig ein wenig vom Glase absteht und der Adhäsion ermangelt, entsprechend der oben angegebenen Regel, dass die Intensität und Färbung der Wellen zunimmt mit der Annäherung an den vorderen Körperpol. Das Hinterende der Sohle tritt meist erst in volle Action bei erhöhten Reizen, d. h. bei Belastung; und daraus, dass erst dann in vielen Fällen die zählbaren, d. h. dem Glase anliegenden Wellen des Schwanzendes bei den Versuchen in Betracht kommen, erklärte ich oben einige Unregelmässigkeiten der aus der Wellenanzahl entspringenden Resultate bei Belastungsangaben. Etwas auffallender noch wird das Zurücktreten des hinteren Körperendes bei der Locomotion, wenn man die Schnecke horizontal (auf der Bank) kriechen lässt; dann bleibt meist ein grösserer Theil des Fusses von der Kriechfläche entfernt, und zwar in einer regelmässig nach hinten aufsteigenden Curve, so dass das Hinterende am meisten vom Boden absteht. Liegt nun so die Schnecke in ihrer totalen oder fast totalen Länge dem Glase an, so erfolgt eine continuirliche Wellenbewegung, zusammen mit einem gleichmässigen Fortschreiten. Dabei fällt es aber auf, dass der Körper des Thieres nicht auf seiner ursprünglichen Länge bleibt, sondern sich ausdehnt, so dass also das Vorderende anfangs schneller fortschreitet als das Hinterende. Dies geschieht, bis die Körperlänge ein gewisses, für jedes Individuum verschiedenes Maximum erreicht hat, auf dem sie dann bei der weitergehenden gleichmässigen Kriechbewegung verbleibt. Um nun einerseits die Kraft oder die Muskulatur, welche einer weiteren Ausdehnung entgegenwirkt, kennen zu lernen, und um zu erfahren, worauf andererseits die Ausdehnung beruht oder wenigstens, worauf sie nicht beruht, ist ein erhöhter Reiz, ist Belastung nöthig, und zwar eine ziemlich hohe Belastung, welche es, wie man es auslegen will, entweder dem Nervensysteme nicht mehr gestattet, gleichmässig auf beiderlei Muskulatur zu wirken, oder der ver-

schiedenen Muskulatur, gleichzeitig thätig zu sein. Auf dieser hohen Belastung beruhen die Abwechslungen zwischen der Thätigkeit der locomotorischen Muskulatur und ihrer Ruhe, welche ich oben erwähnte (W der Tabelle). Wie ich schon sagte, hat jede Belastung eine Verkürzung des Fusses zur Folge und mit der Verkürzung eine Verbreiterung, welche ungefähr denselben Flächeninhalt erzeugen mag; um ein Beispiel anzuführen, war die letzte *Helix pomatia* (Nr. 29) frei kriechend im Maximum 8,8 Cm. lang und 2,2 Cm. breit, und bei Belastung von 50 Gr. 6,4 Cm. lang und 3 Cm. breit, was, die Form der Schneckensohle ungefähr als rechteckig angenommen, in jedem Falle 18,3 □ Cm. Fläche ergibt. Das beweist wohl, dass in der Sohle im Allgemeinen keine Aenderung stattfindet, sondern höchstens eine Umlagerung der Elemente. Bei einer so hohen Belastung geschieht nun die Kriechbewegung folgendermassen: Während der Wellenbewegung wird das Thier, ohne merkliche Veränderung der Sohlenumrisse vorwärts geschoben unter Verlängerung von 2—3 Mm., darauf nimmt die Wellenintensität ab, oder sie hört, wenn wir uns der Ermüdungsgrenze nähern, vollständig auf. Während dieser Pause der locomotorischen Muskulatur wird die inzwischen gesunkene Schale nachgezogen und gehoben; dabei aber findet eine Verkürzung des Thieres um einige Mm. statt in der Weise, dass der vordere Fussrand fixirt bleibt und der hintere herangezogen wird. Dieselbe Muskulatur also, welche das beim Kriechen zurückgesunkene Gehäuse nachschleppt und dem Kopfe nähert, bewirkt, wenn wir uns nicht in einem Trugschlusse »cum hoc, ergo propter hoc« befinden, die Verkürzung der Sohle; oder zum mindesten, soviel ist sicher, kann sie nicht der Träger der Locomotion sein. Das giebt schon einen recht wichtigen Anhalt für die Zergliederung der Sohle.

Einen zweiten findet man auf anderem Wege. Die Locomotion geht nie ohne Verlängerung der Sohle von statten, es sei denn, dass bei freier Kriechbewegung das Maximum schon erreicht wäre. Wer nur einigermaßen die Histologie des Schneckenfusses kennt, weiss, dass er aus einem Muskelfasergeflecht besteht von allen möglichen Richtungen, horizontalen Längs- und Querfasern, aus senkrechten, sowie aus horizontalen und geneigten Schrägfasern. Welche von diesen bewirken nun die Verlängerung des Fusses? Lassen wir einmal die letzte Kategorie, die Schrägfasern, weg, da sie nachher ihre sehr deutliche Erklärung finden, so handelt es sich blos noch darum, ob die Verlängerung herkommt entweder — und das würde der gewöhnlichen Wirkung eines Wurmes etwa entsprechen — durch Contraction oder Verkürzung der Querfasern oder — und damit treten wir an den Kern

der Sache heran — durch Verlängerung oder Extension der Längsfasern. Der erste Modus, die Verlängerung der Sohle durch Contraction der Querfasern, wird das von den bisherigen Untersuchern als selbstverständlich angenommene sein. Doch wirft dagegen die Beobachtung der kriechenden Schnecke erhebliche Bedenken auf. Da zeigen sich denn erstens die Streifen häufig gebogen, während doch die Contraction eine möglichst gerade Linie hervorrufen würde. Die Biegung lässt, wenn vorhanden, die seitlichen Ränder der Wellen, sowie die Mitte ein wenig zurückbleiben, während in der Mitte jeder Fusshälfte ein nach vorn convexer Bogen die Wellenform bezeichnet. Zweitens hätte der Rhythmus der Contraction etwas sehr auffälliges; es würde nämlich eine Quermuskelgruppe plötzlich gleichzeitig in ihrer ganzen Länge sich contrahiren, dann aber eine Zeit lang ruhen, bis die nächste Welle an ihre Stelle kommt; es wäre das etwas dem Herzschlage analoges, was wohl an und für sich durch die unausgesetzte Regelmässigkeit seiner Wiederholung schon auffiele, was aber ganz ausgeschlossen wird durch den dritten Punct; der betrifft die Wellenbreite von der linken Körperseite zur rechten. Die dunkeln Wellen müssten ja, wenn sie auf Contraction der Quermuskeln beruhten, schmaler werden als die Sohle, oder bei *Arion* und *Limax* als das mittlere, helle Sohlendrittel. Statt dessen werden sie nicht selten ein wenig breiter. Die Schwierigkeit wächst noch in Anbetracht der Belastungsversuche. Da werden ja die Wellen mit dem Fusse viel breiter, die Quermuskeln müssten sich also entweder colossal verlängern und dehnen, was der Verkürzung contraponirt, oder sie müssten sich in sonderbarer Weise verschieben. Zudem würden sie gerade dann, wenn sie auf erhöhten Reiz ihre Thätigkeit steigern, nach Massgabe der Beobachtungen am häufigsten im Bogen verlaufen. Man sieht also, dass sich die Wellen und die durch sie erfolgende Sohlenverlängerung schwerlich auf Contraction der Quermuskeln wird setzen lassen; es bleibt, scheint mir, nur eine Möglichkeit der Interpretation, d. i. Verlängerung, Extension der Längsmuskulatur. Und hiermit gehe ich an die Zergliederung der Sohle.

Die Sohle besteht im Wesentlichen aus dem Epithel mit vielen Drüsen, aus der Fussdrüse, aus Bindegewebe und massenhaften Muskelfasern. Das Epithel ist von zweierlei Form. Die seitliche Fusshaut hat dieselben einschichtigen Epithel-Becherzellen und Drüsen, wie die übrige Leibeshaut; die untere Fläche hat dagegen eine äussere Schicht, welche schon durch ihre Farbe und Glätte auffällt; sie ist sehr gleichmässig graubraun und in der Mittellinie am dicksten, nach den Seiten hin an Dicke sehr beträchtlich abnehmend. Solches erkennt man am

besten, wenn man eine Schnecke in kaltem Wasser langsam erstickt und den Fuss der aufgequollenen quer durchschneidet. Mikroskopische Schnitte zeigen ein recht auffallendes Epithel, ein mehrschichtiges Cylinderepithel; dabei fehlt eine jede feste Grenzlinie, wie man sie sonst bei Schneckenhaut sieht. Zahlreiche, dichtgedrängte, zur Haut senkrechte Muskelfasern dringen mit ihren spindelförmigen Enden zwischen die Epithelzellen ein, und ich habe nicht festgestellt, ob sie, was ich fast vermute, geradezu mit ihnen zusammenhängen. Dieses Epithel scheint mir keine Becherzellen zu haben, wohl aber eine besondere Drüsenform, nämlich verzweigte Schläuche, am ähnlichsten noch nach dem Dunkel ihres Inhaltes den Kalk- und Farbdrüsen, wie sie am genauesten LERDIG beschrieben hat (die Hautdecke und Schale der Gastropoden. Berlin 1876. Fig. 34 und 43 c). Der Inhalt ist an entkalkten Thieren von besonderer Farbe, nämlich grau —, bei dickeren Schnitten und grösseren Drüsen schwarzbraun, feinkörnig, und ich glaube, dass das Colorit des Sohlenepithels lediglich aus dem Inhalte dieser Drüsen herzuleiten ist. — Von der langen Fussdrüse habe ich schon oben erwähnt, dass namentlich in der vorderen Hälfte bei *Helix* der Boden viel massiger, kalkiger und weisser ist, als die zarte Decke. Schnitte zeigen den erstern vielfach tief eingeschnitten und buchtig. Die Präparation ergibt schon für das freie Auge, dass als oberste Muskellage der Sohle eine feine Querfaserschicht über der Drüse liegt, welche offenbar lediglich der Entleerung dient, indem ihre Contraction Verengerung des Drüsenlumens bewirkt. So bekannt als wichtig ist der makroskopische Verlauf der Elemente des *Musculus columellaris*. Ich nehme aus die vordersten Bündel, welche theils als Retractoren in die Antennen eintreten, theils unter dem Pharynx, diesen unten umfassend, am vorderen Körperpole sich ansetzen und ihn bei jedem Zurückziehen in die Schale am weitesten hereinholen. Der übrige Theil ist bilateral angelegt und in starke Bündel gespalten, welche gleichmässig auf beiden Seiten der Drüse in zwei Längsreihen in die Sohle eindringen, wo ihre Faserrichtung dem freien Auge schwerlich mehr erkennbar ist, mit Ausnahme der beiden vordersten. Deren Fasern, wenigstens die oberen, bilden die nächste Schicht unter der Leibeshöhlenauskleidung, sind also vom Cavum aus sehr wohl zu verfolgen. Da findet denn eine Kreuzung der Richtungen statt, so dass die Fasern im Bogen nach vorn laufen und nach der Kreuzung ungefähr zu einer Ellipse sich wieder zusammenschliessen. Die Eintrittsstelle der Columellarbündel in die Sohle umfasst etwa deren zwei vorderste Drittel, wobei das letzte Bündel, umgekehrt wie das erste, im Allgemeinen seine Fasern mehr nach hinten zu wenden scheint. Drei Fünf-

tel der Sohle kommen ungefähr, von vorn gerechnet, auf den Fuss bis zur hinteren Begrenzung der Leibeshöhle, die beiden letzten Fünftel bilden den vollkommen massiven Sohlentheil, welcher rings von Haut umschlossen ist. Ich habe früher den *Musc. columellaris* als eine Ablösung der inneren Hautmuskulatur betrachtet; dementsprechend hat man auch die äussere seitliche Muskulatur der Haut zu ihm hinzuzurechnen und mag immerhin annehmen, was sich hinten am eclatantesten bethätigt, dass auch das Hautmuskelflecht, an der Spindel grösstentheils seinen Ursprung nehmend, wie allerlei anderen Hautverbiegungen, so namentlich auch der Einziehung der Schnecke ins Haus dient. Der weitere Verlauf der Muskelfasern muss an Schnitten studirt werden.

Horizontale Längsschnitte aus losgelösten Sohlen, die in Alkohol absol. erhärtet, mit Pikrinnitrat gefärbt und in Terpentin geklärt sind, zeigen im Allgemeinen die drei Muskelsorten, die ich oben anführte, nämlich zwei unter 45° sich kreuzende Systeme, von denen jedes aus auf einander senkrechten Fasern besteht; also Längs- und Querfasern bilden das eine System, das andere die Schrägfasern, welche von hinten links nach vorn rechts und von hinten rechts nach vorn links ziehen. Manchmal, namentlich in der Fusslängsmittle, wo die Fasern sich näher zu Bündeln gruppieren, entstehen Bilder, die dem Rohrgeflecht eines Stuhles durchaus gleichen; meistens allerdings sind die Bündel zu ungleich, die Fasern zu verzerrt und ihre Richtungen vom strengen Plane zu sehr abweichend, vor allem aber die eine oder andere Richtung zu sehr im Uebergewicht, um das regelmässige Bild aufkommen zu lassen. So verhält es sich zunächst im Schwanzende, wo namentlich in den Seitentheilen bei Längsschnitten aus mittlerer Höhe oder der Sohle nahe die Ordnung aufhört, während nach der Mitte jedoch die Bündel von Längsfasern prävaliren, entsprechend der Wellenbreite, die ja auch hier am geringsten. Je weiter nach vorn die Schnitte genommen sind, um so regelmässiger werden die Bilder, alle Muskelfasern gruppieren sich mehr zu Bündeln und bringen den Anschein des Rohrstuhlgeflechts deutlicher und deutlicher hervor; doch überwiegen immer die Längsmuskeln, welche namentlich bis an die seitlichen Ränder dieses Vorrecht behalten, der Wellenverbreiterung correspondirend, wenn sie dabei auch nicht immer ganz scharf die Längsrichtung einhalten, sondern sie unter sehr spitzem Winkel kreuzen.

Verticale Längsschnitte ändern ab je nach der Entfernung vom vorderen oder hinteren Körperpol, sowie nach der Lage in der Fussmitte oder an seinem seitlichen Rande. Ausserdem kommen in diesen Schnitten neue Fasern zum Vorschein, nämlich Bogenfasern,

welche unter der Haut von Papille zu Papille sich um die diese Erhöhungen trennende Vertiefung herum winden und gegenseitige Annäherung derselben, also Hautcontraction bewirken. Die Haut wird neben ihnen, namentlich an der Sohle, nach Zeugniss dieser Schnitte noch der Ansatzpunct für zahlreiche zu ihr senkrechte Muskelfasern, von denen ich schon sagte, dass sie hauptsächlich zwischen das mehrschichtige Epithel der Sohle eindringen. Sie sind im Allgemeinen die feinsten unter den Fussmuskelfasern. Ein gleicher Schnitt aus der Mitte des Fusses am Hinterende zeigt neben diesen beiden besonderen Muskelgruppen im Allgemeinen das Rohrstuhlgeflecht, noch nicht ganz scharf entwickelt. Darin überwiegen die Längfasern nicht durchweg, sondern oben und unten, während sie in der mittleren Höhe fast gänzlich vermisst werden; zumal die obere Lage der Längsmuskelbündel zeichnet sich vor den übrigen aus durch Glanz, Stärke, Faseranzahl und kräftige Farbe, in so auffallender Weise, dass nur noch die oberste Muskulatur unter der Fussdrüse sich mit ihnen messen kann (s. u.). Bei den seitlichen Schnitten aus derselben Körperregion verwischt sich der Unterschied zwischen oberer und unterer Längslage, sie gehen in einander über, die obere Muskulatur verliert an Stärke. Geht man mit den verticalen Längsschnitten weiter nach vorn in die Fussmitte, so dass der Fussdrüsenboden den oberen Schnitttrand bildet, so sind wohl die auf- und absteigenden Schrägmuskeln vorhanden, sowie die feinsten senkrechten, welche in die Sohlenhaut gehen, aber die Längsmuskulatur überwiegt doch sehr erheblich und zwar um so mehr, je mehr wir uns dem Sohlenepithel nähern, in dessen Nachbarschaft sehr starke Längsbündel in dichter Anordnung hinziehen. Eine merkwürdige Abweichung erleiden die unter dem Fussdrüsenboden. Hier nämlich finden sich die allerkräftigsten, stärksten und faserreichsten Muskelbündel der ganzen Sohle, die anderen Kategorieen beinahe ausschliessend. Ihre Richtung ist die, dass sie, von der Längsmuskulatur ausgehend, nach vorn und oben sich aufbäumen, wohl ziemlich bis zur senkrechten Lage, etwa 70° . Diese kräftigen Bündel zeigen auf ihrer Schnittfläche ganz ausgezeichnet die Zusammensetzung aus einzelnen Fasern. Sie finden ihre Endigungen in den Epithelerhebungen des Fussdrüsenbodens. Sie erreichen ihre höchste Entwicklung in der Mitte des Fusses, also mehr nach dem Ende der Drüse zu; nach vorn überwiegen unter der Drüse die Längfasern, namentlich auch dadurch, dass sie allein es sind, welche durch eine strengere Parallelität in die Augen fallen. Die verticalen Längsschnitte aus den Seitentheilen bleiben sich im ganzen gleich, es treten in ihnen die feinen senkrechten Fasern in grosser Dichte hervor, ihre Feinheit lässt sie aber ganz zu-

zücktreteten gegen die übrigen Richtungen, namentlich gegen die Längsmuskeln.

Auf verticalen Querschnitten endlich zeigt sich, dass die Muskelquerschnitte, also die Längsfasern, viel dichter die Lücken ausfüllen, als die entsprechenden in den anderen Schnitten. Hat man ferner einen solchen Schnitt durch die ganze Sohle bis zum Eintritt eines Retractorbündels geführt, so sieht man, dass dessen Fasern in den mannigfachsten Richtungen in die Sohle ausstrahlen, ja dass sie z. Th., wie ich's bestimmt verfolgt, in völlig horizontale Richtung übergehen, daher man die Querfasern wohl zum grossen Theil auf Retractorfasern zu beziehen hat.

Die gesammte Muskelfaseranordnung im Helixfusse ist also im ganzen diese: Es finden sich Muskelfasern von allen Richtungen, doch überwiegt überall die Längsmuskulatur, wenigstens in der unteren Hälfte, dem Epithel nahe; die Längsfasern biegen unter der Drüse nach vorn und oben um in die Zotten des Drüsenbodens. Von dieser Längsmuskulatur ist eine zweite, höchst kräftige, sehr wohl zu unterscheiden, die nämlich in den oberen Regionen der Längsmitte des Schwanzes; endlich kommen noch zu den geraden Richtungen Bogenfasern von Hautpapille zu Hautpapille, welche uns nicht weiter interessiren.

Welche von diesen verschiedenen Fasern dienen nun der Locomotion? d. h. welche von ihnen bewirken die Verlängerung, die Extension der Sohle? Die Retractorfasern und ihre Derivate können es nicht sein; sie wirken, wie wir sahen, durch Contraction, wie solche ja am Retractor der Antennen blitzschnell eintritt; ihre Action ist an der Sohle Verkürzung. Von den Retractorbündeln werden sich aber bei weitem die meisten der Schräg- und Querfasern ableiten lassen. In das Schwanzende freilich dringen die Retractorbündel nicht ein; die schrägen und senkrechten Fasern also, die hier vorkommen, werden von oben nach unten, von Haut zu Haut ziehen; doch kann ihre Wirksamkeit, da sie sich in continuo an die gleichen Richtungen der Fussmitte anschliessen, von diesen schwerlich verschieden sein. Dass die Retractorbündel geradezu in die horizontale Quer- und in alle möglichen schrägen Richtungen ausstrahlen, habe ich schon bemerkt als sicher von mir beobachtet. Nun mögen allerdings ebensoviele Schräg- und Querfasern, der häufigen Kürze der Muskelemente in der Schneckensohle gemäss, an ihrem Orte in der Sohle selbst entstehen und aufhören, so dass sie nicht auf den Retractor im eigentlichen Sinne bezogen werden können, oder es mögen andere von der seitlichen Haut her eindringen und so zum allgemeinen Hautmuskelschlauche gehören; alle diese werden aber unter denselben Gesichts-

punct fallen, wie die Schräg- und Querfasern des Schwanzes, man kann unmöglich annehmen, dass von einem Muskelgewirre nach den verschiedensten Richtungen Fasern aus allen Richtungen eine Wirkungsweise, nämlich Contraction, haben und andere von denselben Richtungen gerade die entgegengesetzte, nämlich Extension, man kann das um so weniger, wenn man den Modus der Kriechbewegung ins Auge fasst bei einer Belastung, welche noch nicht zur wirklichen Unterbrechung der Wellen führt. Hier wird von Zeit zu Zeit die Schale durch Retractoraction nachgezogen und dabei die Sohle hinten verkürzt, während die fortwirkenden Wellen sie vorn ununterbrochen verlängern und fortschieben. Diese entgegengesetzten Wirkungsweisen können nicht verschiedenen Elementen aus den Schräg- und Quermuskeln übertragen werden, da deren gleichzeitige Thätigkeit nur sich gegenseitig aufheben, nicht aber die eine neben der andern fortgehen könnte. Es bleiben also zur Erklärung der Sohlenverlängerung nur noch die Längsfasern übrig; und da fragt sich's, ob die auch auf den Retractor bezogen werden können. Ich habe von dem vordersten Retractorbündel gesagt, dass seine Fasern unmittelbar an der Leibeshöhle in die horizontale Richtung übergehen und sich kreuzen; je weiter man nach hinten geht, um so weniger scheinen die Fasern nach makroskopischem Ermessen in die horizontale Längsrichtung abzubiegen, und auch die Elemente jenes vordersten Bündels würden immerhin erst zu den horizontalen Schrägfasern gehören. Auch auf Schnitten habe ich nirgends die Retractorfasern in die Längsrichtung abbiegen sehen; ganz unwahrscheinlich wäre eine solche Ableitung für die dichten und geraden Längsfaserbündel unter der ganzen Drüsenlänge; und überhaupt spricht schon der Umstand, dass die Längsfaserbündel durch die Constanz ihrer Richtung vor allen andern sich auszeichnen, sehr dafür, dass sie eine selbständig eingelagerte Muskulatur sind; diese muss nun die Verlängerung der Sohle bewirken, und das kann dann nur geschehen durch Verlängerung, durch Extension nicht nur der Sohle überhaupt, sondern der einzelnen Faserelemente selbst. Wir bekommen also eine Faser, deren Thätigkeit der der gewöhnlichen, bisher bekannten Muskelfasern gerade entgegengesetzt ist, eine *extensile* Faser gegenüber der *contractilen*. Diese extensilen Fasern sind bei *Helix* dem Hautmuskelschlauche eingeordnet in der unteren Hälfte der Sohle, und zwar in der ganzen Breite, hinten die Seitentheile freilassend; schon diese Coincidenz zwischen der Anordnung dieser Fasern und der Wellenbreite deutet bestimmt auf einen Causalnexus zwischen beiden hin. Von dieser Längsmuskulatur aber muss endlich eine andere nach ihrer Wirksamkeit unterschieden werden,

das sind jene kräftigen Muskelfasern in der oberen Region unter der Haut des Schwanzes. Schon ihre locale Trennung von der untern lässt Zweifel an der Zusammengehörigkeit aufkommen; und wenn ich den Retractor als eine Loslösung von Hautmuskelbündeln oben und früher betrachtet habe, so ist zu vermuthen, dass die Wirksamkeit dieses Muskels da, wo er sich nicht losgelöst hat, bei der Haut verblieben ist: er nimmt jedoch blos die vordere Körperhälfte ein, und daher glaube ich, dass die hintere obere Längsmuskulatur das Analogon des Retractors an diesem Körperpole ist und dessen möglichste Annäherung an die Spindel durch Contraction bei der Einziehung des Thieres in die Schale bezweckt. Diese Muskulatur gehört also zu der gewöhnlichen der Haut und des Retractors.

Wenn es nun so bei *Helix* sich mit ziemlicher Bestimmtheit nachweisen lässt, dass die Längsmuskulatur Träger der locomotorischen Wellen ist und dass ihre Action auf Verlängerung der Fasern beruht, so gelingt eine solche Beweisführung noch viel sicherer bei den anderen Geschlechtern, welche ich untersuchte, *Limax* und *Arion*. Ich erwähne zunächst ein Experiment mit *Limax cinereoniger*. Bei ihm kann die weisse Sohle, welche die Wellen erzeugt, muldenförmig eingezogen werden, sie ist gewissermassen ein flüssiger Canal, der unten in den Fuss eingefügt ist; sein Inhalt fluctuirt ausserordentlich leicht hin und her, so lange die Schnecke nirgends anhaftet und keine Kriechbewegungen macht; man kommt gar zu leicht auf die Vermuthung, dass eine continuirliche, reine Flüssigkeit hier den subcutanen Raum erfüllen möchte. Da aber ganz flache Hautschnitte an dieser Stelle kein Fluidum austreten lassen, so liegt die Täuschung auf der Hand. Legt man nun die Schnecke mit der Sohle auf das Glas, so streckt sie sich wohl ein wenig, ohne zu kriechen, haftet auch an, lässt aber häufig genug die ruhende weisse Sohle eingesunken, also vom Glase abstehend. Hält man nun die Glasplatte senkrecht, so ist die Adhäsion so schwach, dass das Thier allmählig abwärts gleitet und das so lange, bis die Wellen beginnen, die weisse Sohle dem Glase andrücken und die Schnecke nach oben fortschieben; schon das Anhaften eines ganz geringen Theiles des Mittelfusses genügt, um die Rutschbewegung zu sistiren und die entgegengesetzte zu bewirken. Es ist aber hier bis zur Evidenz klar, dass die weisse Sohle und ihre Wellen, ähnlich wie ich es oben von der *Helix* schilderte, starke Adhäsion und Locomotion hervorrufen.

Den schärfsten anatomischen Beweis, welche Muskelemente die locomotorischen seien, liefert *Arion*. Wird das Thier geöffnet und die Sohle von der Leibeshöhle aus angeschaut, so sieht man auf jeder Seite

der Fussdrüse je ein mächtiges Längsmuskelpolster, das etwa der Grenze zwischen der locomotorischen Sohlenmitte und der seitlichen Haut entspricht. Jedes dieser Polster ist vorn am stärksten aus der übrigen Haut gesondert und hat ein Aussehen, welches es von aller mir bekannten Schneckenmuskulatur wohl unterscheidet; es erscheint nicht, wie diese überall, weisslich und ziemlich undurchsichtig durch Bindegewebe, Kalk, Faserkreuzung, sondern weisslich gelb und stark transparent, etwa wie die allerdings bläulichen Muskeln des Krebses. Schon dem makroskopischen Bilde nach scheint es durchaus aus Längsfasern zu bestehen. Die Eigenthümlichkeit dieser Muskelpolster lässt sie bis nach aussen durchscheinen, denn man sieht an der kriechenden Schnecke (Fig. 4) in der vorderen Hälfte zwischen der hellen Fussmitte und der dunkler pigmentirten seitlichen Haut zwei verwaschene Längsstreifen von der bräunlichen Färbung der Wellen. — Horizontale Längsschnitte ergeben nun zur Seite der Drüse in den dicken Polstern ein deutliches Rohrstuhlgeflecht, doch so, dass durchaus die Längsmuskelbündel prävaliren. Sie scheinen sich häufig unter sehr spitzem Winkel zu kreuzen, so dass hier noch die meisten Schrägfasern zur Längsmuskulatur gehören werden. Auch unter der Drüse in der Mitte überwiegen die Längsmuskeln. Verticale Längsschnitte zeigen im Schwanzende ziemlich unregelmässige Verhältnisse, allerlei Kreuzungen, wobei wiederum die Längsfasern stärker hervortreten. Schneidet man ebenso am Vorderende zur Seite der Drüse in das transparente Fleisch, so hat man auf dünnen Schnitten sehr schöne Längsbündel, die meist um ihre eigene Dicke oder etwas mehr von einander abstehen, mit vielen Kreuz- und Querfasern; je dicker der Schnitt, um so mehr erhält man den Eindruck einer echten Längsmuskulatur, und um so mehr verschwinden die übrigen eingeschalteten Muskeln.

Bei *Limax cinereoniger* überwiegen ebenfalls in horizontalen Längsschnitten in der weissen Sohle, die von einem sehr zarten Epithel bekleidet wird, die Längsmuskeln, die in weniger starken Bündeln mit Zwischenräumen geordnet sind; diese eigentliche locomotorische Muskulatur scheint nur einen geringen Raum über dem Epithel einzunehmen; denn wenn auch sonst in der ganzen Sohle (auch in der schwarzen) allerlei Längsmuskelbündel vorkommen, so fehlt ihnen doch die Dichtigkeit und Regelmässigkeit in der Anordnung, die jene haben; und noch bestimmter wird diese Behauptung durch den Umstand, dass man in der Mitte der weissen Sohle als dunkleren Streifen den Blutsinus, welcher noch in der unteren Hälfte des Fusses verläuft, durchscheinen sieht. Dieser Sinus erscheint dunkler, weil er durchsichtig ist, also tiefer in den Fuss hinein zu sehen gestattet, als bis

zu dem weissen Bindegewebe seiner Wand und Umgebung. Dass aber diese überhaupt sichtbar, wird nur ermöglicht durch die ausserordentliche Klarheit der locomotorischen Muskulatur, und von dieser sieht man nun, dass sie ein breites, aber sehr dünnes Band bildet, dessen Hintergrund eben das Bindegewebe und der Sinus ist.

Endlich bemerke ich hier noch, dass auch bei *Limax agrestis* frische Präparate aus der Sohle im Wesentlichen aus Längsfasern zu bestehen scheinen.

b) Wie wirkt die locomotorische Muskulatur? und wie verhält sie sich zu den Nerven? Bis jetzt halte ich für erwiesen, dass die locomotorische Thätigkeit des Schneckenfusses auf Verlängerung, Extension seiner Längsmuskelfasern beruht. Diese Fasern scheinen von erheblicher Ausdehnung zu sein. Bekannt ist LEYDIG's elegante Präparation einer Faser aus einem Schneckenfusse, welche diesem an Länge gleichen mochte; indess reichen gewiss nicht alle Fasern, wie bei einem kürzeren Wirbelthiermuskel, vom Vorderende bis zum hinteren; auf Längsschnitten sieht man nicht selten am Rande die natürlichen spindelförmigen Enden, ein gleiches ergeben Zerzupfungspräparate. Auch würde eine Faserlänge, welche mit der des Fusses stimmt, schlecht passen zur Sohlenverbreiterung, wie sie hauptsächlich bei Belastung eintritt. Die Wellen, welche jetzt fast die doppelte Breite haben, verlieren kaum an Intensität, was sie doch müssten, wenn dieselbe Faseranzahl auf jede Breitenlinie käme. Dagegen können sich kürzere, spindelförmige Fasern bei der Sohlenverkürzung und -Verbreiterung in der Weise zwischen einander schieben, dass auf jede Breitereinheit ebensoviel Muskelemente kommen wie bei der gestreckten Sohle. Die Beschaffenheit der Fasern ist allem Anscheine nach dieselbe, wie bei den Retractor- und Hautelementen, wenn nicht ihr Inhalt noch viel flüssiger und gleichmässiger sein sollte. Steht es zwar durch KÜHN's Versuche fest, dass aller frische Muskelinhalt mehr oder weniger flüssig ist, so zeigt sich doch hier in der Ruhe eine so völlige Verschiebbarkeit, eine ganz unregelmässige und durch jede zufällige Veranlassung bedingte Fluctuation, dass man bei *Limax* cinereoniger namentlich an Stelle der gesamten locomotorischen Fasern beinahe einen einzigen Schlauch mit Flüssigkeit vor sich zu haben glaubt. Berührt man z. B. die weisse Sohle, die hier, wo die Nerven nahe zur Haut treten (s. u.), sehr empfindlich ist, so wird sie muldenförmig eingezogen, was jedoch auf Kosten der über den Längsmuskeln gelegenen Hautmuskelfasern zu setzen ist; denn die Längsfasern verhalten sich passiv, und man sieht ihren Inhalt entsprechend in unregelmässigen Wellen und Erhabenheiten entweichen, als wenn eine subcutane Flüssigkeit weg-

gedrückt würde. Von solchen unregelmässigen Fluctuationen kann man sich ebensogut an jeder abgeschnittenen Arion- und Limax-Soble überzeugen, wo sie meist einige Zeit nach dem Loslösen wieder auftreten und theils auf ungeordneter Action der Längs-, theils auf Contraction der übrigen Fasern beruhen mögen. Schicke ich dies voraus, so wüsste ich nicht, was ich zu dem, was ich früher über die Schneckenmuskulatur niederschrieb, neues hinzufügen sollte. Ich erlaube mir daher das alte zu wiederholen (l. c. p. 304): »Die Muskelfaser der Schnecken repräsentirt in Bezug auf ihr Actionsvermögen eine Stufe der Differenzirung, welche zwischen den glatten und den quergestreiften Elementen mitten inne steht, doch oft mit hoher Annäherung an die letzteren. Die contractile Substanz, oft in toto der specifischen Thätigkeit vorstehend, lässt in anderen Fällen eine bald mehr, bald minder eclatante Trennung erkennen in isotrope und anisotrope Substanz. Die letztere vermag frei durch die ganze Faser zu fluctuiren, ohne durch eingeschaltete Scheidewände gehindert zu werden, wie solches aus der sehr wechselnden, oft lange, breite und schräge Bänder formirenden Anordnung hervorgeht. Sie zieht sich bei der Contraction auf gewisse, unregelmässig begrenzte, bald breitere, bald schmalere Stellen zusammen, so sehr deutlich an dem Fühlerretractor, und wird bisweilen die Ursache eines künstlichen Zerfalles in Querscheiben oder Discs. Vielleicht erfolgt, der rapiden Wirkung dieses Rückziehmuskels gemäss, die Umlagerung im Momente der Action gleichmässig durch die Fasern, während im Hautmuskelschlauche mit seiner trägeren Beweglichkeit, den dem freien Auge sichtbaren Wellen entsprechend, ein ähnliches Wellensystem über die einzelne Faser hinzieht. Es äussert sich dann die Thätigkeit in der Weise, dass, wo ein Wellenberg, eine Verdickung stattfindet, die anisotrope Substanz auf engere und schmalere Bänder sich zusammendrängt, welche Stoffansammlung eben die Anschwellung hervorruft. Dann aber gelangt die Substanz nicht mehr in gleichmässigem Strome zu dem Querband, sondern es wird die freie Fluctuation dadurch erleichtert, dass dieser eigentliche Träger der Contraction in gesonderten Bahnen hingeleitet, deren optischen Ausdruck man in der fibrillären Streifung wiederfindet, wie solche am deutlichsten wohl in der Darmmuskulatur ausgeprägt ist. Aehnlich aber, wie oben die diffuse Sonderung in breite Querbänder von alternirend einfach und doppeltbrechender Masse den Zerfall in Discs ermöglicht, so giebt hier die räumliche Sonderung nach der Längsrichtung die Basis für eine Abspaltung von Längsfibrillen«. Ich halte noch jetzt an dieser Darstellung vollkommen fest und mache darauf aufmerksam, dass mir schon damals der Zerfall in Discs namentlich an

den Retractorelementen entgegentrat, während die verdickte Welle an den Hautfasern und, wie ich jetzt wohl genauer sagen darf, an den locomotorischen Fasern vorherrscht. Dazu bemerke ich, dass mir auch diesmal die Untersuchung mit dem Polarisationsmikroskope versagt war, daher auch hier die Ausdrücke »isotrope und anisotrope Substanz« nur auf einem Analogieschlusse beruhen, der mir indessen ziemlich nebensächlich zu sein scheint. Für wichtiger als die Ausdrücke halte ich die Vorstellungen, welche man sich über Wesen und Ursache dieser Substanzverschiedenheit gemacht hat. Hier scheint mir die hervorragendste Theorie diejenige, welche HERMANN in seinem Grundrisse der Physiologie des Menschen (Berlin 1872) aufgestellt hat. HERMANN gesteht von dieser Theorie, die sogleich citirt werden muss, selber zu, dass sie auf die bis dahin geltende Präexistenz der Fleischprismen und ihre Erklärung gar keine Rücksicht genommen habe. Da aber die seitdem erschienenen Arbeiten von FLÖGEL u. a. diese Präexistenz gar nicht mehr gelten lassen, so hat jene Lehre nur an Festigkeit gewonnen. HERMANN geht von der vollkommenen Analogie zwischen den Erscheinungen beim Erstarren und bei der Thätigkeit des Muskels aus und fährt dann fort (l. c. p. 268): »Im erstarrenden Zustande schreibt man die Verkürzung der Myosincoagulation zu. Da nun bei der Contraction des lebenden Muskels der Annahme einer plötzlichen, sofort sich wieder lösenden Coagulation nichts entgegen steht, so ist wegen der Analogie mit der Erstarrung diese Annahme gerechtfertigt. Für dieselbe sprechen weiter folgende Gründe: Zu der Annahme einer Umwandlung von Wärme in Bewegung, wie in der Dampfmaschine, oder von Electricität in Bewegung, wie in den electromagnetischen Maschinen, fehlt beim Muskel jeder Anhalt; es bleibt also nur übrig, eine directe Entstehung der Bewegung durch den chemischen Process anzunehmen; ein solcher Vorgang ist aber nur dergestalt denkbar, dass durch den chemischen Process ein neuer Körper entsteht, der ein bestimmtes Volum mit elastischen Kräften einzunehmen strebt (wie die Pulvergase bei Explosion); — als einen solchen Körper kann man aber sehr gut ein plötzlich entstehendes Eiweisscoagulum betrachten. — Wenn die Contraction auf einer Coagulation im Muskelinhalt beruht, so muss das Coagulum momentan wieder verschwinden können; ja beim Tetanus muss dies sich mehrere hundert Mal in der Secunde wiederholen können«. Die HERMANN'sche Theorie betrachtet also Electricität und Wärme als Nebenproducte der Muskelwirkung und verlegt den Brennpunct in eine Eiweissgerinnung, welche sich sogleich wieder löst, um bei neuem Reize abermals sich zu bilden, eine Gerinnung, welche mit einer Expansion jedesmal verbunden ist. Dieses fortwährend erzeugte und ge-

löste Coagulum aber, was er auf ziemlichem Umwegen und aus allerlei Combinationen folgert, kann, glaube ich, bei den Schnecken mit aller Deutlichkeit und Handgreiflichkeit makroskopisch demonstrirt werden. Hierzu dient *Limax cinereoniger*. Ich zeichnete meine Abbildungen, lange bevor ich an eine bestimmte Theorie dachte. Da fällt es denn an der Fig. 2 auf, einmal dass die Streifen oder Wellen sich heller, weisslicher von der Umgebung abheben, während sie bei den übrigen Schnecken dunkel abstechen, und zweitens, dass jede weisse Welle hinten von einem zarten, dunkeln Quersaume begleitet ist. Bei vielen Exemplaren dieser Art macht nun die weisse Sohle am Glase, wie schon erwähnt, den Eindruck eines vollkommen durchsichtigen, wasserklaren Bandes, welches unten in den Fuss eingelagert ist; manchmal sieht man darin einige Punkte, Trübungen, welche die Tiefe und Weite des Bandes oder Canales noch viel deutlicher machen. Die Feinheit des Epithels auf Schnitten, und vor allem die völlige Pigmentlosigkeit stimmt mit dieser Durchsichtigkeit. In diesem flüssigen Canal treten nun die weisslichen Wellen auf, schon dem Anscheine nach feste Querswände. Das sind sie aber ganz sicher, weil sie auf den Boden des Canals einen Schatten werfen. Auf diesen nämlich sind jene dunkeln Ränder zu beziehen, welche die Wellen oft viel deutlicher und breiter säumen, als in Fig. 2. Dieser Schattensaum wechselt seine Breite mit dem Winkel der auffallenden Lichtstrahlen; er erscheint hinter der Welle, wenn das Licht vor dem Thiere, vor ihr, wenn das Licht hinter ihm steht. Ich habe die Versuche bei Lampenlicht gemacht, doch bin ich am Tage darauf gekommen, da ja auch das Sonnenlicht die Erscheinung deutlich hervorruft. Künstliche Beleuchtung ist natürlich bequemer, und da kann der sehr lehrreiche Fall eintreten, dessen ich mich entsinne, dass die Schatten an demselben Thiere auf die entgegengesetzte Seite fallen. Denn nicht selten dreht sich der *Limax* und kriecht mit dem Vordertheile entgegengesetzt parallel am Hintertheile seinem Schwanz zu, so dass Vorder- und Hinterkörper an einander hingleiten. Dann wechselt der Schatten wieder, je nachdem man die Glasplatte zum Licht hält, aber es fällt in den beiden Körperhälften auf die in Bezug auf die Körperrichtung entgegengesetzte Seite, vorn hinter die Wellen und hinten vor die Wellen oder umgekehrt. Hiernach kann kein Zweifel mehr bestehen, dass die Welle ein Eiweisscoagulum ist, denn sie hat die Farbe und Undurchsichtigkeit eines solchen in der übrigens völlig flüssigen Muskelsubstanz. Man sieht freilich nur bei *Limax cinereoniger* dieses Gerinnungsphänomen so deutlich und schön, und bei den andern Geschlechtern muss es aus der Analogie geschlossen werden, da die Muskulatur bei ihnen weder in der Weise zusam-

mengefasst noch der Haut so genähert ist, als bei jener. Ja es fällt auf, dass bei ihnen die Wellenfarbe nicht das schmutzige Weiss geronnenen Eiweisses ist, sondern im Gegentheil dunkel aus der Sohle sich abhebt. Das erklärt sich unschwer aus den Factoren, welche hier die Farbe bedingen. Ein dunkleres Epithel, z. Th. mit subepithelialem Pigment, hat einmal zum Hintergrunde zwar die weissliche Sohlen-substanz, aber mit transparenten Längsmuskeln durchwirkt, im andern Falle dagegen dieselbe mit einem undurchsichtigen Eiweissgerinnsel; natürlich wird sie im zweiten dunkler erscheinen, wie ein schwarzes Flortuch, das ich gegen den Himmel halte, da dunkler aussieht, wo ein Gegenstand sich dahinter schiebt. — Beruhen so alle Wellen auf derselben Myosincoagulation, so erklärt ihre Folge und ihr Auftreten wiederum sicher die Verlängerung der locomotorischen Fasern während der Action. Auch hier geht die Gerinnung, wie bei allen Muskeln, nicht ohne Expansion vor sich; man erkennt ihre Grösse theils an der sehr bedeutenden Erhabenheit der Wellen des nicht anhaftenden Thieres, theils an den Verdickungen in der Todtenstarre (s. u.). Wenn die Gerinnung, wie bei anderen Thieren, sehr plötzlich und schnell über die Fasern hinzöge, so könnte auch hier die Expansion nur dadurch ermöglicht werden, dass der Faserinhalt sich verdickte, die Faser selbst sich verkürzte, also innerhalb desselben Sarcolemms den möglichst grossen Raum einnähme durch die Verkürzung oder besser die Annäherung zur Kugelform. Die Gerinnung geschieht nun aber nicht schnell und plötzlich, sondern langsam vom hintern Körperpole zum vorderen fortschreitend; und das Vorrücken beruht nicht auf der momentanen Bildung einer Welle und einer ebenso plötzlichen Lösung ihres Gerinnsels in toto, sondern während vorn die Coagulation immer neue Theile in die Welle hineinzieht, werden hinten fortwährend gerade so viele gelöst. Könnte man das Bild einer Welle fixiren und nach einem kurzen Zeittheilchen darauf wiederum u. s. f., so würden die verschiedenen Wellenbilder sich theilweise decken und das um so mehr, in je kürzeren Intervallen man die Bilder fixirt hätte. Die Wellentheile aber zweier aufeinander folgenden Bilder, welche sich decken, haben sich während des Zeitintervalles nicht geändert, sie sind stabil geblieben; und in dieser Stabilität des mittleren Wellentheiles während der Gerinnung an dem vorderen und der Lösung an dem hinteren Wellenrand liegt der Grund für die Streckung der Fasern. Man braucht jetzt nur noch eine Annahme, welche aber wegen ihrer geringen Bestreitbarkeit kaum eine solche genannt werden kann, das ist die Unbeweglichkeit einer eben geronnenen Myosinscheibe in der Muskelfaser, sei es durch Einklemmung im Sarcolemm oder aus einem anderen Grunde. Diese

aber wird von jedem Beobachter der Muskelwirkung stillschweigend vorausgesetzt. Dürfen wir sie als gesichert ansehen, so muss jedesmal der mittlere Wellentheil für einen Moment in der locomotorischen Faser eine feste Scheidewand bilden. Vor diesem Wellentheil findet Gerinnung statt und mit dieser Expansion, Ausdehnung. Da nun die Expansion im Augenblick ihrer Entstehung hinter sich eine feste Wand hat, so kann sie nur nach vorn wirken und muss den ganzen vorderen Fasertheil vor der Welle nach vorn schieben, also verlängern und das Vorderende weitertreiben. Im nächsten Moment rückt die Scheidewand ein wenig weiter und hält dabei den vorderen Fasertheil in der Stellung und Spannung fest, in der er sich gerade schon befand; es findet aber vorn wieder eine neue Gerinnung statt und verlängert das Vorderende von neuem. Und so summiren sich alle auf einander folgenden Gerinnungen und Expansionen, bis die Welle am vorderen Körperpole anschlägt. Die Wirkung der sämmtlichen Wellen, welche gleichzeitig auf der Sohle sich zeigen, und ihr gegenseitiges Verhältniss muss dieses sein: Jede Welle stellt eine Scheidewand dar, über welche hinaus die nächste Welle dahinter nicht wirken kann; die letztere wird allerdings das Bestreben haben, sie als eine feste Wand vorwärts zu schieben und zu beschleunigen, aber die Verschiebungen und Spannungen der einzelnen Fasern kann sie nicht darüber hinaus verändern; daher müssen sie sich in den Grenzen je eines Zwischenraumes zwischen zwei Wellen halten, und so hat jede Welle eine doppelte Wirkung: sie beschleunigt die nächst vordere Welle, und sie dehnt den Zwischenraum bis zu dieser. Indem sich die erste Wirkung von allen Wellen von hinten nach vorn summirt, ist die Resultante ein stetes Vorwärtsschieben des vorderen Körperendes, die zweite Wirkung bedingt gleichmässige Ausdehnung der gesamten locomotorischen Muskulatur in der ganzen Sohlenlänge.

Sucht auf diese Weise die locomotorische Muskulatur die Sohle stetig nach vorn zu verlängern, so tauchen sofort die anderen Fragen auf: ist diese Tendenz eine unumschränkte? wenn nicht, worin liegen ihre Grenzen? was bewirkt die fortwährende Verkürzung der Sohle? Ich glaube, hier müssen mehrere Momente unterschieden werden. An und für sich schon haben jedenfalls die extensilen Fasern eine Extensionsbeschränkung, die wahrscheinlich in der Elasticität ihres Sarcolemms liegt; denn es ist doch wohl theoretisch undenkbar, dass eine Faser zum allerdünnsten Fädchen sich auszuziehen das Vermögen, oder doch nur das Bestreben habe. Wichtiger ist sicherlich das Hemmniss, welches der unbeschränkten Extension von den contractilen Haut- und Retractorelementen bereitet wird. Bei der freikriechenden Schnecke

wird es schwer auszumachen sein, ob die extensilen Fasern allein an und für sich über die maximale Fusslänge hinaus sich dehnen würden, ob also ihre volle Ausdehnung auch da von den gegentheiligen Fasern gehindert wird, obgleich auch dieses durch ein Experiment wahrscheinlich wird (s. u.). Sobald indess die Schnecke belastet wird, sobald also die Retractormuskeln zu höherer Thätigkeit oder überhaupt zu Thätigkeit angeregt werden, tritt ihr verkürzender Einfluss auf die Sohle sehr klar hervor. Erinnern wir uns, dass die Retractorelemente nach allen Richtungen etwa in den beiden vorderen Dritteln der Sohle sich ausbreiten, dass sie aber als Hautderivate angesehen werden, daher ihnen die Schrägfasern des Fusschwanzes zur Seite zu stellen waren, so ist jedenfalls die Faserlänge von der Spindel bis zum Fussrande in den bei weitem meisten Theilen geringer bei Verkürzung und Verbreiterung der Sohle, als bei deren gestreckter Form. Nun drücken die locomotorischen Wellen nach ihrer Ausbildung und Summirung ihrer Kräfte vorn am stärksten auf die Unterlage, daher hier die festeste Adhäsion. Wenn also der Retractor sich verkürzt und dabei die Sohle zugleich verkürzt und verbreitert, so muss sie vorn fest haften und der hintere Theil nachgezogen werden. Mit dem Retractor werden gleichzeitig die Schrägfasern und die oberen Längsfasern des Schwanzes wirken und das Sohlenende ebenso verkürzen und verbreitern, wie der eigentliche Retractor die vordere Hälfte. Ich habe schon ausgeführt, dass die haftende Sohlenfläche in der verbreiterten wie in der verlängerten Gestalt immer ungefähr die gleiche Fläche bedeckt. Es ist also die jedesmalige Gestalt der Sohle anzusehen als das Product einer doppelten, antagonistischen Muskulatur; ihre Fläche ist um ein geringes kleiner, wenn nur die Retractionsmuskeln wirken (in den Pausen bei Belastung), sie ist um so gestreckter, je mehr die Leistung der extensilen Muskeln in den Vordergrund tritt. Es ist wohl anzunehmen, dass diese Norm auch für die unbelastete Schnecke gilt, d. h. dass deren Fusslänge nicht allein erzeugt wird durch der locomotorischen Muskeln Streckung, sondern auch durch der contractilen Elemente, wo nicht Contraction, doch Spannung. Ehe ich auf diese Erklärung der Sohlengestalt kam, glaubte ich, die Verkürzung und Verbreiterung bei Belastung habe eine andere Bedeutung, nämlich die, die Adhäsion zu erhöhen; möglich, ja wahrscheinlich dünkt es mir, dass auch dieses Moment mit in Anschlag zu bringen ist; denn die Adhäsion ist doch wohl grösser, wenn sich zwei scheibenförmige Flächen berühren, als wenn derselbe Inhalt der Contactfläche eine andere, gestrecktere Form annimmt. Ist dies richtig, so würde die höhere Adhäsion, also gesteigerte Tragkraft bei Belastung ohne neuen, besonde-

ren Kraftaufwand von selbst mitgeleistet werden durch die Anordnung der Retractorfasern. In jedem Falle kommen die beiden entgegengesetzten Functionen der Sohle, Verlängerung und Verkürzung, zu Stande durch die Wirkung zweier antagonistischer Muskelemente, welche zwar denselben Faserbau haben, deren Action auf dem gleichen chemischen Vorgange beruht, deren Gegensätzlichkeit aber lediglich in der verschiedenen Anordnung und Folge dieser chemischen Vorgänge beruht. Es sind daher weiter die Ursachen zu untersuchen für diese verschiedene Anordnung des Chemismus, der einmal mehr oder weniger gleichzeitig die ganze Faser ergreift, das andere Mal wellenartig in immer constanter Richtung über sie hinzieht. Die Ursachen können, soweit ich die Sache überschau, nur liegen in der Verschiedenheit der Reize, welche bei den contractilen Elementen dieselben sein werden, wie bei aller bisher bekannten Muskulatur, bei der extensilen dagegen die Substanz immer von dem einen, dem hinteren Pole zum vorderen treiben. Die natürlichen Reize sind selbstredend im Nervensystem zu suchen, das daher jetzt unsere Aufmerksamkeit zu fesseln hat.

Hier liegt vor allem die schwierige Frage vor, ob und wie weit die regelmässigen Querwellen von einer dann gewiss auffallenden Regelmässigkeit in der Nervenvertheilung abhängig sind. Da ich von einer eingehenden Mikroskopie diesmal Abstand nehmen musste und die Kenntniss der intimeren Beziehungen zwischen Nerv und Muskel bei den Schnecken überhaupt noch fehlt, so muss ich hier allerdings die völlig exacte Antwort schuldig bleiben. Wenn es aber auf diesem Gebiete erlaubt ist, aus den äussern Erscheinungen auf die anatomischen Ursachen zu schliessen, wie denn die Physiologie bis vor nicht langer Zeit in dieser Weise zu arbeiten gezwungen war, so hoffe ich hinreichende Aufschlüsse geben zu können. — Legt eine Schnecke durch Wellen ihren Fuss dem Glase an, so schreitet die Wellenbewegung in so regelmässigem Fortgleiten über die Sohle, dass es unmöglich erscheint, etwas Festes, Constantes daran zu entdecken; und auch wenn sie erst ruhend am Glase haftete und nun in Bewegung übergeht, wie es namentlich regelmässig nach den Pausen bei hoher Belastung geschieht, so sind die Wellen, wenn sie sich in allmähigem, allerdings raschem Uebergange aus der Sohle sondern, schon so weit in der Bewegung begriffen, dass man verzweifeln zu müssen glaubt, hier einen bestimmten Anfang wahrzunehmen. Die Erscheinung ist eben eine durchaus flüssige. Da kommt uns denn ein sehr merkwürdiges Phänomen zu Hülfe. Wieder ist durch Belastung die Empfindlichkeit der Nerven und Muskeln zu steigern, also eine Helix hat mit 50 Gr. zu kriechen. Lässt man nun auf diesen besonders empfindlich eingestell-

ten Apparat einen neuen Reiz einwirken, so tritt sofort seine Wirkungsweise zu Tage. Ein solcher Reiz ist weiter nichts, als eine Erschütterung; denn die Schnecke muss an und für sich angestrengt kriechen, um die Adhäsion nicht zu verlieren und noch vorwärts zu kommen; jede Erschütterung würde sie losreissen, wenn sie nicht durch einen besonderen Willensact ihre Muskelaction noch mehr zu steigern suchte. Erschüttert man nun also eine belastete Schnecke während des Kriechens durch mässiges Aufstossen des Glases gegen den Tisch, so erscheint plötzlich auf dem Fusse die doppelte Wellenzahl; oder genauer so: jede Welle steht still und wird etwas matter; dann theilt sie sich in zwei parallele Wellen von ungefähr der halben Breite. Von diesen eilt die eine nach vorn, während die andere stabil bleibt. Letztere steht so lange fest (oder schreitet wohl scheinbar ein wenig rückwärts), bis die vordere Theilwelle der nächsthinteren Welle zu ihr stösst und sich mit ihr verbindet. Damit ist die Erscheinung, die im ganzen etwa 2—4 Secunden dauert, vorbei, und die Wellen gehen, nachdem je eine hintere Hälfte der vorderen und eine vordere der hinteren Wellen sich vereinigt haben, als gewöhnliche Wellen weiter. Hat man so das zuerst sehr auffallende Phänomen an der belasteten Schnecke genau beobachtet, so gelingt dasselbe bald auch an der freien Weinbergsschnecke bei schwachen Erschütterungen. Den nächsten Schritt zum Verständniss lieferte eine *Helix*, die durch 50 Gr. so stark belastet war, dass sie keine Erschütterungen vertrug, sondern sofort hinabrutschte. Hier war also das Maximum von Arbeit gegeben. An einem in solche Lage gebrachten Thiere sieht man, wie jede Welle, wenn sie an einen bestimmten Punct kommt, eine stabile, sehr zarte Welle zurücklässt. Diese bleibt, bis die nächste kommt und sie anscheinend mitnimmt. Möglicherweise bleibt sie auch stehen; jedenfalls sobald die grobe, gewöhnliche Welle darüber weg ist, erscheint die stabile wieder u. s. f. Das Phänomen steigert sich zu etwas grösserer Deutlichkeit, wenn der *Musc. columellaris* das Haus anzieht. Nach wiederholtem Studium dieses Vorganges gelingt es schliesslich fast an jeder freien Schnecke ohne Erschütterungen, die stabilen Wellen als sehr feine Querstriche wahrzunehmen. Sie werden jedesmal stärker, wenn das Thier, mit oder ohne Belastung, seine Wellen unterbricht oder auch nur ablassen lässt und sie dann wieder durch neuen Willensimpuls in alter Stärke entwickelt. Die Erscheinung erreicht ihr Maximum, wobei die stabilen Wellen sich bis zur Hälfte der fortschreitenden auf deren Kosten verbreitern, wenn die Reizbarkeit durch Belastung möglichst gesteigert und durch Erschütterung ein starker Willensimpuls hervorgerufen wird, wie beim ersten Versuche. Später

glaube ich endlich auch bei *Limax cinereoniger* die stabilen Wellen, wenn auch schwach und undeutlich, erkannt zu haben.

Die Bedeutung der geschilderten Bilder und Vorgänge liegt für den ersten Blick auf der Hand. 1) Jede Erregung eines Nerven, der sich zur extensilen Muskulatur als motorischer verhält, verändert ihn in der Weise, dass er wiederum auf den Muskel eine chemische Contactwirkung ausübt und zunächst an seiner Ansatzstelle — denn für die muss doch jedenfalls der Ort der stabilen Welle gehalten werden — eine Coagulation des Myosins aus dem flüssigen Faserinhalt hervorruft; je stärker der Nervenreiz, um so stärker die Gerinnung (die breite stabile Welle bei Belastung und Erschütterung). 2) So lange das Thier sich seiner locomotorischen Muskulatur bedienen will, so lange es also seine Wellen unterhält, gerade so lange bleibt der Nerv in einem continuirlichen schwachen Erregungszustande, der ebenso eine constante Coagulation am Nervenansatz bewirkt (stabile Wellen). 3) Die Bildung eines Coagulums an einer Stelle zieht die Nachbartheile in dieselbe Coagulation hinein, so dass die Gerinnung von hinten nach vorn fortschreitet. 4) Während des Lebens ist in jeder Längeneinheit einer Faser immer nur eine bestimmte, wahrscheinlich nicht die ganze Menge Myosin coagulirbar, und wenn die Coagulation an verschiedenen Stellen auftritt, so ist doch die Summe des Gerinnsels dieselbe, als wenn sie sich auf einen Punkt concentrirt (Verschmälerung der fortschreitenden Welle bei Verbreiterung der stabilen auf erhöhten Reiz).

Bevor ich auf die Begründung und den Werth dieser vier Gesetze eingehe, bin ich die Erörterung des Verhältnisses der Nerven zu den Muskeln schuldig; denn es muss doch wenigstens einiges über die Gründe gesagt werden, welche die Coincidenz des Ansatzpunctes der motorischen Nerven an der extensilen Muskulatur mit den Stellen der stabilen Wellen annehmen lassen. Die betreffenden Nerven sind natürlich unter denen zu suchen, welche von den Pedalganglien ausgehen. Das Fussganglienpaar entsendet bei *Helix* Nerven zu den Columellarbündeln und seitlich zwischen diesen durch zur Haut; sind diese, die ich nicht berücksichtige, weggenommen, so bleibt eine Anzahl, wohl 41 oder 42, Nervenstämme übrig, die in zwei parallelen Längsreihen zwischen den Retractorbündeln in die Sohle eindringen. Der Beweis,

dass diese Nerven im Wesentlichen für die locomotorische Muskulatur bestimmt sind, gelingt am besten beim Arion, denn hier liegen die Eintrittslinien in den Längsmitten der seitlichen, transparenten, locomotorischen Muskelpolster, so dass beider Zusammengehörigkeit mehr als wahrscheinlich. Bei *Helix* lässt sich die Anzahl der Stämme deshalb nicht genau fixiren, weil ohne Symmetrie manche Stämme je auf einer Seite an ihrem Ursprunge in einen zusammengefasst sind. Leider lässt sich auch an den aufgelösten Aesten durchaus keine strenge Symmetrie nachweisen. Die Präparation ergibt, dass sie alle ziemlich ungetheilt zur Seite der Fussdrüse, hinter ihr durch das Muskelfleisch, bis zu den untersten Theilen der Sohle eindringen, was wiederum wohl keinen Zweifel aufkommen lässt, dass es hauptsächlich Nerven für die Längsmuskulatur sind. Sie geben, je weiter nach vorn, um so mehr Aeste ab an die Fussdrüse und ihre Umgebung, also an ihre Quermuskeldecke (s. o.). Ihre Vertheilung zu der Längsmuskulatur ist die, dass es vorn dicke Bündel zarterer Nerven sind, dass dann stärkere und weniger getheilte Nerven kommen, dass endlich hinten ein starker Nerv folgt, der von Zeit zu Zeit Aeste abgiebt, welche bei vorsichtiger Präparation fast bis zum Sohlenepithel ungetheilt verlaufen. Nimmt man nun auch an, dass diese Stämme nicht nur motorische Fasern für die extensilen Muskeln enthalten, sondern dass zum mindesten auch sensible Hautfasern darin sind (wie denn die weisse Sohle bei *Limax cinereoniger* besonders empfindlich ist und in Ruhe auf Reize muldenförmig eingezogen wird, ja sich vollkommen schliesst, so dass die schwarzen Ränder sich berühren und das Weisse verschwindet), so wird doch bei der wenigstens im Allgemeinen symmetrischen Anordnung der Nerven der Schluss nicht zu gewagt erscheinen, dass die motorischen Nervenenden in den beiden parallelen Längsreihen zu einander symmetrisch liegen. Horizontalschnitte von *Limax cinereoniger* lehren, dass die Nerven als zusammengefasste Stämmchen bis unten fast an's Epithel treten. Das würde uns zu der Ansicht hindrängen, die ich für völlig gerechtfertigt halte, dass in jeder stabilen Welle zwei Punkte liegen, wo das motorische Faserbündel an die extensilen Elemente sich ansetzt. Diese Ansicht hat wohl um so weniger etwas Befremdliches, als trotz allen Unregelmässigkeiten, welche die Zergliederung beiderseits in der Symmetrie der Nervenvertheilung nachweist, doch der Gesamteindruck dieser unzweifelhaft der einer symmetrischen Anordnung ist. Viel schwieriger ist die Annahme, welche die Wellenbreite zu erfordern scheint, dass nämlich die motorischen Nerven, an ihren Endpunkten angekommen, plötzlich ihre Fasern in einer Querlinie nach den Muskelementen ausstrahlen lassen; davon habe

ich bei der Präparation nichts gefunden, doch scheinen mir SEMPER'S »in ein Netz aufgelöste Quercommissuren« zwischen den Fussnerven mancher Nephropneusten (vergl. v. IHERING. Ueber die systematische Stellung von Peronia etc. Erlangen 1877. p. 9) hierher zu gehören, da die Ausbreitung der motorischen Fasern in bestimmten Querlinien leicht Commissuren vortäuschen könnte; zum mindesten werden es nur wenige Fasern sein, zu den Nervenstämmen eine verschwindende Anzahl, welche einen solchen Verlauf zu den Längsmuskeln seitlich und zwischen den beiden parallelen Linien haben; denn es zeigt wiederum Limax cinereoniger, dass die Nervenendpunkte ihrer Hauptmasse und -Wirkung nach in der That nur in den beiden Parallellinien liegen, durch zweierlei Erscheinungen. Die erste stammt vom lebenden Thiere. Wenn dieses seine weisse Sohle muldenförmig ziemlich tief eingezogen hat und nun seine Wellen spielen lässt, so nehmen diese anfangs nicht gleich die ganze Breite der weissen Sohle als einheitliche Querstreifen ein, sondern sie beginnen symmetrisch an den Rändern als je zwei Wellen in einer Querlinie, deren Zwischenraum anfangs noch ruht und erst allmählig in die Action übergeht und beide Halbwellen zu einer verbindet. Losgelöste Sohlen, in Alkohol gehärtet, liefern die andere Beobachtung. An diesen zeigt die etwas hervorgequollene weisse Sohle hier und da ganz kleine Warzen etwa von $\frac{1}{4}$ oder $\frac{1}{5}$ Sohlenbreite unregelmässig zerstreut, jedenfalls Gerinnungsproducte, welche den nach dem Tode eintretenden ungeordneten Fluctuationen entstammen. Eine Sohle aber hatte in ihrem hinteren Drittel, wahrscheinlich weil gerade im Todeskampfe, eben als die Gerinnung eintrat, die betreffenden Nerven noch einmal kräftig wirkten, die natürliche Anordnung gewahrt; es standen nämlich zwei halbkuglige Warzen, jede fast von der halben Breite der weissen Sohle, neben einander, sich in der Mitte berührend, in einer Querlinie, und kaum $\frac{1}{2}$ Cm. dahinter, was etwa dem natürlichen Wellenabstand dieses Thieres entspricht, fand sich noch ein ebensolches zweites Paar. Hier haben wir offenbar die stabilen Wellen, wie sie in gesteigerter Form durch maximalen Reiz hervorgerufen werden, fixirt vor uns und erkennen, dass jede Welle eigentlich aus zwei seitlichen Wellen besteht, die durch die Mitthätigkeit der gleichen Zwischenmuskelfasern zu einer verbunden werden. Was ich demnach aus Combination meiner anatomischen und experimentellen Erfahrungen über das Verhältniss zwischen der extensilen Muskulatur und ihren motorischen Nerven aufstellen zu dürfen glaube, ist dies: Die motorischen Nerven, welche aus dem Pedalganglienpaare entspringen, treten in Bündeln in zwei parallelen Längsreihen mit symmetrischer Anordnung,

d. h. so, dass in der Querlinie der stabilen Wellen sich je zwei Insertionspuncte gegenüberliegen, zu den locomotorischen Muskelfasern. Es bleibt dabei fraglich, ob etwa, was zwar mit SEMPER's Angaben in Einklang, aber wegen der zeitlichen Verzögerung der Action unwahrscheinlich (— ich habe oben gesagt, dass bei *Helix pomatia* die Wellen häufig gebogen sind, wobei die beiden Puncte in den parallelen Linien der Nerveninsertionen die vordersten sind —), einzelne Nervenfasern sich weiter in der Querlinie der stabilen Welle ausbreiten, oder ob die nicht innervirten Muskelfasern durch Contact mit den thätigen in Mitaction versetzt werden, oder ob, was wenigstens nicht unmöglich, an denselben Stellen Communicationen zwischen den Muskelfasern stattfinden. Die Nerven wirken so, dass immer ein symmetrisches Paar in dem gleichen Ruhe- oder Erregungszustande sich befindet; doch habe ich hiervon eine Ausnahme notirt, nämlich die, dass bei *Limax cinereoniger* die weisse Sohle in der einen Längslinie erhaben, in der anderen vertieft war, freilich im Ruhezustande, daher ich diesen Fall, da er möglicherweise auf die Wirkung der über den extensilen gelegenen gewöhnlichen Fasern zu beziehen ist, lieber von der Discussion ausschliesse. Ausser der Symmetrie der Ruhe und Wirksamkeit ist eine andere Regel an diesen Nerven zu verzeichnen. Bei *Helix* nämlich zeigen sich die Wellen nach allen meinen Beobachtungen, sobald sie zu spielen anfangen, über dem ganzen Fuss; *Limax* dagegen hat oft nur einen Theil der Sohle in Bewegung, das ist dann aber stets, wie zu erwarten, der vordere; niemals erscheint eine Welle an einem Theil der Sohle, wenn nicht die Wellenbewegung den ganzen davor gelegenen Sohlentheil überzieht; es wird beim allmäligen Uebergange des ganzen Thieres zum Kriechen immer der nächst hintere Sohlentheil in die Bewegung mit hereingeholt. Aehnlich erinnere ich mich, bei *Arion* das Schwanzende erst allmähig in die Action übergehen gesehen zu haben. Und da bei *Helix* auch das Schwanzende meistens anfangs mattere Wellen hat (vielleicht gar keine), und erst nach und nach die volle Thätigkeit bis zum hinteren Körperpole entfaltet, so wird man das Gesetz aufstellen dürfen, dass die symmetrischen Nervenpaare stets von vorn nach hinten zu nacheinander in Erregung versetzt werden. Es muss offenbar in den Pedalganglien ein sehr einfaches und regulär angelegtes Nervencentrum seinen Sitz haben, das nach besonderen constanten Regeln wirkt und daher vielleicht am leichtesten einen Einblick in die Ganglienverhältnisse gestattet, was durchzuarbeiten ich mir leider versparen muss. Dieses Centrum steht weiter mit einem anderen, das mit ihm in anatomischer Nachbarschaft in den Pedalganglien sich befindet, in nächstem

Connexe. Dieses zweite innervirt die Haut- und Retractormuskeln; und die Thätigkeit beider steht in einem solchen Wechselverhältnisse, dass sie zwar gleichzeitig einer gewissen Erregungsleistung fähig sind, dass aber eine erhöhte Erregung des einen jede Thätigkeit des anderen vollkommen ausschliesst; nur dieses Wechselverhältniss vermag, glaube ich, die Unterbrechungen der Wellen bei Belastung zum Zwecke der Schalenanziehung und das Zurückfallen der Schale während der locomotorischen Thätigkeit unter gleichen Umständen zu erklären.

Hier nehme ich die vier Gesetze, welche sich aus den Beobachtungen der Wellen auf Reize ergaben, und damit die Wellenerklärung wieder auf. Die Vorstellung, dass electricische Kräfte der Wellenthätigkeit zu Grunde liegen, drängt sich vielleicht zuerst am meisten auf. Dann wäre die Sohle mit einer galvanischen Batterie zu vergleichen aus so vielen Elementen, als stabile Wellen da sind; und wie der galvanische Strom gewisse Stoffe, die nach der Lösung, durch die er geht, wechseln, ausscheidet und zu dem einen Pole hinführt, so würde ein Gerinnungsstoff vom hinteren Pole zum vorderen geführt, von einer stabilen Welle zur anderen; da er hier in den entgegengesetzten Pol des nächsten Elements eintritt, so könnte er von der durch diesen Pol in entgegengesetztem Sinne veränderten Flüssigkeit, welche das Gerinnsel zu lösen sucht, wieder gelöst werden, der Process wiederholte sich in diesem Elemente, ebenso in allen folgenden. So nahe auch dieser Vergleich mit der galvanischen Batterie und dem durch sie erzeugten Stoffwechsel nach den Polen zu liegen und so sehr er noch durch KÜHNE's Versuch (das PORRET'sche Phänomen), wonach der Muskelinhalt beim Durchleiten eines electricischen Stromes zum negativen Pole fortgeführt wird, gestützt zu werden scheint, so muss er doch wohl ausgeschlossen werden auf Grund der Regel 2, der stabilen Welle nämlich; denn es kann doch keine Batterie gedacht werden, welche, wie etwa die DANIELL'sche, das ausgeschiedene Kupfer zum Kupferpole hinführt, gleichzeitig aber ein ebenfalls ausgeschiedenes Kupfer am Zinkpole festhält. Mögen nun auch, wie ja bei den chemischen Processen überall electricische Begleiterscheinungen auftreten, an der extensilen Muskulatur electricische Ströme nachweisbar sein, was ich nicht untersucht habe, so scheint mir doch jedenfalls die Electricität nicht als Ursache der Wellenbewegung angenommen werden zu dürfen. Ich verlasse daher die electricische Theorie und wende mich zur chemischen. Da bietet denn der vierte Punct den besten Anhalt. Unter welchen Combinationen die Coagulation auch auftritt, immer ist, der sichtbaren Erscheinung nach, das Quantum des Coagulums dasselbe; und wenn auf erhöhten Reiz eine bedeutendere Coagulation in den stabilen Wellen

stattfindet, so werden plötzlich die Gerinnungsmassen, welche hier gebraucht werden, den beweglichen Wellen entzogen, ohne dass ein sichtbarer Ausdruck des Wanderns der entzogenen Gerinnungstheile nach der stabilen Welle statthat. Da kann denn die Umlagerung schwerlich anders geschehn, als dadurch, dass am Nervenansatz die Lösungsfähigkeit des Serums abnimmt (daher die Gerinnung), dass sie aber in der übrigen Flüssigkeit um ebensoviel wächst, daher die Verschmälerung der beweglichen Wellen. Das führt mich aber bestimmt zu der Annahme, dass der Nervenreiz nicht unmittelbar auf das Myosin, sondern nur mittelbar, direct aber auf das Serum einwirkt und dessen Lösungsfähigkeit für Myosin herabsetzt. Und so finden ja überhaupt die meisten (vielleicht alle) Gerinnungsprocesse und Niederschläge ihre Erklärung nicht in einer plötzlichen Veränderung des niedergeschlagenen Salzes oder Gerinnsels als ursächlichem Momente, sondern in einer Veränderung (oder Abnahme) der Lösungsflüssigkeit. So würde denn eine plötzliche gleichzeitige Erregung der sämtlichen Nerveninsertionen an der locomotorischen Muskulatur das Serum in den Insertionspunkten soweit verändern, dass eine immer gleiche Coagulation eintrete. Dann würde zwischen dem Serum an den Insertionspunkten und den übrigen Theilen Diffusion stattfinden, das Coagulum würde überall hin fortschreiten und sich vertheilen, es entstände die Contraction einer gewöhnlichen Muskelfaser, welche so lange anhielte, als der Nervenreiz und die Serumsveränderung durch denselben. Nach deren Aufhören würde wieder völlige Lösung eintreten. Die Lösungsfähigkeit kann dabei in keinem Fall auf Null herabgedrückt werden; es kann also nicht in den beweglichen Wellen alles vorhandene Myosin geronnen sein, sonst könnte nicht an einem Punkte, der von dem Coagulum entfernt liegt, auf neuen Nervenreiz ein neues Gerinnsel folgen, wie bei Erschütterungen. Ebenso wenig wird man annehmen dürfen, dass bei der Ruhe in den locomotorischen Fasern das Maximum von Myosin gelöst und dass das Serum nicht noch eine grössere Menge aufzunehmen im Stande wäre, wie denn wohl im Körper unter normalen Verhältnissen nirgends solche gesättigte Lösungen, weder von Salzen, noch von organischen Substanzen, sich finden (abgesehen von den Fällen, die zu einem bleibenden Niederschlage führen). — Wenn denn so die Gerinnung des Myosins von einer Serumsveränderung herzuleiten sein dürfte, so muss weiter die Erklärung des Fortschreitens des Gerinnsels von hinten nach vorn gegeben werden. Die finde ich in der fortschreitenden Auslösung der Nervenreize von vorn nach hinten, wie ich sie oben beschrieben habe. Es möge da der vorderste Nerv erregt werden, also die erste stabile Welle, die erste Coagulationsquerlinie ent-

stehn, es möge also während der Erregungsdauer die Lösungsfähigkeit des Serums an dieser Stelle fortwährend herabgedrückt werden; da wird diese Herabdrückung ein während derselben Zeit sich allseitig vergrösserndes Gerinnsel hervorrufen, es wird sich also nach vorn, wie nach hinten auszubreiten suchen. Am hinteren Rande aber muss zwischen dem veränderten Serum und dem unveränderten Muskelinhalt eine ununterbrochene Diffusion stattfinden, und da hier eine unbeschränkte Menge des letzteren angrenzt, nämlich der ganze Muskelinhalt bis zur Schwanzspitze, so wird das veränderte Serum sehr bald von diesem aufgenommen und absorbirt werden, so dass also sogleich wieder der gewöhnliche Muskelinhalt hinten an das Coagulum stösst und es wieder löst, die Ausbreitung des Gerinnsels also nur noch vorn statthaben kann. Wird darauf der zweite Nerv erregt und die zweite stabile Welle erzeugt, so wird wieder an deren Ort das Serum verändert und eine Gerinnung bewirkt; diese wird hinten wieder gelöst. Das Coagulum kann nur an dem Vorderrande fortschreiten. Da bleibt nur die Schwierigkeit, dass jetzt die Lösung am Hinterrande des ersten Coagulums nicht sistirt wird, sondern fortschreitet. Der kann man wohl durch die Annahme begegnen, dass der Nervenreiz, wenn er bei der Veränderung gewisse Serumsbestandtheile an sich zieht, diese aus dem übrigen entzieht und es dadurch wieder lösungsfähiger macht. Noch einfacher aber scheint mir die Expansion des Coagulums zur Erklärung der fortdauernden Lösung am Hinterrande der ersten Welle benutzt werden zu können; denn wenn das zweite Coagulum, die zweite stabile Welle auftritt, so treibt es die davor befindliche Flüssigkeit kräftig nach vorn, ihr Druck auf die erste Welle ist mit gesteigerter Lösung verbunden, wie etwa ein Stück Zucker von einem kräftig dagegen getriebenen Wasserstrahle schneller gelöst wird, als wenn es im Wasser ruht. Ist aber durch diese Theorie, die freilich, wie sie nur von allgemeinen Anschauungen und nicht von den einzelnen erwiesenen chemischen Veränderungen des Muskelinhalts ausgeht, so auch immer nur als eine allgemeine Umschreibung der wahren Vorgänge angesehen werden kann, das stetige Fortschreiten der vordersten Wellen bis zu einiger Durchsichtigkeit verständlich geworden, so folgt ein gleiches ohne weiteres für die übrigen Wellen der Sohle. Also die regelmässige Aufeinanderfolge der Reizauslösungen in den locomotorischen Nerven halte ich für die Ursache, dass die Gerinnungswelle in der sonst gleichen Muskelfaser nicht zur gewöhnlichen Contractions-welle wird, sondern eben zu der locomotorischen der Sohle.

Bevor ich diesen Abschnitt, das Verhältniss von Nerv und Muskel verlasse, will ich nur noch auf einen Punct hinweisen. Die kleinen In-

dividuen von *Helix pomatia* haben blos 8—9 Wellen, während den grossen 40 oder 44 zukommen. Die Wellenzahl ist bei demselben Thiere constant und richtet sich nach den Nerveninsertionen, also muss noch während des Wachstums eine weitere Ausbildung des Nervenmuskellapparates am Schwanzende stattfinden. Damit stimmt überein, dass die Wellendistanzen bei Schnecken mit 9 oder 40 Wellen am Hinterende geringer ist als vorn und in der Mitte, daher im Schwanze aus dem letzten Nerven, welcher ja die ganze extensile Muskulatur hinter der Schale mit motorischen Zweigen versorgt, neue Aeste und Insertionen sich bilden, welche erst bei längerer Muskelthätigkeit, resp. -ausdehnung, sowie beim Wachstume zu der gewöhnlichen Wellendistanz auseinandertreten. Wir erhalten also das vielleicht nicht uninteressante Resultat, dass das Hinterende der Schneckensohle, wie es bei der Locomotion durch das ganze Leben das indifferenteste bleibt, so auch erst sehr spät im Leben zu der Vollendungsstufe des Vorderkörpers histologisch differenzirt wird.

c. Das Verhalten der locomotorischen Muskulatur in der Ruhe und nach dem Tode. *Limax cinereoniger*, deren locomotorische Muskulatur am besten localisirt ist und dem Auge des Beobachters am klarsten daliegt, lässt erkennen, dass die Fasern in der Ruhe nur wenig elastisch sind, und in hohem Maasse erschlaffen, wohl mehr als die contractilen Elemente. Der Inhalt der extensilen Fasern scheint ein besonders flüssiger zu sein, daher die weisse Sohle ohne weitere Regelmässigkeit einsinkt. Die Länge der Fasern im Ruhezustand muss, wie man unmittelbar zu schliessen hat, geringer sein als bei der Thätigkeit, doch fragt es sich: in welchem Verhältnisse? Bei *Helix* kann man das, da die extensile Muskulatur am innigsten mit der gewöhnlichen verwebt ist, kaum entscheiden. Auch wird die Untersuchung dieser Verkürzung erschwert durch die Annahme, welche mir aus der enormen Sohlenverbreiterung bei Belastung zu folgen schien, dass nämlich eine Verschiebung der Längsfasern zwischen einander durch die Wirkung der contractilen Elemente erreicht werden könnte. Eine derartige Verschiebung wird viel weniger anzunehmen sein bei den Geschlechtern *Arion* und *Limax*, da bei ihnen die Fasern vielmehr zu regelrechten Muskeln zusammengefasst sind, als bei *Helix*. Reizt man ein solches Thier durch Berührung, wobei die extensile Muskulatur ruht und die contractile thätig ist, so werden meist die seitlichen Sohlentheile einfach verkürzt mit glatter Oberfläche, die Mittelsohle dagegen legt sich in Querfalten und wird stark wellenförmig; die Vertiefungen entsprechen bei *Limax cinereoniger* den weissen Streifen in der schwarzen Sohle (Fig. 2), nämlich den Quermuskelzügen.

Wie diese Versuche darthun, ist die Verkürzung der Längsmuskeln in der Ruhe durchaus nicht proportional der Verkürzung der contractilen Fasern bei Thätigkeit, sondern viel kleiner, daher sie deren weitere Verkürzung zu Faltenverlauf zwingt. Dasselbe Resultat liefert das Zerschneiden eines lebenden *Limax cinereoniger*. Trennt man das Thier durch einen senkrechten Querschnitt in eine vordere und eine hintere Hälfte, so bleibt im Allgemeinen die Leibesmuskulatur rings in einer Fläche, eben der Schnittfläche, die weisse Sohle springt jedoch um einige Millimeter vor, eben weil im Reiz die contractilen Fasern sich stärker verkürzen, als die locomotorischen in Ruhe. Aehnlich ist es, wenn man die Sohle durch einen horizontalen Schnitt von vorn an vom Körper abtrennt. Je weiter der Schnitt vordringt, um so mehr, wenn auch nicht eben bedeutend, überragt die Sohle vorn den übrigen Körper. So lange sie mit dem Körper vereinigt war, unterlag bei dem starken Reize die Längsmuskulatur der Verkürzung der gesammten Hautmuskulatur, nach der Trennung aber nur noch der in der Sohle, welche nun die Längsmuskulatur nicht mehr auf solcher Kürze zusammenzuhalten vermag. Ergeben so diese verschiedenen Experimente, dass der Längenunterschied der extensilen Fasern bei Thätigkeit und Ruhe viel geringer ist als der der contractilen bei Ruhe und Thätigkeit, so wird man doch schwerlich daraus auf eine geringere Kraft des activen Principes, der Eiweisscoagulation, im ersteren Falle schliessen dürfen; eine solche Folgerung wird vielmehr hinfällig theils wegen der verschiedenen Anordnung beim Gerinnungsprocesse, worauf ich hier nicht wieder eingehe, theils und hauptsächlich, weil bei den contractilen Fasern immer die gesammte Gerinnungsmasse gleichzeitig oder doch in geringen Intervallen zur Verwendung kommt, bei der extensilen aber nur ein Bruchtheil, der aus dem Verhältnisse der Wellenbreite zur Wellendistanz sich ergibt. Im Allgemeinen werde ich daher, glaube ich, das Richtige treffen, wenn ich die Volumzunahme, die ein Muskel durch die Gerinnung seines Myosins erfährt, bei den extensilen und bei den contractilen Fasern gleichsetze. Dass aber die extensilen Fasern durch Gerinnung ihres Inhalts eine wesentliche Volumszunahme erfahren, geht wie aus der Thätigkeit, so nicht weniger aus der Todtenstarre hervor¹⁾. Bei *Helix* ist der Nachweis der Verlängerung

1) Hier weise ich auf einen Punct in der Physiologie der Landschnecken hin, welcher bis jetzt, wie mir scheint, noch immer falsch beurtheilt wird, auf die Wasseraufnahme nämlich. Man citirt noch immer GEGENBAUR's Angabe, das Wasser finde durch den Mund und Darm seinen Weg in den Körper. Es lässt sich wohl kaum bestreiten, dass dies ein Modus der Wassereinfuhr ist; jedenfalls aber bleibt er der seltene und kann auch kaum dazu dienen, das rasche Aufquellen der

nach dem Tode wiederum am wenigsten scharf, wegen der Faserverflechtung. Zunächst muss festgestellt werden, dass an gehärteten Sohlen die Retractormuskulatur nach Möglichkeit sich contrahirt hat. Das sieht man sehr deutlich am Sohlenrelief. Dieses hat nämlich eine Menge von Furchen, welche durchaus den contractilen Muskeln entsprechen, nämlich erstens Querfurchen, vorn weniger häufig und mehr auf den Rand beschränkt, nach hinten immer regelmässiger und quer über die Sohle ziehend, und zweitens Furchen, die mit den anatomischen

Schnecken in feuchter Umgebung zu erklären; noch weniger beleuchtet er das Anschwellen des Leibes beim Absperren unter Wasser, welches ja im Erstickungstode die beste Entfaltung der Organe zur Section ergibt. Ich glaube ganz bestimmt, dass das Wasser in diesem Falle durch die Haut aufgenommen wird. Die Thiere suchen aus dem Wasser zu entkommen und wenden mit aller Macht ihre locomotorische Muskulatur an; indem sie sich dabei stark strecken und mit Anstrengung gegen die Decke des Gefässes sich stemmen, sind sie nicht im Stande, ihre contractile Muskulatur gleichzeitig anzuspannen. Daher erschlafft die Haut, und da diese durch die Verlängerung ausgedehnt ist, so müssen alle ihre Poren weit offen stehen, wie denn die Drüsen und ihre Entleerung nicht von einer besonderen Muskulatur, sondern allein von der der gesamten Haut abhängig sind, was ich früher schon zeigte (l. c.). Hier kommt nun das endosmotische Aequivalent des Bindegewebes hinzu, um Wasser einzuziehen. Dieses Gewebe saugt nämlich mit Begierde Wasser ein, wie folgender Versuch lehrt: Wenn man die Sohle von Arion in drei Längstheile spaltet und sie in's Wasser wirft, so bleibt nur der mittlere Theil mit den starken Längsmuskelpolstern ungefähr in seiner Lage, die seitlichen Theile hingegen rollen sich spiralg ein, offenbar in Folge von Wasseraufnahme und Anschwellung des Bindegewebes, welche eine solche Volumszunahme bewirken, dass die Länge des seitlichen Hautrandes nicht mehr zureicht; im mittleren Theile halten die Muskelpolster gewissermassen als zwei Längsstäbe die Form im Ganzen aufrecht. So wie hier, wird nun das Bindegewebe auch im Leben Wasser einsaugen, sobald die Haut beim Kriechen erschlafft und gedehnt wird. Dass die contractile Hautmuskulatur durch ihre Thätigkeit das Wasser entfernt, erkennt man, wenn man an einer aufgequollenen Schnecke einen Hautschnitt macht, worauf sofort unter heftiger Muskelcontraction eine ansehnliche Wassermenge ausfliesst. Wischt man aber eine aufgequollene Schnecke an irgend einer Stelle trocken, wodurch man zugleich zur Contraction reizt, so sieht man das Wasser in kleinen Tropfen dicht nebeneinander hervorquellen (ob auch an der Sohle, habe ich nicht in Erinnerung). Die Tröpfchen vereinigen sich bald und bilden wieder eine gleichmässige Flüssigkeitsschicht. Ich zweifle nicht, dass die Tröpfchen aus den Drüsenöffnungen hervorkommen. Haben wir aber so den Weg gefunden, auf welchem das Wasser den Körper verlässt, so haben wir damit auch wohl ebensogut den Weg, auf welchem es eindringt. Der Vorgang wäre also der, dass die locomotorische Muskulatur die Haut verlängert und dass nun das Bindegewebe die berührende Flüssigkeit aufsaugt. Derselbe Modus wird aber, da er ohne alle besondere Thätigkeit nebenbei mit besorgt wird und da die Schnecken bei feuchter Umgebung niemals wasserarm gefunden werden (was bei willkürlicher Wasseraufnahme wahrscheinlich wäre), ebenso wie beim Experiment, auch im Leben vor sich gehen.

Befunden der Retractorvertheilung [harmoniren. Das sind Furchen, welche ungefähr bestehen aus zwei Systemen von zahlreichen concentrischen Kreisabschnitten. Die Systeme liegen symmetrisch zu einander und ihre Mittelpunkte fallen in den Vorderkörper. Diese Furchen entsprechen offenbar dem vorn sich kreuzenden Bogenverlaufe der Retractorelemente (s. o.) und deren weiterer Vertheilung in der Sohle. Die Furchen zeigen zudem, dass die meisten Querbündel namentlich auf die Hautmuskulatur zu beziehen sind. Trägt nun so das Todtenbild der Helixsohle die deutlichsten Spuren von Contraction der gewöhnlichen Muskulatur, so kann schon aus dem Fehlen der Furchen in der Richtung der extensilen Fasern geschlossen werden, dass sich diese Fasern wenigstens nicht verkürzt haben. Dass sie sich aber im Gegentheil verlängern, glaube ich folgern zu müssen aus der starken Convexität gehärteter Sohlen, die flach abgeschnitten waren. Die Krümmung ist durchaus stärker, als sie aus allen Combinationen, die ich unter den contractilen Fasern aufsuchte, folgen kann und darf wohl nur erklärt werden aus der Verlängerung der nahe unter der Haut eingelagerten locomotorischen Muskulatur. Eine solche Verlängerung nach dem Tode während der Starre zeigt bei Helix auch folgender Versuch. Wenn man an der abgeschnittenen starren Sohle vorn auf einer Seite das Epithel und die damit verbundenen contractilen Hautmuskelfasern abtrennt, so biegt sich die Sohle nach der Gegenseite, indem sie sich auf der, wo das hindernde Epithel fehlt, ausdehnt.

Leichter als bei Helix lässt sich die Verlängerung der locomotorischen Muskulatur nach dem Tode bei den nackten Schnecken nachweisen. Hierbei muss man jedoch einige Vorsicht anwenden in der Unterscheidung, ob man es mit wirklich starren Fasern zu thun hat. Bei Helix erstarrt die Sohle gleich beim Abschneiden, und sie bleibt starr, wenn man sie nicht zu spät in erhärtende Flüssigkeiten bringt. Bei Arion sieht man meist zunächst nach dem Lostrennen der Sohle Starre eintreten, wobei die Sohle sich ein wenig, etwa um 4 Cm., verlängert, was auf den Wegfall der Contraction der oberen Körperhaut zu setzen. Nach einiger Zeit, manchmal erst nach zwei Stunden, beginnen dann in der locomotorischen Muskulatur sehr auffällige unregelmässige Fluctuationen, und wenn diese allmählig aufhören und man die Sohle erhärtet, so erfolgt nachträglich noch eine bedeutende Verlängerung mit Biegung. Leider gelang es mir nicht (allerdings nur unter Anwendung von Zink- und Kupferblech), eine geordnete Wellenbewegung wieder hervorzurufen, doch bezweifle ich, dass eine solche überhaupt leicht erreicht werden kann, deshalb weil ich die eigenthümliche Action der locomotorischen Fasern im Wesentlichen auf die Folge und Anordnung

der Nervenreize schieben zu müssen glaube, die man beim Experiment gewiss nach Möglichkeit wiedergeben müsste. Ich will überhaupt nicht unterlassen, darauf hinzuweisen, dass für die Vermuthung, die locomotorische Muskulatur müsse sich in der Todtenstarre verlängern, bedeutende Bedenken entstehen aus der Unregelmässigkeit der Fluctuationen bei den ungeordneten Reizen nach dem Tode. Wenn da das Myosin einer Faser bald hier, bald dort zu gerinnen anfängt, so folgt durchaus nicht die Verlängerung der Faser, die im Leben auf die regelmässigen Wellen sich gründet, sondern es könnte jetzt die Volumszunahme ebenso wie bei den gewöhnlichen Fasern in Verkürzung sich äussern. Gleichwohl wird man zugeben müssen, dass die letztere Möglichkeit deshalb wenig für sich hat, weil vermuthlich die Sarcolemmspannung und andere Umstände allmählig eine auf Verlängerung abzielende geworden ist, oder weil, möchte ich sagen, alle Factoren, welche die Form der activen Muskelfaser mit beeinflussen, durch Gewöhnung während des Lebens darauf eingestellt sind, durch Gerinnung namentlich in der Längsrichtung das Volum sich vermehren zu lassen. Diese Wirkung, die Verlängerung nach dem Tode, wird natürlich um so bedeutender sein, je mehr die Gerinnungsfolge sich dem Vorgange im Leben nähert. Das zeigt *Limax agrestis*, wo beim schnellen Lostrennen der Sohle eine regelmässige Wellenbewegung eintrat. Schneidet man einem lebenden (contrahirten) Thiere die Sohle ab, so verlängert sie sich plötzlich, wobei sie sich spiralig einrollt, die Fussfläche mit der locomotorischen Muskulatur nach aussen wendend. Der Versuch gelingt um so besser, je schneller der Schnitt. Rollt man die Sohle vorsichtig auf, ohne irgendwie zu dehnen, so erhält man reichlich die anderthalbfache Länge des übrigen Körpers, der, durch Berührung gereizt, durch Hautcontractionen sich noch zu verkürzen sucht. Lässt man die Sohle wieder los, so erfolgt abermalige Einrollung unter Wellenbewegung. Die Sohle hat die Kraft, frei in der Luft an einem Ende gehalten, sich halb einzurollen, also das Gewicht zum Theile zu überwinden. Natürlich sind diese Versuche in der Luft angestellt, so dass eine Verwechslung mit jener Einrollung der seitlichen Sohlentheile von *Arion* im Wasser (s. die letzte Anm.) ausgeschlossen bleibt. Im Allgemeinen ergeben die sämmtlichen Sohlen von *Helix* und den Nacktschnecken, von den letzteren namentlich, wenn man die Theile, die der locomotorischen Fasern entbehren, lostrennt, in der Starre eine ziemlich bedeutende Verlängerung, jedesmal mit einer spiraligen Einrollung verbunden. Die Einrollung ist aber lediglich auf die Verlängerung zu schieben, denn sie erfolgt zunächst vorn, wo ja im Leben die Verlängerung zum Ausdruck kommt. Freilich sind solche Sohlen aus Spiritus oder ande-

ren erhärtenden Flüssigkeiten weniger lang, als im ausgestreckten Zustande während des Lebens, ein Umstand, den gewiss die Wasserentziehung bedingt. Härtet man ganze Thiere, so bleibt meist die Sohle vollkommen gerade, jedenfalls aber nicht unerheblich länger als bei der höchsten Contraction während des Lebens auf Berührungsreize, wo ja die locomotorische Muskulatur ruht. Es kommt auch vor, dass bei gehärteten Thieren die locomotorische Muskulatur, da ihre Verlängerung oben in der contrahirten Haut einen zu heftigen Widerstand findet, sich nach unten einrollt oder doch stark verbiegt, wie ich solches an einem *Limax agrestis* sah. Und so ist denn das wesentliche Resultat dieses Abschnittes, dass die extensile Muskulatur in der Starre sich ebenso verhält, wie im Leben während der Thätigkeit, dass sie sich verlängert.

d. Messungen und Berechnungen. Gern hätte ich die Leistungsfähigkeit der locomotorischen Muskulatur durch ähnliche Arbeitswerthe ausgedrückt, wie es die Physiologen bei den Muskeln der Wirbelthiere gethan haben. Doch habe ich wenig erreicht; denn ein solcher Versuch scheitert vor der Hand an der Untrennbarkeit der betreffenden Muskulatur von den übrigen Fasern, — an der Eigenthümlichkeit des Processes selbst, der keinen Lastenhub, sondern im Wesentlichen eine innere Gestaltveränderung, die Verlängerung in bestimmter Richtung bezweckt, — an der Unmöglichkeit, andere Reize, als die natürlichen der Innervation wirken zu lassen, — an der negativen Wirkung des Tetanus (wie ja jede neue Reizung bei Belastung, jede Erschütterung eine Unterbrechung und eine Umlagerung der einen Gerinnselhälfte zur stabilen, also nicht weiter verlängernden Welle wenigstens für einige Zeit zur Folge hat), — endlich an der Besonderheit der Wirkung, welche bei Belastung nicht nur den Lastenhub zu leisten, sondern namentlich durch Druck auf die Unterlage die Adhäsion zu erhöhen hat.

Um indess einigermaßen einen bestimmten Ausdruck für die mechanische Arbeit der Muskeleinheit zu gewinnen, suchte ich die Arbeitsgrösse zu berechnen, welche ein Reiz eines einzelnen Nerven auf ein Muskelgebiet verursacht, und zwar unter gewöhnlichen Umständen und bei Belastung, und wie sich dabei die Leistung der einzelnen Muskelfaser stellt. Es ist also zunächst die Häufigkeit der Reize während der Thätigkeit der extensilen Fasern zu suchen. Da fragt es sich, ob überhaupt von einer Wiederholung des Reizes gesprochen werden darf, oder ob nicht vielmehr der Nerv während der Dauer der Action in einen gleichmässig anhaltenden Reizungszustand, wie er sich in der stabilen Welle äussert, versetzt wird, einen Zustand, der nur durch neue von

aussen herantretende Reize temporär verstärkt werden könnte, um dann wieder auf den normalen Reizzustand zurückzusinken; dieser würde verschwinden mit dem Willen des Thieres zu kriechen oder mit einer sehr ausgesprochenen Richtung des Nervencentrums auf den Retractor. Da indess bei vielen Schnecken die stabile Welle, die ich immer bei *Helix pomatia* sah, von mir nicht bemerkt wurde, da der erste Nervenreiz bei Beginn der Action gleich eine volle Welle erzeugt und da ein neuer Reiz während des Kriechens eine ziemlich starke Welle hervorbringt, die dann verschwindet, so glaube ich entsprechend den allgemeinen Gesetzen der locomotorischen Nerven, dass die Nervenreize sich regelmässig wiederholen so oft, als eine Welle von einem Innervierungspunct zum andern fortschreitet, dass aber jede Welle jedesmal, wenn sie einen solchen Punct passirt, einen neuen Reiz erhält. Dann wäre die stabile Welle nicht als der volle Reizzustand, sondern nur als ein Ausklingen desselben zu deuten. Nimmt man dies an, so wird die Wiederholung des Reizes in einer Minute durch die Rubrik *F* der Tabelle gegeben. Danach folgen sich im Allgemeinen die Reize schneller bei kleineren Thieren derselben Art oder desselben Geschlechts, was vielleicht eine gleiche Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Reizes in den Nerven bei den Schnecken anzeigt. Bei Belastung wird im Allgemeinen, wenn man sich an *Helix pomatia* bei 50 Gr. angehängten Gewichtes hält, der Reiz durchaus nicht beschleunigt, sondern er bleibt eher auf einer niederen Mittelzahl stehen, und dies stimmt wieder mit dem obigen Gesetze, dass die grösste Leistung nicht der höchsten, sondern einer mittleren Wellengeschwindigkeit zukommt.

Die Pausen zwischen den einzelnen Reizen sind, wenn man an die Muskeltöne der Wirbelthiere und die sie bedingende Häufigkeit der Reize denkt, enorm zu nennen, sie betragen ungefähr $4\text{--}4\frac{1}{2}$ Secunde.

Die Fortpflanzungsgeschwindigkeit des Nervenreizes fällt natürlich zusammen mit den Zahlen der Rubrik *B*, mit der Wellengeschwindigkeit; doch möchte ich eigentlich hier gar nicht von einer solchen Reizfortpflanzung reden, da ich die Wellenbewegung vielmehr aus der Anordnung localer, fester, die Lösungsfähigkeit des Serums herabsetzender Reize zu erklären suchte.

Die Leistungsgrösse der zu einem Innervierungsgebiete gehörenden Muskulatur auf einen Reiz hin wird, wenn man 10 als Durchschnittszahl der bei *Helix pomatia* gleichzeitig die Sohle bedeckenden Wellen ansieht, ausgedrückt durch die Formel $\frac{E}{10 F}$. Deren Werth ist bei *Helix pomatia* Nr. 3 von 2,45 Gr. Körpergewicht 0,00029, bei Nr. 12 von 13,6 Gr. 0,00184, und bei Nr. 23 von 18,6 Gr. 0,00158 Grammometer;

bei erhöhtem Reiz, bei Belastung aber, wird er ungleich höher, z. B. bei *Helix pomatia* Nr. 46 von 46,2 Gr. und 50 Gr. Belastung 0,00627 Grammometer. Diese Leistungswerthe lassen sich schwer mit denen der Wirbelthiermuskeln vergleichen. Will man eine Parallele suchen, so hat man etwa von der Thatsache auszugehen, dass ein Cubikcm. quergestreiften Froschmuskels einige Tausend Grammometer zu leisten vermag. Beim Vergleiche stösst man sofort wieder auf die Schwierigkeit, den Cubikinhalt der locomotorischen Muskulatur zu berechnen, theils wegen der Durchflechtung mit anderen Fasern, theils wegen der ungleichen Länge des Fusses bei der Action. Man wird vielleicht nicht ganz fehlgreifen, wenn man den Raum der locomotorischen Fasern auf einem Querschnitte nach Augenmaass auf den zwanzigsten Theil der ganzen Schnittfläche schätzt. Nimmt man dann ferner die Wellendistanz bei *Helix pomatia* auf 0,75 Centimeter an und den Querdurchschnitt der Sohle auf 4—2 □Cm., so hätte man, um die Reduction der Leistung auf einen Cubikcm. vorzunehmen, die obigen Leistungswerthe ungefähr zu verzwanzigfachen, wobei man immer noch sehr geringe Werthe gegen die Leistung des Frosches erhielte. Eine etwas zutreffendere Reduction auf ein einheitliches Maass erhält man wohl, wenn man die Leistung der einzelnen Muskelfaser sucht. Zu dem Zwecke schnitt ich den gehärteten Fuss von *Helix pomatia* in zwei Längshälften und legte nun Querschnitte an, in denen ich die Muskelfasern zählte. Da erhielt ich denn bei einem ausgewachsenen Thiere im horizontalen Längsschnitte bei einer Zählung 300, bei einer anderen 340 Längsfasern, im verticalen Längsschnitte aus der Fusslängsmitte einmal 100, dann 145, in einem gleichen aus dem Schwanzende einmal 180, dann 187 Längsfasern. Im letzteren Falle sind aber die oberen Längsfasern, die ja zum Retractor gehören (s. o.), mitgezählt, daher ich als Durchschnittszahlen für die Längsfasern in der Breite 300 oder in der ganzen Sohle 600 und in der Höhe 100 annehme, was dann die Gesamtsumme von 60000 locomotorischen Fasern ergibt. Verticale Querschnitte bestätigen, dass alle Lücken dicht von Längsmuskelbündeln erfüllt sind, deren jedes wohl aus 30 bis 40 Fasern besteht, so dass jene Summe kaum zu hoch gegriffen sein dürfte. Dividirt man demnach die obigen Leistungswerthe durch 60000, so erhält man als Maximalleistung einer locomotorischen Muskelfaser von 7,5 Mm. Länge auf einen Nervenreiz 0,00000026 Grammometer.

Ich unterlasse es, mich weiter in solchen Zahlen zu verlieren, die wohl im Allgemeinen dienen können, im Vergleiche mit anderen Daten die Anschaulichkeit zu erhöhen, bei weiterer Detaillirung aber gewiss als Spielerei erscheinen würden. Mehr Gewicht wäre wohl noch auf

sie zu legen, wenn wir erst die Leistungsfähigkeit der gewöhnlichen contractilen Schneckenmuskulatur kennen, eine Arbeit, die wohl nicht zu schwierig und den Physiologen sehr an's Herz zu legen wäre. Wenn wir auch annehmen dürfen, dass die Leistung der contractilen Schneckenmuskulatur geringer ist, als bei einem Wirbelthier, so möchte sie doch dieser nicht allzusehr nachstehen, wie man sieht an dem momentanen Zurückschnellen der Fühler oder an der Gewalt, mit der der Körper ins Haus gezogen wird, wenn man ihn aussen festzuhalten sucht.

Wohl auf keinen Fall wird anzunehmen sein, dass der chemische Vorgang bei der contractilen und bei der extensilen Muskulatur ein essentiell verschiedener sei; denn der Unterschied der Thätigkeiten beider beruht lediglich in der Anordnung und Folge der Nervenreize. Diese Verschiedenheit aber in der Auslösung des chemischen Processes bewirkt einen ungleich niederen Ausdruck der mechanischen Leistung bei der extensilen Faser als bei der contractilen. Als möglich und wahrscheinlich darf es wohl angesehen werden, dass das Deficit an mechanischer Leistung ein Aequivalent an innerer Wärme oder Electricitätsentwicklung habe, ein Umstand, der wohl zu erwägen ist, von dem ich aber bekennen muss, dass mein Augenmerk nicht darauf gerichtet war.

III. Zusammengefasste Ergebnisse.

Unter der willkürlichen Muskulatur der Schnecken verstehe ich den Hautmuskelschlauch mit den davon abgelösten Strängen. Die letzteren sind bei den Heliciden namentlich der *Musculus columellaris* mit den Fühlermuskeln. Die Wirkungsweise der Hautmuskulatur wird etwa zwischen der der glatten und der quergestreiften Fasern der Wirbelthiere die Mitte halten und mit ihr dem Wesen nach gleich sein, sie steigert sich in den anatomisch differenzirten Theilen, im Retractor, wo auch die Histologie die grösste Annäherung zur Querstreifung nachweist; und ich zweifle, dass die Leistungsfähigkeit etwa des Ommatophorenretractors der der Froschmuskulatur erheblich nachsteht. Von dieser Muskulatur, welche durch Contraction wirkt, ist eine andere vollständig zu trennen, deren Fasern sich in der Thätigkeit verlängern. Ich stelle diese letztere als extensile der ersteren oder contractilen entgegen. Die extensile Muskulatur besorgt die Locomotion, die contractile die Lageveränderung der einzelnen Körpertheile gegen einander. Die Elemente der extensilen oder locomotorischen Muskulatur sind Längsmuskelfasern in der Sohle; bei *Helix* ziehen sie in der ganzen Fussbreite, nur hinten ein wenig mehr vom Rande frei-

lassend, zwischen den übrigen Muskelfasern hin, nahe dem unteren Epithel; bei Arion und Limax sind die Längsfasern auf das mittlere Drittel der Sohle beschränkt, bei Arion bilden sie zwei parallele starke Muskeln durch die ganze Sohlendicke, wo die übrigen Fasern zurücktreten; zwischen den Muskeln verlaufen weitere locomotorische Fasern in dünnerer Schicht unter der Fussdrüse; bei Limax liegt die locomotorische Muskulatur in der Mittelsohle als dünne Schicht unmittelbar zwischen dem Epithel und dem Hauptblutsinus der Sohle. Die contractile Muskulatur bildet in der Körperbedeckung Netze von allen möglichen Faserrichtungen, von da aus gehen auf die Sohle namentlich Querfaserzüge über, die nach hinten an Stärke zunehmen. Ausserdem verlaufen in der Sohle rechtwinklig sich kreuzende, zahlreiche schräge Fasern nach rechts und links, so dass auf Horizontalschnitten bei einiger Regelmässigkeit das Bild des Rohrgeflechtes aus einem Stuhle zum Vorschein kommt. Diese Schrägfasern stammen bei Helix in der vorderen Sohlenhälfte wohl fast alle vom Retractor. Dessen Bündel strahlen so in die Sohle aus, dass die vorderen Fasern sich bogenförmig kreuzen, die hinteren in die schräg- bogenförmige und quere Richtung übergehen. Dazu kommen in der Helixsohle feine senkrechte Fasern, welche theils aus dem Retractor stammen, theils (in den hinteren Theilen) von der oberen Haut, und welche sich in dem mehrschichtigen Cylinderepithel der Sohle verlieren, endlich noch Muskeln, die bogenförmig von einer Hautpapille zur andern ziehen. Eine besondere Muskelschicht zeichnet die Fussdrüse aus, die oben eine dünne Wand hat, unten aber eine dicke, weissliche, mit sehr tiefen Einbuchtungen. Ueber der Drüse liegt als Dach eine mässige Schicht querer Muskelfasern, unter ihr bäumen sich die locomotorischen Längsfasern fast senkrecht in die Wülste zwischen den Einbuchtungen auf. Endlich ist noch eine Längsmuskulatur zu erwähnen, aus der oberen Hälfte der hinteren Theile des Helixfusses. Diese kommt von der Spindel und ist contractil; wie der Retractor den Vorderkörper, so nähert sie das Schwanzende der Spindel, wirkt also beim Bergen des Körpers in der Schale mit.

Die Innervirung dieser Muskulatur ist folgende: Die contractilen Bündel erhalten ihre Nerven wohl alle oder zum grossen Theile aus den Pedalganglien, mit einem Verlaufe der Nerven, wie ihn gerade die anatomische Lage der Muskeln setzt. Ausser dem Centrum für diese Nerven müssen die Pedalganglien noch ein anderes enthalten für die locomotorische Muskulatur. Deren Nerven laufen paarweise symmetrisch in zwei parallelen Längsreihen zur Sohle, hier in regelmässigen Abständen (von etwa 7,5 Mm. bei *Helix pomatia*) zu den Muskeln tre-

tend. Die Nerven des ersten Centrums wirken auf die Muskelfasern nach den über die motorischen Nerven bekannten Gesetzen und erzeugen die Contraction, wie bei anderen Thieren. Anders die Nerven des locomotorischen Centrums. Hier wird stets das erste Paar zuerst in Erregung versetzt und darauf fortschreitend nach hinten die übrigen. Beide motorischen Nervencentra stehen in der Wechselbeziehung, dass sie zwar unter gewöhnlichen Lebensbedingungen gleichzeitig wirken, dass sie aber eine hohe Arbeit (bei starker Belastung des Thieres) nur abwechselnd zu leisten vermögen.

Die Erregung eines motorischen Nerven hat zur Folge die Verminderung der Lösungsfähigkeit des Muskelserums für Myosin, daher am Insertionspuncte in dem sonst vollkommen durchsichtigen und flüssigen Muskelinhalt ein Gerinnsel entsteht, welches je nach dem Einfall des Lichtes bei *Limax cinereoniger* nach vorn oder hinten einen Schatten wirft. Die Myosingerinnung ist, wie längst feststeht, mit einer Expansion verbunden. Diese Expansion und Gerinnung äussert sich bei den contractilen Fasern durch Volumszunahme und Verkürzung, bei den extensilen durch Verlängerung. Die Verlängerung hat ihren Grund in der Anordnung der Reizauslösung der Nerven. Wenn deren vorderstes Paar am Insertionspuncte die Lösungsfähigkeit des Serums auf ein bestimmtes Maass herabsetzt, so entsteht ein Gerinnsel. Das veränderte Serum vermischt sich am Hinterrande durch Diffusion mit dem unveränderten, daher das Gerinnsel von diesem Rande her wieder gelöst wird. Tritt nun das zweite Nervenpaar in den Reizzustand, so setzt es an seinem Insertionspuncte ebenfalls die Lösungsfähigkeit herab, und es entsteht ein Gerinnsel. Dieses wird an seinem Hinterrand ganz wie das erste gelöst. Nun zeigt aber ein Experiment, dass die Herabsetzung der Lösungsfähigkeit eine ganz constante ist. Wenn man nämlich eine bei Belastung kriechende Schnecke durch Erschütterung reizt und die Gerinnsel (beweglichen Wellen) nicht an den Nerveninsertionen sich befinden, so entsteht an diesen ein neues Gerinnsel, aber auf Kosten der früheren, welche um das Maass der neuen schmaler werden. So muss nun, wenn das zweite Nervenpaar durch Reiz ein Gerinnsel hervorbringt, welches sich, da es hinten gelöst wird, nach vorn ausbreitet, das Serum wiederum einen Theil vom Hinterrande des ersten Gerinnsels lösen und dieses weiterhin, da die Lösungsfähigkeit, also auch die Coagulationsmasse, constant, wieder die vor ihr gelegenen Myosintheile gerinnen lassen. Die fortschreitende Lösung am Hinterrande des ersten Gerinnsels beim Auftreten des zweiten wird vielleicht unterstützt durch die Expansion des letzteren, welche das Serum mit gewisser Kraft dagegen drückt. Auf diese Weise kommen die Gerinnselmassen

in eine fortschreitende Bewegung nach vorn. Die Wirkung der Expansion der ununterbrochen an der Vorderseite der Gerinnsel stattfindenden neuen Coagulationen ist theils die Verlängerung des ganzen Fusses am vordern Körperpole, theils die Verlängerung der Zwischenräume zwischen den einzelnen Wellen, theils endlich ein Druck auf die Unterlage und Verstärkung der Adhäsion, welche im übrigen durch das Secret der eigenthümlichen Sohlenhautdrüsen und der Fussdrüse zu Stande kommt (s. u.). Die Anordnung der Nervenreize macht es erklärlich, dass die Kraft vorn am grössten, daher hier stets eine feste Adhäsion, während das Schwanzende bei gewöhnlichem Kriechen meist von der Unterlage absteht. So sucht denn die Thätigkeit der locomotorischen Fasern die Schnecke unausgesetzt vorn zu verlängern; und in der That wird das Thier beim Kriechen länger, bis zu einem gewissen Maximum, auf welchem es, einfach weiter gleitend, verharret. Die weitere Extension wird verhindert theils durch die Beschaffenheit des Sarcocolemmis, theils und hauptsächlich durch die Wirkung der contractilen Muskulatur, bei der freien Schnecke durch deren Faserspannung, bei der belasteten durch ihre Verkürzung. Bei Belastung folgt jedesmal, wenn das Haus angezogen wird, eine besondere Verkürzung, und überhaupt ist die Länge des Fusses umgekehrt proportional der Belastung (der Retractorthätigkeit), wobei indess eine Verbreiterung der Sohle eintritt, so dass immer dieselbe Fläche der Unterlage bedeckt wird.

Ausser dem Kriechen leistet die locomotorische Muskulatur noch ein doppeltes. Indem sie sich und die ganze Schnecke verlängert, drängt sie zunächst die contractilen Muskelfasern auseinander, daher die Schleimdrüsenmündungen offen bleiben. Da bewirkt denn die hohe Anziehungskraft des Bindegewebes für Wasser, dass von aussen Wasser durch die Drüsen in den Körper hineinstürzt. Also die Wasseraufnahme und Quellung wird von der locomotorischen Muskulatur mit besorgt, dazu zweitens die Entleerung der Fussdrüse. Während der locomotorischen Thätigkeit werden die contractilen Fasern quer über der Drüsendecke, welche von den locomotorischen Nerven mit versorgt werden, jedenfalls verkürzt und drücken die Decke nieder; von den extensilen Fasern aber sagte ich, dass sie sich unter der Drüse aufbäumen in die Wülste hinein. Wenn die sich nun verlängern, so drängen sie den Drüsenboden sehr constant und allmähig, den Wellen entsprechend, gegen die Decke, so dass nun eine regelmässige Schleimentleerung besteht, so lange als die Kriechbewegung anhält.

Die Anzahl der Insertionspunctpaare der locomotorischen Nerven und der von ihnen ausgehenden Wellen ist am grössten bei *Limax* ci-

nereoniger, nämlich 18 oder 19, bei *Arion* 17, bei *Helix hortensis* 5—8, bei *Helix pomatia* 8—11; bei der letzteren Schnecke fällt die niedrige Anzahl 8 oder 9 auf kleinere Thiere, die höhere 11 auf ausgewachsene; es folgt daraus, dass der Nerven- und Muskelapparat sich während des Lebens noch fortbildet, und zwar geschieht die weitere Sonderung am Schwanzende. Bei der normalen Thätigkeit ist anzunehmen, dass die Nerven jedesmal, wenn eine bewegliche Welle an ihrem Insertionspunkte ankommt, einen neuen Reiz ausüben und dadurch das Wellenspiel unterhalten. Die Reize folgen sich dann an jedem einzelnen Nerven in ziemlich grossen Pausen von 4—4½ Sekunden; die Pausen sind etwas kürzer bei kleineren Thieren derselben Art oder bei kleineren Arten desselben Geschlechts; durch Belastung, also erhöhten Reizzustand, wird die Pause nicht verkürzt, jedenfalls aber der einzelne Reiz stärker. Mit der Häufigkeit der Reize correspondirt die Geschwindigkeit, mit ihrer Stärke die Intensität (Farbe und Abgrenzung) der über den Fuss hingleitenden Wellen. Im Allgemeinen steigt die normale Leistung, also die Körpergeschwindigkeit proportional der Intensität und Geschwindigkeit der Wellen bis zu einem gewissen Maximum, bei dessen Ueberschreitung (Ueberhastung) sie wiederum abnimmt; eine mittlere Wellengeschwindigkeit von 30—40 Cm. in der Minute hat die stärkste Körpergeschwindigkeit zur Folge. In diesem Gesetz ist es ausgesprochen, dass für den Zweck der Locomotion für gewöhnlich nicht die ganze Wellenkraft aufgeboten werden kann; denn die höchste Körpergeschwindigkeit fällt nicht mit der höchsten Wellengeschwindigkeit zusammen. Dadurch erklärt sich aber einerseits die Möglichkeit einer lange anhaltenden gleichmässigen Kriechbewegung einer Schnecke ohne Ermüdung, während andererseits die höchste Wellenkraft aufgespart wird für erhöhte Anstrengungen mit verminderter Geschwindigkeit, für gesteigerten Druck, wie er beim Ueberwinden von Hindernissen, welche die Schale einklemmen, oder bei der Eiablage zum Bohren nothwendig. Die Körpergeschwindigkeit, welche durch die Wellen erzielt werden kann, ist je nach der Art verschieden, bei *Helix pomatia* steigt sie bis 8, bei *hortensis* bis 9, bei *Limax agrestis* bis 13, bei *cinereoniger* bis 5 und bei *Arion* bis 2 Cm. in der Minute. Dabei erweisen sich die Wellen in der Jugend etwas wirksamer als im Alter, was vielleicht in der allmähig anwachsenden Consistenz des Muskelfaserinhaltes seinen Grund hat. Und diese Regel, dass junge Thiere derselben Art mit etwas weniger Wellen doch kräftigere Wellen haben als die erwachsenen mit mehreren, giebt, wenn man die Versuchszahlen der verschiedenen Schnecken in Erwägung zieht, das Gesetz, dass die Leistungsfähigkeit der locomo-

torischen Wellen eines Thieres umgekehrt proportional ist der Anzahl der gleichzeitig die Sohle bedeckenden Wellen; die Gerinnungsmassen bei der Thätigkeit einer gewissen Fasergruppe werden, so lässt sich das Gesetz auch ausdrücken, die gleiche Wirkung haben, seien sie auf einen, zwei oder mehrere Punkte vertheilt. Es wird aber durch diese Regel verständlich, warum nicht Schnecken mit grosser Wellenzahl und Wellengeschwindigkeit, wie *Arion* und *Limax*, auch die höhere Körpergeschwindigkeit haben.

Ziemlich schwierig ist es, einen mechanischen Kraftausdruck für die Einheit der locomotorischen Muskulatur zu finden, deshalb, weil sich eben eine Einheit nur annähernd finden lässt. Auf den Cubikcm. Muskulatur die Leistung zu reduciren, verbietet die Durchkreuzung der extensilen Fasern durch die der Haut und des Retractors. Ich versuchte daher die Leistung der einzelnen Faser zu berechnen; und wenn sich da die Faseranzahl bei *Helix pomatia* auf 60000 stellt, so wäre die Leistung einer Faserlänge von etwa 0,75 Cm., d. h. aus einem Innervierungsgebiete, auf einen Nervenreiz, also in etwas mehr als einer Secunde auf 0,000000026 Grammmeter zu setzen, eine Leistung, die jedenfalls gegen die einer quergestreiften contractilen Faser ungeheuer zurücksteht. Da muss aber behauptet werden, dass die Leistung der contractilen und der extensilen Fasern im Grunde ganz incommensurable Grössen sind, wegen der völlig verschiedenen Art und Weise, in welcher die Gerinnungsexpansion zum Ausdruck kommt, denn bei der contractilen Faser ist die Gestaltsveränderung des gerinnenden Inhalts unmittelbar die Kraft, welche auf die an den Faserenden angebrachten Objecte, Sehnen etc., wirkt, bei den extensilen wirkt die Gerinnungsexpansion erst in allmäliger Summirung auf den freien Fasertheil, welcher mehr und mehr gespannt und gedehnt wird, und diese Dehnung der Faser leistet die Dehnung, Verlängerung des ganzen Körpers, wozu wohl mehr gehört, als zur einfachen Fortbewegung der Last, nämlich die Ueberwindung der gesammten Reibungs- und Elasticitätswiderstände der einzelnen Körperelemente gegen einander; ausserdem aber wirkt die Gerinnungsexpansion nicht allein in der Längsrichtung nach vorn (aus welcher Componente eben die vorige Leistung entspringt), sondern auch in der Querrichtung der Faser, wo sie eine Verdickung, eine erhabene Welle hervorruft. Diese Componente darf nicht unterschätzt werden, denn sie ist es, welche den Körper an der Unterlage befestigt durch Adhäsionsdruck. Jener mechanische Ausdruck der Faserleistung bezieht sich also nur auf einen Theil der Wirksamkeit, freilich auf den, welcher zunächst allein in die Augen fällt und messbar ist.

Wie die locomotorische Muskulatur in der Thätigkeit sich gerade umgekehrt verhält gegen die contractile, so sind sich natürlich auch die Ruhezustände entgegengesetzt. Da aber der Thätigkeitszustand der extensilen von der der contractilen Fasern sich dadurch unterscheidet, dass bei jenen nur immer ein Bruchtheil, bei diesen die ganze Faser wenigstens annähernd gleichzeitig in Gerinnung sich befindet, so muss bei der ersten der Unterschied zwischen Ruhe- und Thätigkeitszustand viel geringer sein als bei der letzteren. Und so ist denn die Verkürzung der locomotorischen Fasern bei der Ruhe nicht eben allzu bedeutend, jedenfalls erheblich geringer, als die Verkürzung der contractilen bei der Thätigkeit.

Das Verhalten der extensilen Muskelfasern in der Todtenstarre stimmt mit dem während der Thätigkeit überein. Alle contractilen Fasern finden wir an einer gehärteten Schnecke stark verkürzt, die extensilen aber verlängert, und die Körperform eines solchen Thieres ist immer die Resultante der beiden entgegengesetzten Wirkungen. Schneidet man die Körpertheile mit der locomotorischen Muskulatur heraus, so erfolgt in der Starre eine recht erhebliche Verlängerung, fast immer mit einer Biegung, wie sie bei der Ungleichmässigkeit der Widerstände in der Umgebung der locomotorischen Fasern kommen muss. Die Biegung und Verlängerung findet, ganz wie im Leben, durchaus vorn ihren kräftigsten Ausdruck.

Zum Schlusse füge ich die Vermuthung hinzu, das Kriechen möchte nicht nur bei den untersuchten Arten und Geschlechtern auf der Extension der locomotorischen Muskulatur beruhen, sondern bei allen den Schnecken, deren Bewegung eine gleitende ist und welche daher von FISCHER (*Journal de Conchyliologie*. Paris 1857. p. 36) als »glisseurs« bezeichnet werden, eine Vermuthung, die freilich künftiger Untersuchung und Bestätigung harret. Nicht eben viele Schnecken haben eine andere Form der Locomotion, die schreitende, daher FISCHER sie (l. c.) »arpenteurs« nennt; hier heftet sich der Mund fest, darauf wird die rechte, nachher die linke Sohlenhälfte losgelöst, nach vorn geschoben und wieder befestigt, worauf der dreifache Rhythmus sich wiederholt. Da diese Schreitbewegung indess sich bei manchen Cyclostomen findet, während andere Arten dieses Genus gleiten, so liegt es wohl nahe anzunehmen, dass auch hier die Verschiebung der Sohlentheile auf Extension der betreffenden, locomotorischen Muskelfasern beruhe. Ich kann daher nur glauben, dass diese extensilen Muskelfasern bei allen oder doch bei fast allen Schnecken für die Ortsbewegung die wichtigen Factoren sind.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel VIII.

Die Bilder 1—4 stellen am Glase emporkriechende Schnecken von der Sohle aus dar.

Fig. 1. *Arion empiricorum*.

Fig. 2. *Limax cinereoniger*.

Fig. 3. *Helix pomatia*.

Fig. 4. *Helix hortensis*.

Fig. 5 und 6. Schematische Darstellung der willkürlichen Muskulatur des Helixfusses. Die locomotorischen Fasern sind roth, die contractilen blau gehalten. Fig. 5 ein horizontaler, 6 ein verticaler Längsschnitt. Von den Retractorbündeln, die in Fig. 5 auseinandergelegt zu denken, sind nur drei dargestellt, r_1 , r_2 und r_3 . Es fehlen die Bogenfasern von Hautpapille zu Hautpapille, sowie die dünne Schicht querlaufender Fasern über der Fussdrüse.

Fig. 1.

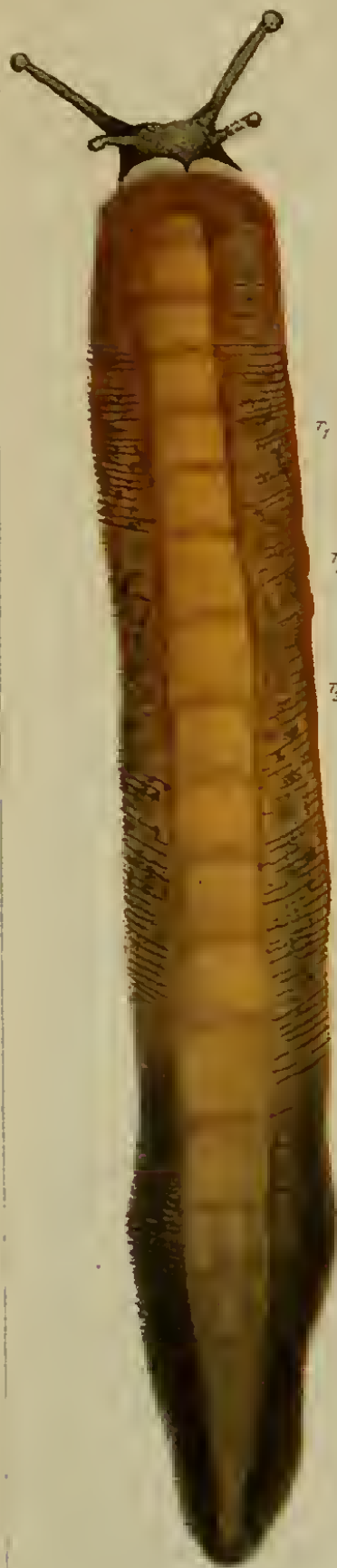


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

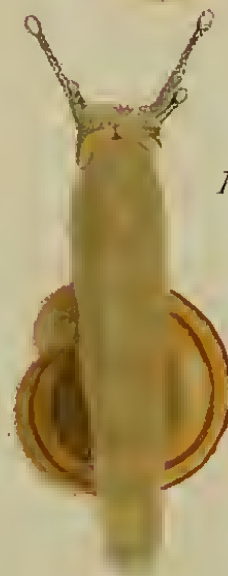


Fig. 5.

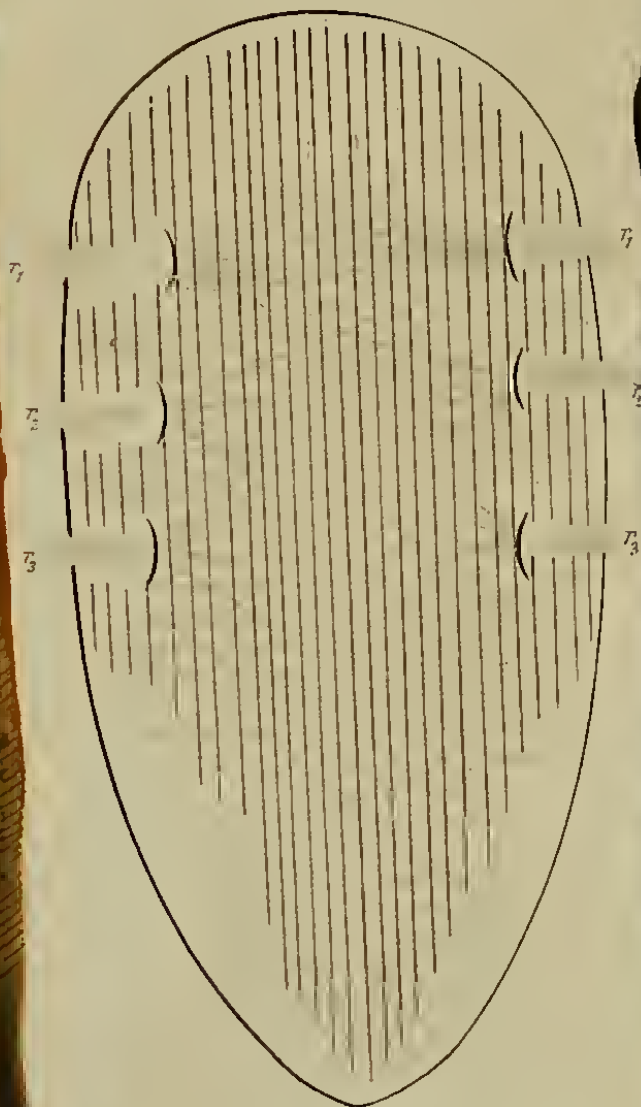
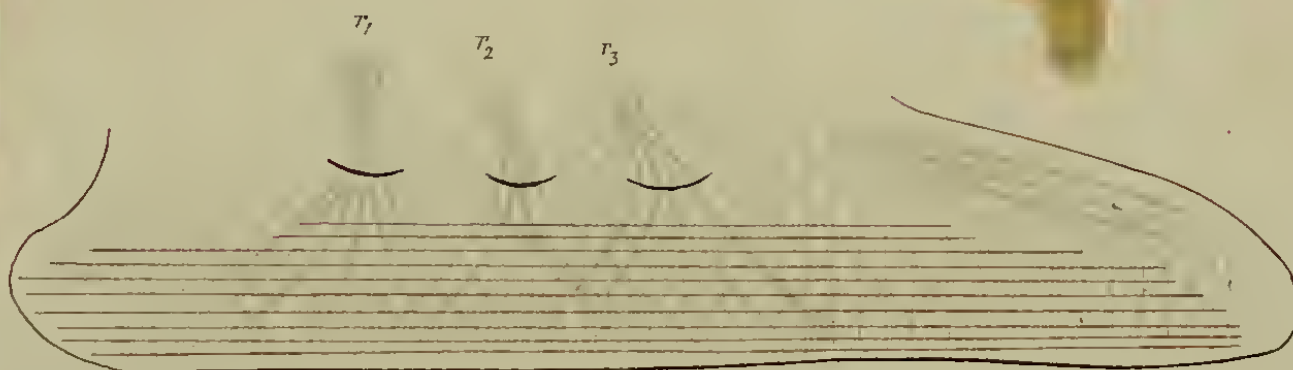


Fig. 6.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie](#)

Jahr/Year: 1878

Band/Volume: [30 Supp](#)

Autor(en)/Author(s): Simroth Heinrich Rudolf

Artikel/Article: [Die Thätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken 166-224](#)