

Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert an der Sohle des *Limax cinereoniger* Wolf.

Von

Dr. Heinrich Simroth in Naumburg a./S.

Mit Tafel XVI und XVII.

Mag man die Weichthiere und unter ihnen namentlich die Schnecken mit VON IHERING in verschiedene Stammbäume zerlegen oder sie nach alter Weise einheitlich auffassen, immer wohl wird die äussere Erscheinung, die allgemeine Uebereinstimmung des Gesamteindrucks der verschiedenen hierhergehörigen Thiere sie als einen Typus anzusehen zwingen. Die Zoologie hat diesem Typus eine hohe Stellung im Systeme angewiesen, bald unmittelbar hinter den Wirbelthieren, bald unter Einschlebung allein der Arthropoden. Eine solche Auffassung ist älter, als die genaue Kenntniss ihrer Organe und ihrer Entwicklungsgeschichte, sie beruht auf der Erkenntniss, dass die höchsten Vertreter unseres Typus in ihren Lebensäusserungen, in ihren Beziehungen zur Aussenwelt, d. h. in ihren animalischen Leistungen, hinter einem Säuger oder einem Schmetterlinge weniger zurückstehen, als ein Wurm oder ein Seeigel. Die Sinnesorgane eines Cephalopoden, vor Allem sein Auge, dürften sich vielleicht ohne Scheu den besten Apparaten an die Seite stellen, die wir bei einem Kerf oder einem Raubvogel bewundern, das Tastgefühl in der Haut unserer Schnecken gehört zu dem feinsten, was wir in dieser Richtung kennen. Dabei wird es uns aber schwer werden, irgend einen Schneckenerven, den Acusticus und Opticus ausgenommen, als einen sensitiven sicher zu bezeichnen, der nicht ebensogut die Muskeln, welche sich unter dem Epithel mit mannigfacher Wirkung und Richtung erstrecken, versorgt, während wir bei einem Wirbelthiere die sensitiven und motorischen Bahnen mit ziemlicher Sicherheit zu trennen wissen. Der Schneckenfühler beugt sich nach den verschieden-

sten Seiten, aber es wäre verfänglich, von einem Extensor und Flexor, einem Adductor und Abductor zu sprechen, da wir solche doch jedem gleich ausgiebigen Gelenk eines Vertebraten oder Arthropoden zuerkennen. Diese Eigenschaften weisen den Mollusken ihre ganz bestimmte Stellung im Systeme an, sie erheben sie über alle niederen Typen (wovon ich die vielgestaltigen und daher hier kaum discutablen Würmer ausnehme) durch die Vollkommenheit der einzelnen animalischen Functionen, welche sie mit den beiden höchsten Thiergruppen gemein haben. Aber sie müssen den letzteren den Vorrang lassen, weil diese durch ein inneres Skelet oder durch eine Gliederung der erhärteten Haut den einzelnen animalischen Organen, Muskeln und Nerven, eine ähnliche Sonderung aufnöthigen, womit denn gewiss, namentlich im Muskelsystem, wiederum eine Steigerung der Leistung sich verbindet. Mag nun ein solcher Platz neuerdings theils auf die Intelligenz der höchsten Vertreter, theils auf die Complication der Entwicklungsgeschichte, theils auf das Gesammtergebniss anatomischer Befunde, die einem vielseitigen Lebensergüsse zu entsprechen scheinen, sich gründen, stets wird aus dem Namen Weichthier zusammen mit der hohen Stellung für den Histologen und Physiologen eine besondere, ja die höchste Schwierigkeit erwachsen. Kaum geringer ist die Noth, welche die Verschwommenheit der animalischen Organe und Functionen dem Systematiker bereitet; denn eben sie hat bei einer grossen Anzahl hierher gehöriger Thiere eine Convergenz des äusseren Charakters hervorgerufen, wie sie wohl nirgends wieder im Thierreiche angetroffen wird, daher es denn auch der genaueren, methodischen, neueren Untersuchung vorbehalten blieb, eine so durchgreifende Umwälzung im Systeme vorzunehmen. Je inniger aber die Verschmelzung aller nervösen und muskulösen Theile in und mit der Haut, umso sorgfältiger wird der, welcher in ihrer Untersuchung zu einem Ziele gelangen will, auf alle Sonderungen zu achten haben, welche etwa bei dem einen oder anderen Thiere, wenn auch nur angedeutet, als einigermaßen zuverlässige Wegweiser sich finden lassen. Dieser Gesichtspunkt veranlasste mich, als ich die Verpflichtung erkannte, das, was ich in einer früheren Arbeit (die Thätigkeit der willkürlichen Muskulatur unserer Landschnecken. Diese Zeitschr. XXX. Suppl.) mehr aus allgemeiner Betrachtung lebender Thiere, denn aus eingehender mikroskopischer Forschung (aus Mangel eines Instrumentes) geschlossen hatte, müsse nunmehr den Lesern durch den schärferen anatomischen Beweis erhärtet werden, zur Sohle des Limax cinereoniger zu greifen. Ich schicke voraus, dass ich an dem Kernpunkt der früheren Theorie, die in wenigen Worten gleich wiederholt werden muss, festhalte; wo aber unzureichende Beobachtungen im einzelnen Fehlschlüsse oder doch nur

ein allgemeines, mehr hypothetisches Bild hinstellen liessen, sollen die nöthigen Beschränkungen und Veränderungen vorgenommen und das klarere, mehr ins einzelne bestimmte dafür gesetzt werden. In der Schneckensohle, war behauptet worden, befinden sich zwei verschiedene Sorten von Muskelfasern, contractile, welche in ihrer Wirkungsweise mit den gewöhnlichen Muskelementen, also auch mit denen des gesamten übrigen Schneckenkörpers übereinstimmen, in der Sohle alle möglichen Richtungen verfolgen mit Ausnahme der Längsrichtung (welche von contractilen Fasern nur die oberen hinteren in der Helixsohle einhalten) und gemeinschaftlich mit der übrigen Haut das Auskriechen aus der Schale, sowie alle Verbiegungen und Verkürzungen des Körpers besorgen, — und extensile, welche sich in der Thätigkeit nach vorn verlängern, in allen Sohlen die Längsrichtung einhalten, das Wellenspiel auf der Sohle erzeugen und durch Dehnung und stetige Verlängerung des Körpers nach vorn die Locomotion ganz allein hervorrufen. Zwischen der Wirksamkeit der contractilen und extensilen Fasern und ihrem scheinbaren Gegensatze wurde eine Vermittlung versucht, indem die conträren Effecte durch verschiedene Anordnung desselben elementaren Vorganges bedingt werden sollten. Alle Muskelwirkung sollte auf einer mit Expansion verbundenen Eiweisscoagulation beruhen. Die Expansion sollte auf einen Nervenreiz, der die Muskelfasern mehr unregelmässig oder in toto ergriffe, den Inhalt zum möglichst grossen Volumen innerhalb der kleinsten Sarcolemmumbütlung, zur Kugelform und Verkürzung treiben, wogegen ein Reiz, der in der Sohle beständig von vorn nach hinten fortschritte, die Gerinnung des Eiweisses, die locomotorischen Wellen mit ihrer Expansion nur von hinten nach vorn wirken liesse, weil die Gerinnungsmassen immer von hinten her wieder gelöst würden und so sich nur nach vorn erweitern dürften. Die regelmässig von vorn nach hinten fortschreitende Auslösung des Nervenreizes wurde auf ein einfaches Bewegungscentrum in den Pedalganglien zurückgeführt, dessen einheitliche Erregung in den verschiedenen Muskelfasern nur nach verschiedenen den Nervenlängen entsprechenden Zeitintervallen anlangen könnte. Auch wurde auf die Uebereinstimmung zwischen der symmetrischen Anordnung der Pedalnerven mit der Wellenlage verwiesen und schliesslich die SEMPER'sche, allerdings bereits bestrittene Entdeckung der netzförmigen Quercommissuren in der Limaxsohle zur Stütze der Erklärung zu Hülfe gerufen. Schon damals wurden die schärfsten Beweise für die Theorie von Limax cinereoniger hergenommen, und seine genaue Untersuchung hat mir die Zweifel, die mir etwa nach der vorigen Arbeit noch blieben, beseitigt und über die meisten noch fraglichen Punkte Aufklärung verschafft.

Während bei *Helix*¹⁾ die Wellen über den Fuss in seiner ganzen Breite hinziehen, beschränken sie sich bei *Arion* und *Limax* einer Arbeitstheilung zufolge auf das mittlere Drittel, während bei *Arion* in der Ruhe und an erstickten Thieren die Sohle in der ganzen Fläche gleichmässig erscheint, tritt bei *Limax* die locomotorische farblos oder gelblichweiss aus der sonst schwarzen oder grauschwarzen Sohle hervor. Um jedoch die Grenze noch schärfer zu bezeichnen, zieht eine Furche ziemlich tief um die weisse Sohle herum (Fig. 5 *F* und 7), an welche das schwarze Pigment von aussen nicht ganz herantritt, während die Wellen in der Furche ihren scharf bestimmten Grenzsaum finden. Durch die Beobachtung des lebenden Thieres wird uns mit Bestimmtheit gezeigt, dass die extensilen Gerinnungswellen, welche einen Schatten werfen, zwischen der Haut und dem Sinus verlaufen (l. c. Fig. 2 und Text), und wir wissen, wohin wir auf Schnitten unseren Blick zu richten haben, um die Region der locomotorischen Elemente zu finden. Wenden wir uns einem solchen Querschnitt zu (Fig. 5), so erscheint die äussere Grenzlinie der weissen Sohle einheitlich oder, um bei den Botanikern einen Ausdruck zu borgen, ganzrandig, gegenüber dem gerunzelten, unregelmässig gekerbten Contour der übrigen Haut; das Epithel, das sonst von allerlei Drüsenöffnungen mannigfach durchbohrt wird, ununterbrochen, gleichmässig einschichtig cylindrisch, denn die Drüsen fehlen; der Kalk, welcher in feinen Netzen, nicht ohne Andeutung einer gesetzmässigen Vertheilung, die ganze übrige Haut durchsetzt, vermeidet es, der weissen Sohle nahe zu treten, bis zur Höhe des Sinus, wo er sich von der einen, linken Furche herüber zur rechten in einem Bogen wölbt, dessen Gipfelpunkt eben der Sinus bildet. Das Epithel eines gleichen Präparates von *Arion*, das wir dagegenhalten, lässt sich in der Mittelsohle, die unter später zu nennenden Umständen auch durch eine Art Furche abgegrenzt sein kann, von dem der übrigen Haut weder durch Regelmässigkeit noch durch die Glätte des äusseren Umrisses unterscheiden, eine dicke bindegewebige Subepithelialschicht trägt ein dichtes Pigmentnetz und reichlichen, zum Theil sehr grobkörnigen Kalk; dass auch Drüsen sich finden, ist wohl wahrscheinlich, aber mir nicht mehr bestimmt in der Erinnerung. So lässt uns denn dieser Ueberblick die weisse Sohle von *Limax* bis zur Höhe des Sinus, bis zu dem sie künftig ohne ausdrückliche Hinzufügung gerechnet werden soll, als ein Organ erscheinen, das nichts enthält, als aussen ein einfaches glattes Grenzepithel, Bindegewebe²⁾, Muskelfasern und

1) Unter *Helix* soll künftighin immer *Helix pomatia*, unter *Arion* *Arion empiricorum* und unter *Limax* *Limax cinereoniger* verstanden werden.

2) Die Hauptmasse des Bindegewebes ist sicher das grobe, zellige; auf das membranlose, schleimige, netzförmige war meine Aufmerksamkeit nicht gerichtet.

Nerven im Inneren, ein Organ, welches einzig und allein als Bewegungsorgan erscheint, in einer für ein Weichthier nicht eben häufigen Sonderung, und es wäre zu verwundern, wenn eine so auf einen Zweck gerichtete Anlage, uns den sichern Einblick in ihre Mechanik noch immer hartnäckig vorenthielte.

Zunächst ist die Frage: kann man die weisse Sohle in der Umgrenzung, die ihr oben gegeben wurde, ohne künstliche Präparation, als ein einheitliches Ganzes für sich makroskopisch darstellen? Die Antwort liefern Thiere, welche man im Wasser unter Luftabschluss erstickt und in einer schwachen Lösung von Kali bichromicum, deren Farbe ein grünliches Schwefelgelb nicht überschreitet, wochenlang macerirt hat. Man schneidet die Sohle ab und befestigt sie seitlich auf dem Wachs unter Wasser. Nimmt man die Fussdrüse weg, die jetzt zu oberst sich darstellt, was leicht gelingt, so erscheint ein weisses mit dem Sinus; geht man in diesen mit der Pincette ein, so lässt sich bis dahin eine Schicht wegnehmen (also von oben bis zur Höhe des Sinus), worauf denn in der Mitte, so weit die weisse Sohle reicht, ein cavernöses Gewebe erscheint, von dem seitlich nichts zu sehen ist. Cavernös erscheint das Gewebe namentlich nach der Mitte zu. Man sieht Quermuskelbänder, die unregelmässige Bogenbündel abgeben, darunter anders gerichtete, namentlich Längsmuskeln, etwa ersichtlich an Fig. 4; und so entstehen die Cavernen. Die Abgrenzung gegen die schwarze Sohle ist sehr klar; hier ist die Haut dünner und derber, so dass die weisse Sohle als schwellendes Polster sich abhebt. Dieses cavernöse Gewebe ist auch unter dem Mikroskop ein solches. Die obere Quermuskulatur giebt, wie es das freie Auge zu erkennen glaubte, viele Bündel nach allen Richtungen ab, so dass man wohl die meisten Fasern, bis auf die Längsfasern, davon abzuleiten hat; es entstehen communicirende Röhren und Löcher. Darunter und zwischen den verschiedenen Muskelrichtungen sieht man überall die Längsfasern.

Die Feststellung dieses Befundes muss künftig unsere Aufmerksamkeit theilen zwischen den Verhältnissen des Blutumlaufes und der Muskulatur; und es wird zu untersuchen sein, ob nicht die ganze Theorie von der extensilen Muskulatur zusammenfällt, um die locomotorischen Wellen auf Rechnung des Schwellgewebes zu setzen. Es ist nicht zu läugnen, dass die Beobachtung der Limax- und überhaupt der Schneckensohle, welche dem Glase nicht anliegt und doch das Wellenspiel zeigt, sehr häufig den Eindruck hervorruft, als glitte eine Wasser- oder Blutwelle unter der Haut hin. Eine genaue Zeichnung der Oberfläche einer erhabenen Welle müsste sie in der That vorn steiler abfallen und hinten flacher und allmäliger auslaufen lassen, genau in der Form, wie eine

Meereswelle sich auf den Strand stürzt. Weiterhin ist in der früheren Arbeit bereits einer Thatsache Erwähnung geschehen, welche gleichfalls für eine solche Auffassung sprechen muss. Der Limax, so hiess es, hat die Fähigkeit, freigehalten die weisse Sohle zu einem tiefen Canale auszuhöhlen, ja sogar sie soweit in den Körper hineinzuziehen, dass die schwarzen Ränder sich berühren und der weisse verschwindet. Diese eigenthümliche Oberflächenverbiegung der Sohle kann nun, wenn das Thier kriechen will, urplötzlich übergehen in die Haltung, die dem kriechenden zukommt, wobei also die weisse Sohle schnell vorgewölbt werden muss; und das scheint nicht anders zu geschehen, als indem ein Blutstrom unter der Haut eben in die Cavernen des Schwellgewebes vom Sinus aus sich ergiesst und die Haut hervortreibt. Nicht weniger sind hier die Pulsationen anzuführen, die ein aufmerksamer Beobachter an beliebigen Stellen der Schneckenhaut (mir sind speciell die Nacktschnecken im Gedächtniss) wahrnehmen kann. Eine Pulswelle, freilich ohne geordnete Wiederkehr, lässt eine der schwarzen Papillen eben recht prall anschwellen, im Augenblicke darauf aber energisch collabiren, wobei die Prallheit in die nächste Papille übertritt oder sich in der Umgebung verliert. Ein solches Spiel der Blutcirculation lässt sich also unter verschiedenen Verhältnissen vermuthen, und es erhebt sich die Frage, ob es der ausführende Factor bei den locomotorischen Wellen sei und von welchen Muskelfasern es in diesem Falle unterhalten werde. Wenden wir uns daher, die nähere Discussion des Streitpunktes verschiebend, jetzt ausschliesslich der letzteren, der Muskulatur, zu!

Ich war in der früheren Arbeit hauptsächlich von Helix ausgegangen (aus dem einfachen Grunde, weil das Wellenspiel, dessen einzelne Momente dargelegt werden sollten, auf diese Schnecke, als den anhaltendsten Kriecher, im Wesentlichen verwies) und hatte da Längs-, Quer-, sich kreuzende Schrägfasern, die zum grossen Theil auch geneigt verliefen, und senkrechte Fasern unterschieden. Die Querfaserbündel zeigten sich äusserlich am stärksten vom Rande her, ja über den Rand weggreifend, durch ein entsprechendes Relief; sie konnten mit dem Wellenspiel nichts zu thun haben. Die Schrägfasern, die sich in der Mitte kreuzten, liessen sich zum grossen Theil aus dem *Musculus columellaris* herleiten, daher sie evident der bekannten Wirkung des Retractors gemäss und experimenteller Betrachtung zufolge eine Verkürzung und Bergung der freien, eine Verkürzung und Verbreiterung der anliegenden Sohle bewerkstelligten. Die senkrechten Fasern waren theils zu fein und zu schwach vertreten, um die Fortbewegung des Thieres zu übernehmen, theils konnten sie theoretisch in keiner Weise für das Wellenspiel verwendet werden. So blieben denn nur die Längsfasern,

welche durch die Verlängerung nach vorn die Sohle in gleichem Sinne weiterführten, eine Erklärung, die mit der Vertheilung dieser Fasern in andern Sohlen und anderen weiteren Thatsachen übereinstimmte.

Prüfen wir diese Verhältnisse beim *Limax*! Der Sohlenquerschnitt eines in Alkohol getödteten Thieres, welcher die contractilen Fasern in straffer Anspannung fixirt und die extensilen, wie wir sehen werden, in einer verkürzten Ruhelage in ebenso geradem und exactem Verlaufe präsentirt, soll uns dabei an die Hand gehen. Das Bild des Muskelverlaufes im grossen und ganzen stellt sich in einem solchen Präparat (Fig. 5) in ganz unvermutheter Klarheit dar. Wenn man sonst bei Durchmusterung eines Hautschnittes an der deutlichen Entwirrung der Fasern nach Gruppen oft verzweifeln zu müssen glaubt, so unterscheidet man hier mit Leichtigkeit, wenn man von dem feineren Geflecht der schwarzen Haut, wo Fasern von Papille zu Papille ziehen (Bogenfasern in der *Helix*haut nach der früheren Arbeit), absieht, 1) Fasern, welche in bestimmter Anordnung in der senkrechten Ebene des Schnittes verlaufen, und 2) solche Bündel, welche dem Beschauer ihren Querschnitt zukehren, also Längsbündel.

1) Die Fasern, welche in der senkrechten Schnittebene verlaufen, umfassen alle die Elemente, welche oben als Quer-, Schräg- und senkrechte Fasern bezeichnet wurden, aber in ein einziges System geordnet, ähnlich, wie der Mathematiker in einem gewinkelten Rahmen zur Darstellung der Flächen höherer Ordnung Fäden ausspannt, die, von verschiedenen Seiten nach derselben Folge aneinandergereiht, unter mannigfachen Kreuzungen aus der einfachsten Anlage heraus die wechselndsten Bilder erzeugen. So erscheinen hier zwei Fasergruppen, die sich durch die ganze Quere der Sohle erstrecken, von denen aber die eine das Spiegelbild der anderen ist. Die eine Gruppe beginnt in der Figur mit dem schwachen Faserbündel, welches zwischen dem linken oberen Hautende und der Drüse als das höchste horizontale sich erstreckt. Das nächste setzt darunter an der Drüse ein, verläuft aber nicht mehr horizontal, sondern senkt sich ein wenig gegen die Haut hin; noch mehr alle folgenden, so dass eine fächerartige Formation herauskommt. Das Bündel, das vom untersten Punkte der Drüse ausgeht, endigt in der unteren Hautkante an der linken Sohlenecke. Doch der Fächer geht noch weiter. Das nächste Bündel findet in der Drüsensubstanz keine Begrenzung mehr, es tritt, sich ihr dicht anschmiegend, auf die rechte Seite der Drüse und verläuft andererseits bis zur schwarzen Sohle nahe ihrer linken Ecke. Die Bündel aber, die von der rechten Seite der Drüse nach der linken Sohlenseite ausstrahlen, bleiben in ihren Ursprungsstellen so eng einander genähert und entfernen sich in

ihren Hautenden so weit von einander, dass sie bald in die weisse Sohle eintreten, den Sinus überschreiten und bereits gegen ihre rechte Grenzfurche hin als senkrechte Fasern erscheinen. Weiter habe ich diese Gruppe nicht nach rechts ausgeführt, weil die noch fehlende Entfaltung ihrer Fäden aus der anderen, zu ihr symmetrischen Gruppe, so weit sie dargestellt ist, sich ergibt. Von dieser ist die rechte Seite weggelassen, soweit sie aus Bündeln zwischen Drüse und Haut sich zusammensetzte. Sie beginnt mit dem Bündel, welches zuerst seinen Ursprung von der linken Seite der Drüse herleitet und sein Hautende rechts in der schwarzen Sohle findet. Auch hier können wir leicht die Fasern bis dahin verfolgen, wo sie, nahe der linken Grenzfurche der weissen Sohle, senkrecht herabziehen. Von da an setzt sich die Gruppe regelmässig nach links fort, doch so, dass die oberen Ursprungsstellen der Bündel von der Drüse weg und weiter auseinander treten, so dass wir nur noch parallele, senkrechte Bündel vor uns sehen (ihre leichte Convexität nach aussen wird gleich erklärt werden). Und so löst sich das gesamte Muskelgewirr eines Sohlenquerschnitts auf in ein einziges System von regelmässig ausstrahlenden Bündeln, rechts und links symmetrisch angelegt, und in seinen verschiedenen Kreuzungen bald eine Quer-, bald eine Schräg-, bald eine senkrechte Muskulatur präsentirend. Hinzuzufügen ist nur noch, dass die Bündel dieses Systems in der weissen Sohle durch eine reichliche Anzahl Fasern gleicher Richtung verstärkt werden, wie denn überhaupt die weisse Sohle, namentlich in dem eingezogenen Zustande von Fig. 5 A eine so dichte Faserschichtung zeigt, dass sie in Gefahr ist, im ungefärbten Schnitt ihren Namen zu verlieren, und den Eindruck der grössten Undurchsichtigkeit hervorruft.

Obgleich in der vorigen Arbeit die Wirkungsweise aller der verschiedenen aufgezählten Muskelgruppen als Contraction hingestellt wurde, kann es doch kaum überflüssig sein, jetzt, da sie alle in ein System sich zusammenfassen, ihre Thätigkeit von dem neuen Gesichtspunkte aus zu prüfen. Einem grossen Arion, der sechsunddreissig Stunden unter Wasser sich aufgehalten hatte, aber noch nicht völlig abgestorben war, wurde ringsherum die Sohle abgeschnitten, wobei sie sich ein wenig zu contrahiren begann. Jetzt wird sie in Spiritus gebracht, und sofort erfolgt eine heftige Contraction, und zwar in der Weise, dass die Mittelsohle unter starker Faltung der Oberfläche bei weitem am meisten eingezogen und verkürzt wird, mit zum Theil scharfer Abgrenzung gegen die Seitentheile, und hier haben wir den Fall, den ich oben erwähnte, es könne auch bei Arion unter Umständen die Mittelsohle sich bei ruhendem Wellenspiel aus der übrigen Sohle deutlich herausheben. Was sind die Gründe für eine solche Gestaltveränderung auf die Alko-

holwirkung? Entweder Wasserentziehung, so dass die Mittelschle als Schwellgewebe ein weit reicheres Flüssigkeitsquantum verlöre (ein Moment, welches schon durch den raschen Verlauf des Versuchs so gut wie ausgeschlossen wird) — oder Muskelcontraction. Ein Querschnitt durch diese Sohle stimmt im Ganzen mit Fig. 5 A überein. Der Sinus fehlt. An Stelle aber der dichten weissen Sohle erscheinen überall an der Haut weite Hohlräume, jedenfalls durchschnittne Blut- und Wasserlacunen, die spärlicher in den subepithelialen Schichten der seitlichen Haut hervortreten. Die Drüse erscheint breiter. In den Brücken, welche von ihr zwischen den Lacunen zur Haut sich ausspannen, lässt sich wegen zu starker nachträglicher Einwirkung von Picrinnitrat wenig mehr unterscheiden. Der Verlauf aber der Muskeln, welche in der senkrechten Schnittebene liegen, ist genau derselbe wie beim Limax. Dass Wasserentziehung durch Alkohol nicht die Ursache der Einbiegung der Mittelschle sein kann, geht aus dem Schnitt hervor; denn man sieht nicht ein, warum dann gerade hier die Lacunen in viel grösserer Ausdehnung erhalten bleiben als seitlich. Es bleibt also nur noch die Contraction der Muskelgruppen in der Schnittebene (die Verkürzung in der Längsachse soll bei den Längsmuskeln abgehandelt werden). Aus der Contraction aber der Fasern dieses Systems folgt der Hautcontour, denke ich, mit aller Schärfe. Ich bitte hier, da der Name bei den gleichen Verhältnissen nichts zur Sache thut, Fig. 5 A zu beachten. Die Wirkung sämmtlicher schrägen und horizontalen Fasern muss die sein, dass der Hautpunkt, wo sie ihre Insertion finden, der Drüse sich nähert. Eine Ausnahme machen allein die senkrechten Fasern seitlich von der Drüse, da sie ihren Ursprung nicht an derselben nehmen. Es unterliegt nun jeder Punkt der seitlichen Körper- (nicht Sohlen-) Haut einer einfachen (fast horizontalen) Kraft, die ihn der Drüse nähert; die Summirung dieser Kräfte ist die Verkürzung der Querachse des Körpers, welche letztere natürlich im contrahirten Thiere kleiner ist als im ausgestreckten. Jeder Punkt der Sohle unterliegt einer doppelten Kraft; in der schwarzen Sohle ist die eine senkrecht, die andere horizontal nach innen (ein wenig schräg nach oben zur Drüse) gerichtet. Dem Parallelogramm der Kräfte zufolge muss der Punkt in der Diagonale, etwa nach der Drüse zu, wandern. Die Hautpunkte der weissen Sohle aber unterliegen zwei Kräften, die beide annähernd senkrecht nach oben gerichtet sind, daher die Resultante eine Verschiebung nach oben, nach der Drüse zu, ist, die annähernd das doppelte ausmacht von der verticalen Verschiebung der Punkte der schwarzen Sohle. So muss also, während alle Punkte der Haut der Drüse sich nähern und mithin der ganze Querschnitt sich verkleinert, die Haut der Mittelschle dieselbe Bewegung in

doppelter Stärke ausführen, oder eingezogen werden, wobei die hier reichlicher verdrängten Bindesubstanzen nach aussen gedrängt werden und dort die Convexität der senkrechten Bündel erzeugen. Das gilt für Arion genau so gut, wie für Limax und Helix. Für letztere stellt sich die Sache genauer, wie folgt: Schon in der vorigen Arbeit wurde behauptet (vergl. I. c. Fig. 5), die Fasern des Retractors gingen in der Sohle eine Kreuzung ein. Diese Fasern würden also entstammt sein dem contractilen Systeme, von dem hier die Rede ist. Nun zeigt uns ein Querschnitt der Helixsohle, in dem Umfang wie unsere Fig. 5 A, in Bezug auf die fragliche Muskulatur das erwünschteste Bild. Die Fasern kreuzen sich unter der Drüse, so, dass sie von der Mitte aus, wo sie senkrecht herabziehen, nach den Seiten zu immer mehr sich neigen. Kommt dieses Fasersystem zur Action, so muss auch hier der mittelste Sohlenpunkt der Drüse am meisten sich nähern, und das ist die Ursache, warum Helix beim Zurückziehen ins Gehäuse, wo ja das contractile System thätig ist, seine Sohle seitlich zusammen klappt. Doch wird eins dem Leser auffällig gewesen sein. Bei Helix ist der mittelste Punkt der Gipfelpunkt der concaven Sohle, deren Bogen bis zu den Sohlenrändern in gleichmässiger Wölbung verläuft; bei Arion wird schon die Mittelsohle, freilich ein wenig unregelmässig, aus der übrigen Fläche herausgehoben und am meisten eingezogen; dies steigert sich beim Limax so weit, dass eine regelrechte Furche die Grenze des Gewölbes bildet, an welches sich die schwarze Sohle flach und eben anschliesst. Wir bemerken also einen Fortschritt von Helix durch Arion zu Limax, einen Fortschritt, den wir künftighin noch bestimmter ins Auge zu fassen haben werden.

Noch darf ich dies System der contractilen Muskulatur nicht verlassen, ohne das eigenthümliche Spiel der ruhenden weissen Limaxsohle, welche bis zum Verschwinden in die schwarze, deren Ränder sich dann berühren, eingezogen werden kann, zu erklären. Die auffallende Symmetrie im Verlauf der Pedalnerven lässt vermuthen, dass, in den meisten Fällen wenigstens, ihre Reize auf die Muskulatur ebenso symmetrisch rechts und links ausgeübt werden. Die Thatsache, dass die locomotorischen Wellen, mag ihre Ursache sein, welche sie wolle, quer über die ganze Sohle verlaufen, bestätigt es. Werden demnach die contractilen Fasern nahe der Drüse, so weit sie zur weissen Sohle herabziehen, symmetrisch erregt, so muss diese Sohle einsinken. Greift die Erregung beiderseits weiter um sich, so dass sie alle sich kreuzenden Fasern erfasst, d. h. die Fasern, welche, wenig geneigt, bis zu dem seitlichen Rande der schwarzen Sohle ziehen (ohne in die seitliche Körperhaut einzudringen), so müssen die schwarzen Sohlentheile von rechts und links

in einer und derselben Ebene gegen die Mitte verschoben werden, wo sie sich schliesslich über der weissen Sohle berühren. — Noch lässt sich die vorherrschende Symmetrie der Nervenwirkung, die hier angenommen wurde, mit einiger Nothwendigkeit aus dem Verlauf des contractilen Muskelsystems selbst folgern. Die rechten Fasern treten unter der Drüse weg zur Haut der ganzen linken schwarzen Sohle, die darauf folgenden horizontalen Bündel zwischen Drüse und Haut schliessen sich ihnen zweifelsohne zu einer Gruppe an, ohne bis auf die rechte Seite der Drüse zu reichen. Soll demnach die ganze linke Gruppe einheitlich wirken (was der Anlage nach voranzusetzen), so werden ihre unteren Fasern von rechts her, die oberen aber von links her nervös erregt werden, was nicht anders geschehen kann, als durch einen völlig symmetrischen Erregungszustand der rechten und linken Pedalnerven.

So wird denn, hoffe ich, kein Zweifel übrig bleiben, wie das symmetrische Muskelsystem, das geschildert wurde, wirkt, — durch Contraction —, und was es leistet, — Einziehen der Helix ins Haus mit seitlichem Zusammenklappen des Fusses, Einwärtswölbung der Mittelsohle von Arion und Limax, ihre Bergung unter die schwarze bei letzterem und Querschnittsverkleinerung bei allen dreien. Dabei muss jedoch hinzugefügt werden, dass die Regelmässigkeit dieses Fasersystems am klarsten hervortritt bei Limax, nicht ganz so deutlich bei Arion, und dass es am schwierigsten bei Helix zu verfolgen ist; und endlich ist zu bemerken, dass man zu seiner Demonstration die Schnecken in Alkohol tödten oder doch die frisch abgelösten Sohlen darin härten muss; denn bei Thieren, die im Wasser ihr Leben einbüssten, ist die contractile Muskulatur in träger Ruhe geblieben und allerlei Verbiegungen durch Bindegewebsquellung, Wirkung der extensilen Fasern und dergleichen mehr anheimgefallen.

2) Die Längsfasern. Mit der Untersuchung der Längsfasern treten wir an den eigentlichen Kernpunkt, die extensile Muskulatur, heran. Die Gründe, die mich in der vorigen Arbeit bestimmten, die locomotorischen Wellen auf die Extension von Längsmuskeln als Ursache zurückzuführen, gelten bei genauerer Betrachtung alle in erhöhtem Maasse für die Limaxsohle. Wieder und wieder hielt ich die kriechende Schnecke ins grelle Sonnenlicht, welches nebenbei die Kriechbewegungen beschleunigt, und liess von den Wellen Schatten werfen, um mich von der Gerinnung in der Action zu überzeugen; wieder und wieder constatirte ich, dass die Wellen zwischen Sinus und Haut, in dem, was wir jetzt die weisse Sohle genannt haben, sich abspielten. Der Ausschluss einer Querfasercontraction als Wellenursache konnte nicht schärfer sein, die Wellen reichten von der linken Grenz-

furche bis zur rechten, ohne dass die Breite der weissen Sohle in dieser Linie im Geringsten geändert wäre. Einige weitere Beobachtungen traten hinzu, um die Erklärung, die ich gegeben, immer mehr zu sichern. Es erschienen häufig in der weissen Sohle kleine weissliche Körperchen, unregelmässig zerstreut, einmal bis zu zehn in einem Felde zwischen zwei Wellen. Sobald eine Welle an ein Körperchen herantritt, wird es (durch die Expansion des gerinnenden Eiweisses) ein Stück nach vorn geschleudert, worauf es ruht, bis die nächste Welle es wieder weiter treibt. Ferner tauchen, bei rechter Beleuchtung, in der weissen Sohle hie und da Fädchen auf, die sich quer durch sie hindurchspannen, oft als Verlängerungen der weissen Streifen in der schwarzen Sohle erscheinend, oft nicht oder nicht deutlich. Kommt an diese eine Welle und geht über sie hinweg, so sieht man sie, so fein sie sind, deutlichst in einem Bogen nach vorn flottiren, wobei ihre seitlichen Punkte in der Grenzfurche fest bleiben; nachdem die Welle darüber hinweg ist, sinken sie wieder in die gerade Querlage zurück. Der Verlauf ist ganz derselbe, als wenn ein Seil, das an zwei Pflocken im Wasser nahe der Oberfläche horizontal ausgespannt ist, durch eine starke Welle bogenförmig nach der Wellenrichtung sich krümmt und nach ihrem Verschwinden in die Ruhelage zurückpendelt. Die Natur erwähnter Körnchen und Fädchen, sowie die weitere Ausführung dieser interessanten Versuche soll später erörtert werden, wo diese Dinge von noch grösserem Belange sein werden. Hier genügt es, die Expansionskraft der Welle an ihrem vorderen Rande, wo die Gerinnung stattfindet, demonstrirt zu haben.

Es müssen also die locomotorischen, extensilen Fasern in der weissen Sohle liegen. Ein Blick auf die Fig. 5 A lässt demnach erkennen, dass ich mit der früheren Behauptung, die Längsmuskulatur der Schneckensohle sei die extensile, Recht hatte und Unrecht. Denn wenn die extensilen Längsmuskeln, den Versuchen am lebenden Thiere zufolge, in der weissen Sohle liegen, ohne darüber hinauszugreifen, so müssen die übrigen starken Längsbündel, die wir rings um die Drüse und durch die ganze Haut zerstreut gewahren, contractil sein. Wir erhalten also contractile und extensile Längsfasern; und da erhebt sich eine neue Schwierigkeit, die Frage nämlich nach der Grenze zwischen den beiden Fasersystemen gleicher Richtung und entgegengesetzter Function, die ich nicht bis zu voller Klarheit zu beantworten vermochte. Nicht jeder Querschnitt zeigt den Verlauf der Längsmuskeln so deutlich, wie Fig. 5. Hier sehen wir die weisse Sohle angefüllt mit ziemlich regelmässig geordneten Längsbündeln von einer annähernd gleichen Dicke, die indess immer die der Bündel des anderen contractilen Systems in der verticalen Querebene übertrifft. Im Umfange dieser Gruppe, wo die Kalknetze

beginnen, ist eine Zone ohne Längsbündel, die sich weiterhin wieder mehr, grösser und dichter einstellen. Hier haben wir, was wir wollten, die regelmässig geordnete Längsmuskulatur der weissen Sohle, welche in den subepithelialen Schichten der schwarzen Haut keinen Vertreter hat, und die verschieden starken, contractilen Bündel in der übrigen. Indessen weder in allen Querschnitten noch, und das noch viel weniger, in verticalen Längsschnitten, lässt sich der Gegensatz so gut demonstrieren. In letzteren namentlich bekommt man Längsmuskelbündel durch die ganze Dicke des Schnittes, oben freilich voluminöser und compacter, so dass man ungefähr sieht, in welcher Region des Querschnittes man sich befindet, sonst aber ohne genauere Trennung. Da muss man denn zu weiteren Mitteln greifen. Macht man die Längsschnitte durch die Sohle nicht eines in Alkohol getödteten und gehärteten Thieres, sondern eines unter grosser Dehnung erstickten, dem durch nachträgliche Einwirkung einer stärkeren Chromkalilösung eine gewisse Consistenz gegeben wurde, so bekommt man Bilder, wie Fig. 6 eins darstellen soll. Die oberen Längsmuskelbündel eines solchen Schnittes verlaufen gerade gestreckt, die unteren aber häufig etwas geneigt; und ganz unten am Epithel kreuzen sich zwei schräge Gruppen von Muskelbündeln, deren eine sich nach vorn zu, die andere nach hinten zu neigt, die eine stärker als die andere. An vielen Präparaten lässt sich nun zeigen, dass die eine Gruppe dieser Längskreuzfasern wie die andere übergeht in die untersten horizontal verlaufenden Längsbündel. Und wenn dieser Uebergang nicht in allen Präparaten gefunden werden kann, so ist doch überall soviel zweifellos, dass diese Bündel, deren Stärke und Regelmässigkeit dem Querschnitt der weissen Sohle von Fig. 5 A entspricht, nicht über eine gewisse Höhe hinausgehen, welche ungefähr durch die Lage des Sinus angegeben wird. Diese Regelmässigkeit macht es überall leicht, z. B. in Fig. 6, die betreffenden Bündel oder die umgebogenen Enden der unteren Längsbündel von den mehr oder weniger senkrechten, minder geordneten, feinen Fasern des contractilen Systems zu unterscheiden. Was aber in einem Präparat von einem erstickten Thiere, wie Fig. 6, besonders auffällt, ist der wellenförmige Verlauf der unteren Längsmuskeln (freilich wieder ohne deutliche Grenze nach oben) und ihrer einen Abschrägung nach vorn, weniger nach hinten, soviel ich mich wenigstens an den Präparaten über die Richtung noch orientiren kann. Nun hat aber der Erstickungstod die Eigenthümlichkeit, dass er eintritt unter möglichster Anstrengung der extensilen Muskulatur und maximaler Dehnung des Körpers, wobei die übrigen Muskelfasern in ihrer Ruhelage bleiben und nur von einander entfernt werden. Härtet man ein solches Thier, wobei es sich durch Wasserentziehung verkürzt,

so werden die contractilen Fasern einfach einander wieder genähert, die extensilen aber, deren Länge die Länge des Körpers bedingt, müssen sich, da sie völlig abgestorben und reactionslos sind, wohl von vorn her verkürzen, was nicht ohne die wellenförmige Biegung geschehen kann. Es erwächst also hieraus, denke ich, ein Beweis dafür, dass die gebogenen Fasern die Dehnung des Körpers veranlassten, dass also die geraden Längsbündel der weissen Sohle mit nach unten umgebogenen Enden die extensilen Fasern sind. Dass ich in der früheren Arbeit die Schrägfasern ausschloss von der extensilen Muskulatur, war wiederum richtig und falsch. Sie sind im Allgemeinen auszuschliessen bis auf die untersten Partien in der Längsrichtung. Die contractilen Längsfasern über den extensilen verlaufen in den beschriebenen Präparaten gerade, nicht geschlängelt, wie ich erwähnte. Waren sie beim Erstickungstode möglichst auseinandergezogen, so verschieben sie sich nachher beim Härten zwischen einander, ohne ihre Gestalt zu ändern. Die extensilen Fasern unterscheiden sich demnach von den contractilen Längsfasern dadurch, dass sie nur in einem Theil ihres Verlaufes eigentliche Längsfasern sind, mit ihren vorderen und hinteren Enden aber nach der Haut zu sich allmähig herabneigen. Man könnte sie recht wohl als langgestreckte Bogenfasern von geringer Krümmung (wenigstens in gedehnten Thieren) bezeichnen. Hiermit stimmen sehr gut überein horizontale Längsschnitte durch die weisse Sohle erstickter Thiere, welche nachträglich gehärtet wurden. Ausser mancherlei schwächeren Bündeln von Querfasern verschiedener Richtung sieht man, wie bei den verticalen Schnitten, parallele Längsmuskeln, deren Querschnitte völlig denen in der weissen Sohle von Fig. 5 A entsprechen. Aber diese Längsmuskeln, deren einzelne Fasern, wie in Fig. 6 unten, gewunden oder wellenförmig verlaufen, haben immer nur eine geringe Länge, die von der wahren Muskellänge wohl um ein vielfaches übertroffen wird. Die Erklärung liegt eben darin, dass der wirkliche Verlauf dieser Fasern kein geradegestreckter, sondern ein schwach bogenförmiger ist.

Noch könnte man fragen: warum ist es den im Erstickungstode verlängerten extensilen Fasern bei der Härtung des Thieres nicht gestattet, sich zwischen einander zu verschieben ohne Gestaltveränderung? Und warum biegen sie sich immer nur von der einen Seite, von vorn her, oder doch wenigstens mit Vorliebe und in stärkerem Maasse nur dort? Die Antwort kann erst gegeben werden, wenn wir das Verhältniss dieser Muskulatur zum Epithel kennen gelernt haben. Wohl habe ich oben das Epithel der weissen Sohle als ein einfaches Cylinderepithel bezeichnet; das ist es auch, ohne Pigment und Drüsen; nur wird seine Untersuchung dadurch complicirt, dass sich nicht, wie

bei der übrigen Sohle der Pigmentstreifen, eine innere Grenzlinie ziehen lässt, sondern dass sich die Muskelfasern zwischen die Zellfüsse einschieben und einkleiden. Einen solchen innigen Zusammenhang merkt schon das grobe Gefühl, wenn man die Sohle eines gut macerirten *Limax*, die freie Fläche nach oben, ausspannt und nun mit stumpfem Messer das Epithel abzuschaben sucht. Die schwarze Sohle verliert dabei leicht Epithel und Pigment und nimmt eine gleichmässig glatte Oberfläche von grauer Färbung an; nicht so die weisse; hier lösen sich allerdings stellenweise und zwar, falls nicht die gleiche Richtung des Striches die Ursache gewesen sein sollte, immer in unregelmässigen breiten Querlinien die Epithelzellen ab, ein grosser Theil indess bleibt hängen und schiebt sich zu flockigen Massen zusammen, die wiederum, soweit es eine so grobe Behandlung zulässt, Querlinien bilden. So fordert denn ein solcher Zusammenhang auf, die epitheliale Muskelendung näher zu untersuchen. Zu dem Ende machte ich durch eine in stärkerem Kalibichromicum lange Zeit hindurch macerirte weisse *Limax*sohle flache horizontale Schnitte und zerzupfte sie, so dass aus den einzelnen noch vom Epithel bedeckten Fetzen rings Muskelfasern und häufig deren Enden, noch mit dem Epithelgefüge daran, herausragten. Freilich verfällt man da wieder dem Schicksal, dass die Verwehung aller animalischen Organe im Schneckenkörper, wie anfangs betont wurde, keine Unterscheidung bestimmter Muskelfasern gestattet; doch dürfen wir wohl immerhin hoffen, dass uns namentlich die flach verlaufenden, d. h. extensilen Fasern zu Gesicht kommen. Diese Muskelfasern sind langgestreckt spindelförmig, mit meist reihenweise angeordneten Körnchen; und man kann an ihnen eine Bemerkung machen, die eine sonst von den Untersuchern mehr vernachlässigte Sache betrifft, das Sarcolemm nämlich. An unverletzten Fasern, glaube ich, wird man es kaum beobachten können; und man hat bisher wohl von Kernen gesprochen, die in den Spindeln, nicht aber von solchen, die auf ihnen liegen, also dem Sarcolemm angehören. Ist aber eine Faser, die schon geronnen war, an irgend einer Stelle zerrissen, wie in Fig. 40 c, so kann dabei an dieser Stelle das Sarcolemm sich falten und selbst ein wenig sich abheben; ja man bekommt den Eindruck, als ob manche der in der Literatur verzeichneten Streifenbildungen an diesen Muskeln auf das Sarcolemm zu schieben wäre; es kann selbst zweifelhaft erscheinen, ob die lange Fibrille in derselben Figur (wie man dergleichen äusserst lange und noch viel feinere Fäden in unseren Präparaten häufig antrifft) dem Muskelinhalt oder nicht vielmehr dem Mantel zugehört¹⁾. Hat man so hier das

1) Einige Tage, nachdem dies niedergeschrieben war, machte mich Herr Dr. VON IHERING brieflich auf feine — cuticulare? — Spiralfäden aufmerksam, welche er

Sarcolemm constatirt, so findet man Bilder (Fig. 40 *b*), wo die Muskelfaser am Ende plötzlich ihren Inhalt verliert, das Sarcolemm aber sich fortsetzt und zu einem offenen Trichter erweitert, der im Leben etwas umfasst zu haben scheint. Was das sei, sieht man ungefähr an Fig. 40 *d*, *f*, *h*. Die Muskelfasern hören plötzlich auf, ihr Contour erweitert sich (hier und da, wie in *d*, indem sich der Muskelinhalt spaltet und beiderseits fibrillär fortsetzt) und verliert sich in zellige Bildungen, welche in diesen Figuren jedenfalls nicht mehr ihre reinen Formen bewahrt haben, sondern einen Detritus mit mehrfachen Kernen enthalten. Auf ein ähnliches Verhalten deuten die Muskelfaserenden in Fig. 40 *e* und *g*; sie lösen sich in einige kurze, zugespitzte Fibrillen auf, die gewiss mit Abspaltungsfibrillen nichts zu thun haben und ebenfalls bereit erscheinen, Epithelzellengruppen zu umfassen oder zwischen sie einzudringen. Und ein solches Verhältniss erkennt man hie und da, wiewohl selten, in aller Klarheit. Fig. 40 *i* und *k* zeigt Muskelfaserenden, welche geradezu in einen Epithelzellenfuss übergehen oder daran sich ansetzen. Die Faser in *k* scheint sich zu spalten und zwei Zellen ihre Enden zuzusenden.

Gestatten wir uns die Annahme, dass die besprochenen Muskelfasern extensile Längfasern waren oder wenigstens, der grösseren Vorsicht halber, die, dass solchen auch, wie den contractilen Fasern der weissen Sohle, das geschilderte Verhältniss zukommt, so muss es nun völlig klar werden, warum die extensilen Längfasern in einem erstickten und nachher gehärteten Thiere die Verkürzung nicht, wie die contractilen Längfasern im Bindegewebe, durch Verschiebung ohne Form-

an den Fasern irgend eines Columellaris gefunden zu haben sich entsinnt, »die zur Extension des Muskels dienen würden«. Ich schulde ihm für die Mittheilung besonderen Dank; denn indem ich an der Identität der von uns beiden gesehenen Fäden nicht zweifle, so meine ich aus ihrem Vorkommen an den extensilen und an den evident contractilen Fasern schliessen zu dürfen, dass sie kaum zur Erklärung der conträren Wirkungen beider herangezogen werden können. Auch erlaubt die Natur der Fäden, mögen sie als cuticulare Ausscheidungen oder als streifige Verdickungen des Sarcolemms angesehen werden, schwerlich, sie als active Elemente zu betrachten; wohl aber können sie passiv als Verstärkungen des Sarcolemms eine Bedeutung haben und das vor Allem da, wo eine ergiebige Formveränderung des Faserinhalts einen besonders starken Mantel verlangt. Das passt vielleicht für den kräftigen Spindelmuskel, namentlich aber für die extensilen Fasern, bei denen die Bedeutung des Sarcolemmwiderstandes gegen eine übermässige Verlängerung öfters von mir erwähnt ist. Eine spirallige Anordnung solcher Fäden, wie sie von IHERING erwähnt, lässt sich zwar vielleicht aus Fig. 40 *c* folgern und würde gut für die Extension passen, durch welche sie in eine gestrecktere Lage kämen, um dann wieder in die Ruhespirale zurückzuschellen und die Fasern zu verkürzen; aber ich habe die freien Fäden immer langgestreckt und nicht gewunden gesehen.

veränderung mitmachen können, sie werden an beiden Enden in der Haut festgehalten und müssen sich, wenn die vorderen Hauttheile, die bei der Streckung im Wasser nach vorn gedehnt waren, bei der Härtung wiederum nach hinten herangezogen werden, verlängert, wie sie waren, biegen und schlängeln.

Hat sich nunmehr die extensile Muskulatur aus einer reinen Längsmuskulatur, wie ich sie früher beschrieb, nach genauerer Einsicht in eine bogenförmige verwandelt, deren Hauptantheil zwar eine sehr flache Wölbung hat, deren Enden aber sich vorn und hinten stärker neigen, um sich in der Haut zu befestigen, so muss auch die Ansicht von der Wirkungsweise dieser Muskulatur, die ich in der früheren Arbeit vorge tragen, eine Correctur erfahren, welche eine Schwierigkeit, die damals noch ungenügend aufgelöst war, zur grössten Zufriedenheit beseitigt. Ich benutzte die Expansion der nach vorn fortschreitenden Eiweissgerinnung in einer doppelten Richtung, einmal parallel zur Längsachse des Körpers, das andere Mal senkrecht zu ihr. Die erste Componente sollte die Verlängerung des Körpers bewirken, die zweite das Hervortreten der erhabenen Wellen und dadurch den Adhäsionsdruck. Die erste Wirkung ist verständlich und bleibt wie früher bestehen; bei der zweiten aber ist es nicht leicht einzusehen, wie die Summirung der Faserverdickungen an den Gerinnungsstellen eine so bedeutende Erhabenheit, wie die Wellen des freigehaltenen Thieres, erzeugen solle, und noch schwerer, was bei der anliegenden Sohle die verdickten Muskelfasern hindere, sich nach innen Raum zu schaffen, wie es doch unter anderen Umständen so leicht geschieht, was also den Adhäsionsdruck hervorbringe. Diese Schwierigkeiten werden durch die Kenntniss, die wir jetzt vom Verlauf der extensilen Muskelfasern gewonnen haben, völlig gehoben. Stellen wir uns jetzt eine Gerinnungswelle vor, so wird die Expansion in den oberen Bündeln gerade nach vorn wirken, um die vorderen Fasertheile zu verlängern, in den unteren gebogenen Bündeln aber nach unten und vorn, und das am meisten, wenn die Coagulation in den Faserenden an die Haut anschlägt. Das macht es klar, wie beim freigehaltenen Thiere die Welle erhaben vortreten muss; liegt aber die Sohle dem Glase an, wo die Bewegung jedes Hauttheiles nur der Glasfläche parallel geschehen kann, so muss die schräge Kraft sich in zwei Kräfte theilen, die eine parallel der Fläche oder die Bewegungs- und die andere senkrecht zur Fläche oder die Druckcomponente.

Das Verhältniss der Muskelenden zum Epithel trägt nicht nur, wie wir es eben sahen, zur Erklärung der äusseren Erscheinungen ein Wesentliches bei, sondern es giebt auch die Gelegenheit, ein mikroskopisches Beweismittel für die Muskelthätigkeit herbeizubringen. Es wurde

in der vorigen Arbeit eines in Alkohol getödteten Limax Erwähnung gethan, dessen Sohle die Wellen gleichsam fixirt hatte. Ich habe in Fig. 7 den betreffenden Körpertheil, etwas vergrössert, abgebildet. In zwei Linien, deren Distanz einer Wellenentfernung entspricht, sehen wir die Vorwölbungen, vorn zwei symmetrische, dahinter dieselben, durch eine Brücke verbunden. Zwischen beiden zeigt sich eine schwächere, etwas weniger regelmässige Welle fixirt, und ausserdem treten, namentlich nach hinten zu, regellos zerstreute, kuglige Erhabenheiten hervor. Dieses Sohlenstück wurde in seinen vorderen Theilen in verticale Längsschnitte zerlegt. An derartigen Präparaten (auch von anderen Individuen ohne die charakteristischen Vorwölbungen) befindet sich zunächst die gesammte Muskulatur, contractile und extensile, in straffer Ausrichtung, nirgends schlingelt sich eine Faser. Die contractilen Längsfasern zwingen durch die Körperverschmälerung die extensilen zu stärkeren Bogen, daher ihre beiderseitigen Enden steiler abfallen, wie solche regelmässig gekreuzte Bündel an Fig. 8 den Hauptantheil haben. Dieser Schnitt geht durch eine der kleineren Vorwölbungen von Fig. 7. In seiner Wölbung ist von einem gewöhnlichen Epithel so gut wie nichts mehr wahrzunehmen; an seine Stelle tritt eine Menge grosser, rundlicher oder länglicher, eng gedrängter Ballen von einem matten Glanze, wie er gar keinem anderen Gewebe zukommen kann, als den Muskeln (denn von Bindegeewebe, Muskeln, Nerven und Epithel kann hier allein, wie oben erörtert, die Rede sein). Es fragt sich nun, ob entweder der Muskelinhalt in die Epithelzellen ausgeflossen ist (wie es an diesem leider ungefärbten Präparate erscheint und mit der Endigung der Muskelfasern im Epithel nicht unvereinbar wäre), oder ob die Epithelzellen verdrängt sind. Aufschluss darüber giebt Fig. 9. Durch eine frisch in Alkohol gehärtete und mit Picrocarmin gefärbte weisse Sohle sind horizontale Schnitte gelegt. Sie war ein wenig nach unten convex gebogen; daher jeder einiger-massen flache Schnitt ein Rechteck ist, dessen Inhalt Muskeln und dessen kurze Parallelseiten Epithelzellen bilden. Da aber auch auf dieser Sohle kleine kuglige Hervorwölbungen sich finden, so sitzt einer kurzen Seite eines oblongen Schnittes ein rundliches Stückchen an, das in Fig. 9 abgebildet ist. Die beschriebenen Verhältnisse erheben es also zur Gewissheit, dass wir hier einen horizontalen Schnitt durch eine ganz kleine kuglige Wölbung vor uns haben. Während hier der unveränderte Epithelsaum, von dem ein Stück mit gezeichnet ist, aus gewöhnlichem Cylinderepithel besteht, so treffen wir in der Vorwölbung auf dieselben Muskelfasererweiterungen, wie in Fig. 8, bald rundlich, bald unregelmässig polygonal, und zwischen ihnen, sowie an ihrem äusseren Rande, bleiben die zusammengedrückten Epithelzellen als unregelmässige kleine

Gebilde an ihren Kernen deutlich. Dass wir aber erweiterte Muskelfaserenden vor uns haben, wird theils aus der Färbung, theils aus der häufig erhaltenen kleinen inneren Höhle (Fig. 8), die ja für die Schneckenmuskelfaser bezeichnend ist, theils aus der Unmöglichkeit, eine andere Erklärung beizubringen, klar. Wenn in Fig. 8 der Zusammenhang zwischen den aufgeschwollenen Faserenden und den Fasern nicht mehr ersichtlich, so hat das seinen Grund einerseits in der Lage von Kernen, welche den Epithelzellen oder dem Bindegewebe angehören und theilweise gezeichnet sind, zwischen Fasern und Enden, andererseits in der gegenseitigen Verdrängung der erweiterten Enden, welche es an und für sich unwahrscheinlich macht, dass jetzt noch die Faser mit ihrem zugehörigen Ende in dieselbe Verticalebene falle. Doch genügt ein Blick auf Fig. 8, um zu überzeugen, dass die Enden den von links herabsteigenden Bündeln, welche die vorderen Faserenden sind, angehören, sind doch die hinteren Enden derselben ohne Erweiterung his zur äusseren Hautgrenze erhalten, ist doch der äussere Contour der Welle nach vorn umgekippt, wie bei jeder auf den Strand sich stürzenden Wasserwelle. Diese Wellenform, welche der oben geschilderten äusseren Erscheinung an der frei gehaltenen Schnecke entspricht, ist an allen Vorwölbungen eines und desselben Schnittes dieselbe und gleichgerichtet, und nur hie und da ist auch am hinteren Rande eine schwache Abschnürung bemerkbar, was besonders zu interpretiren überflüssig. So brauchen wir denn nur noch die auf der Hand liegende Erklärung der Erhabenheiten in Worte zu fassen: Die überwiegende Kraft der numerisch viel stärkeren contractilen Fasermasse gestattet es der extensilen Muskulatur, welche durch den Alkoholreiz gleichfalls zur krampfhaften Thätigkeit angeregt wird, nicht, in der Faser- und Sohlenverlängerung, welche sie, allein thätig, hervorrufen würde, ihren Ausdruck zu finden, daher die nach vorn gerichtete Expansion die vorderen Faserenden erweitert und, soweit es nicht durch die Nachbarelemente gehindert wird, kugelförmig auftreibt.

Hiermit dürfte, wie mir scheint, die Lehre von der extensilen Muskulatur als Ursache der locomotorischen Wellen für *Limax* gesichert sein. Auf *Helix* und *Arion* habe ich meine Untersuchungen nicht bis zum erschöpfenden Détail ausgedehnt, doch fand ich bei oberflächlicherer Betrachtung nichts, was mir der Ausdehnung derselben auch auf sie zu widersprechen schien. Einmal nahm ich an einer *Helix*sohle sechs unregelmässig zerstreute halbkuglige Erhabenheiten wahr und glaubte schon, ähnliche Wirkungen der extensilen Fasern, wie bei *Limax*, vor mir zu sehen. Die nähere Untersuchung liess jedoch als Ursache der Auftreibungen je eine Cyste mit orange-bräunlichem Inhalt erkennen,

wie solche noch vielfach tiefer im Fleische vorkamen und offenbar von Blasenwürmern herrührten. Als extensile Fasergruppe liess sich dagegen eine dichte Lage von Bogenfasern nahe dem unteren Epithel nachweisen, Bogenfasern von sehr grossem Krümmungsradius, also den Längsfasern noch näher stehend als bei Limax. Bei Arion ist die Untersuchung am schwierigsten, weil die Unterhaut auch der Mittelsohle zu reichlich mit Pigment durchwebt ist. Doch zeigen auch hier feine Längsschnitte, dass in den erwähnten Brücken zwischen den subcutanen Lacunen schräge Faserenden, wie beim Limax, in die Haut herabziehen.

Noch darf dies Capitel nicht verlassen werden, ohne dass eine oben aufgeworfene Möglichkeit erörtert wäre. Als ich zeigte, dass die weisse Sohle von Limax unter dem Sinus ein Schwellgewebe ist, fragte es sich, ob für die locomotorischen Wellen die Circulation Ursache — oder Hülfe sei. Dass sie erstere nicht sein kann, braucht, denke ich, nicht nochmals bewiesen zu werden, da die wahre Ursache so klar am Tage liegt. Letztere indess ist sie gewiss insofern, als die weisse Sohle ihre locomotorische Thätigkeit nicht entfalten kann, wenn sie etwa durch die Wirkung der senkrechten Fasern in die schwarze eingezogen und dabei, wie es anders nicht möglich, ihres Blutreichthums beraubt, abgeschwellt ist. Ihre Vorwölbung geschieht sicher nur dadurch, dass ein Blutstrom kräftig durch den mittleren Sinus getrieben wird. Dieser giebt seine Zweige nach unten ab und füllt damit das Schwellgewebe. Wie stark unter natürlichen Verhältnissen im Ruhezustande des contractilen Systems die Blutzufuhr in die weisse Sohle ist, zeigt Fig. 5 B, der Querschnitt durch die Sohle eines erstickten Limax. Es wird also jedesmal, bevor die locomotorische Thätigkeit beginnt, durch die Blutcirculation die weisse Sohle so weit geschwellt werden, dass sie ein wenig über die schwarze hervorragt oder doch mit ihr die Fläche theilt, um mit Sicherheit die Unterlage zu berühren; dann erst beginnt das Wellenspiel. Dabei leistet aber der Blutreichthum der weissen Sohle während der Thätigkeit noch ein zweites, die reichliche Ernährung nämlich der activen Fasern, deren kräftiger Stoffwechsel aus Bildern, wie Fig. 8 und 9, mit Sicherheit geschlossen werden kann. Zu einer solchen zweifachen Leistung, Schwellung und Ernährung der extensilen Sohlentheile, passen ebensogut, wie bei Limax, die Befunde bei Arion und Helix. Von ersterem habe ich gesagt, dass selbst die stark eingezogene Mittelsohle noch ein weites subcutanes Lacunensystem zeigt. Die Bluträume müssen beim kriechenden Thiere wahrhaft enorm sein. Sie treten in den Seitentheilen schon in der contrahirten Sohle, wo diese doch viel weniger zusammengezogen sind, gegen die Mitte weit zurück. Wie viel grösser wird der Unterschied

beim lebenden Thiere sein! Einen medianen Sinus habe ich nicht wahrgenommen. In Querschnitten durch die gehärtete Helixsohle bemerkt man Lacunen in geringer Anzahl durch die ganze Fläche zerstreut, der Wellenbreite gemäss. Ob übrigens der Sinus der Mittelsohle von *Limax* eine Fortsetzung der Pedalarterie ist, die zwischen den unteren Schlundganglien hindurchtritt, habe ich zu eruiren unterlassen.

Bis hierher zielte meine Abhandlung darauf ab, die Behauptungen der früheren Arbeit über die extensile Muskulatur sicher zu stellen oder zu corrigiren; und ich hoffe, es ist deutlich geworden, was die locomotorischen Wellen sind; noch fragt es sich, wie sie entstehen oder wovon sie erregt werden. Diesem Punkte, der Untersuchung der motorischen Nerven der extensilen Fasern, wende ich mich jetzt zu. Ich vermuthete damals, die von SEMPER entdeckten, netzförmigen Commissuren in der *Limax*sohle, die ich aus von IHERING's Arbeit über *Peronia* entnahm (über die systematische Stellung von *Peronia* und die Ordnung der Nephropneusten v. In. p. 3), würden die fraglichen Muskelfasern versorgen und so die Lage der Welle quer über die Sohle vermitteln. Ich bemerkte nachher unter dem Mikroskop einiges von diesen Nerven, wie ich aus meinen Notizen vom Frühjahr ersehe, ich glaubte, jedem Pedalnervenpaare entspreche eine netzförmige Commissur, und hielt in diesem Sinne im Juni einen Vortrag über das hier behandelte Thema auf der naturwissenschaftlichen Provinzialversammlung in Magdeburg, über den in der Zeitschr. f. d. ges. Nat. (1878. III. Heft) referirt ist. Jetzt erst liegen mir die SEMPER'schen Aufsätze vor, und ich bin im Stande, über die Sachlage an der Hand meiner Präparate Aufschluss zu geben. Es soll hier nur das Thatsächliche vorgebracht werden, die morphologische Verwendung erst unten. In dem einen Aufsatz (Einige Bemerkungen über die Nephropneusten v. IHERING's Arbeiten aus dem zool. zoot. Institute zu Würzburg, Bd. III, 1877) sagt SEMPER p. 480: »Bedenklicher erscheint mir v. IHERING's Begründung der Arthrocochlida und Platycochlida; denn das Strickleiternnervensystem, welches er bei *Chiton*, *Haliothis* und *Fissurella* entdeckt hat, kommt zum Theil etwas metamorphosirt, auch echten *Platycochliden* zu (*Vaginulus*, *Onchidium*, *Limax*)«. Weiterhin ist hier von *Limax* nicht wieder die Rede. An der anderen Stelle (Ueber Schneckenaugen vom Wirbelthiertypus nebst Bemerkungen etc. Arch. f. mikr. Anat. XIV. 1877) heisst es p. 423: »Noch viel schöner entwickelt sind die Ganglienknoten der Pedalnerven bei *Limax*; die Quercommissuren sind hier indessen vielleicht aufgelöst in ein unregelmässiges Netz«. Hätte ich diese Bemerkungen vor der vorigen Arbeit gelesen, ich hätte sie vielleicht zu unbestimmt gefunden, um sie theoretisch zu verwerthen. In der That stellt sich der Sachverhalt nicht ganz

so, wie SEMPER glaubt, oder doch wenigstens am *Limax cinereoniger* nicht ganz so. Ohne den Leser auf den vielen Umwegen, auf denen ich zum Ziele gelangte, zu ermüden, gehe ich direct auf die beweisenden Präparate los. Man kann zunächst die Commissuren der Pedalnerven, zum Theil wenigstens, makroskopisch präpariren. Dazu wird die Sohle eines erstickten und gut macerirten Thieres abgelöst und ausgebreitet; danach wird, wie ich's oben beschrieb, die Drüse und das Gewebe bis zum Sinus weggenommen, so dass man den Schwellkörper vor sich hat; nun lassen sich mit der Pincette noch allerlei verschiedene zarte Muskelhäutchen über die ganze Oberfläche weg loslösen, worin man bei geeigneten Thieren fortfahren kann, bis die Haut nur noch Epitheldicke besitzt (wie ich solche Präparate von *Arion* unter dem Mikroskop gehabt habe); indessen das wäre zu weit gegangen, und man muss mit der Loupe den richtigen Zeitpunkt controliren, wo ein Bild erscheint, das Fig. 4 zeigt (Vergr. 5:2). Ich habe auf eine ganze Strecke hin das Präparat mit möglichster Treue wiederzugeben versucht. Seitlich von der weissen Sohle verlaufen da auf der schwarzen in einer Horizontalebene die Verästelungen der Pedalnerven (dass es diese sind, lässt sich an ähnlichen Präparaten mit Sicherheit nachweisen). Jeder Pedalnerv gabelt sich in zwei Zweige, von denen der eine nach vorn, der andere nach hinten zieht, beide ungefähr in derselben Richtung. Auf ihrem Wege geben sie nach aussen und innen Aeste ab, ausser diesen aber bilden ihre Enden noch ein Astwerk, so dass die vorderen Bahnen eines Nervengebietes mit den hinteren des davor gelegenen zusammenkommen. Die äusseren Aeste sieht man sich mannigfach verzweigen und theilen; die inneren aber laufen meist erst etwas nach hinten und biegen dann in der weissen Sohle in die Querrichtung um, wo sie von beiden Seiten einander zueilen und verschmelzen, also echte Commissuren bilden. An dem makroskopischen Präparat lassen sich zwar bei weitem nicht alle Commissuren quer herüber verfolgen, sondern nur ein verhältnissmässig kleiner Theil, ein anderer aber erscheint doch wenigstens partiell in der weissen Sohle, und man kann wahrnehmen, dass der geringste Abstand zwischen zwei Commissuren sich immer gleich bleibt, dass aber die weiteren Entfernungen zweier Commissuren Multipla sind jenes geringsten, so dass sich schon hieraus vermuthen lässt, die Commissuren möchten sich in jenem Minimalabstand regelmässig einander folgen. Weiterhin constatiren wir an einem derartigen Präparat häufige Anschwellungen an den Knotenpunkten der Nerven, feinere Aeste der Commissuren und endlich die Verbindung zweier nicht ganz symmetrisch gelegenen Pedalnerven durch eine Commissur. Letzterer Punkt ist der Beachtung besonders werth. Die Verzweigungspunkte der Pedal-

nerven liegen sich nicht so streng symmetrisch gegenüber, wie es zuerst den Anschein hat, noch weniger ihre Verbreitungsbezirke; und so geschieht es, dass eine Commissur etwa an einem linken Nerven ein hinterer Ast ist, am rechten aber ein vorderer. Die genauere Nervenverbreitung muss natürlich unter dem Mikroskop studirt werden; dazu wird einem macerirten *Limax* das Sohlenepithel möglichst abgeschabt, dann wird die Sohle ausgespannt und bis zum Sinus oder Schwellkörper blossgelegt. Jetzt übergiesst man sie, zu einem alten Mittel greifend, mit starker Essigsäure, bis sie gleichmässig durchscheinend geworden ist, spült wieder gut mit Wasser ab (um eine zu starke Schrumpfung zu vermeiden), schneidet ein oblonges Stück der weissen Sohle, Theile der schwarzen als Rand mitnehmend, heraus und bringt es, die Epithelseite nach unten, in Glycerin auf den Objectträger. An derartigen Präparaten habe ich die Commissuren aus allen möglichen Sohlentheilen festgestellt; von dem klarsten indess habe ich einen Theil mit aller der Liederlichkeit, mit der sich derartige Dinge präsentiren, in Fig. 2 zu zeichnen versucht. Das Stück war 4 cm lang und enthielt sechs Commissuren, alle in dem Abstand, wie die dargestellten vier. Diese Commissuren geben nun, meist unter rechten Winkeln, nach vorn und hinten zahlreiche Aeste ab, die sich unter einander verbinden zu einem reichen Netz; doch in verschiedener Weise. Um alle Aeste wahrzunehmen, muss man den Focus bewegen, und da bemerkt man wohl, dass ein Ast von einer Commissur ausgeht, unter der nächsten wegstreift und sich erst mit der nächstnächsten verbindet. Kurz, die Mischung der Nervenfasern muss auf ganze Strecken hin die innigste sein. Die meisten Verzweigungspunkte sind zu Ganglien angeschwollen, deren grösste manchmal gar nicht an den Hauptcommissuren, sondern an irgend einem anderen Knoten des Netzes liegen. Ausserdem offenbart eine stärkere Vergrösserung auch bipolare Ganglien, welche einem unverzweigten Nerventheile eingelagert sind. Diesen Ganglien begegnet man häufig auf Querschnitten an den vordersten Stellen der weissen Sohle. Bei kleineren Ganglien wird ein innerer Faserstrang (vielleicht eine Punktsubstanz LEYDIG's) von einem Zellenlager umrandet, bei grösseren sah ich, was freilich der allgemeinen Regel vom Bau der Molluskenganglien nicht ganz entsprechen würde, durch und durch Zellen, und diese von mässiger Grösse, etwa den Epithelzellen an Umfang gleich, also zu den kleineren Nervenzellen zählend, wie wir einen derartigen Belag etwa vom Ganglion des Fühlerknopfes kennen. Bei schärferer Vergrösserung sieht man ausser den Netznerven von den Ganglien häufig noch ganz feine Fäden abgeben, welche sich in der Umgebung verlieren: und dasselbe gilt von vielen Enden stärkerer Netznerven.

Der Abstand der Commissuren von einander berechnet sich aus dem vorliegenden Präparat, wenn man die Schrumpfung berücksichtigt, auf 2—3 mm, dieselbe Distanz wurde gefunden bei der makroskopischen Präparation, und dieselbe trennt die weisslichen Querstreifen in der schwarzen Sohle beim lebenden Thiere (siehe Fig. 2 der vorigen Arbeit), welches wir jetzt ins Auge fassen. Ich habe die verschiedensten Interpretationen gesucht für diese Streifen; aber immer und immer wieder finde ich in meinen Notizen die Bemerkung: die Erklärung für diese Streifen wurde noch nicht gefunden trotz der grössten Aufmerksamkeit, aus dem einfachen Grunde, weil ich die Möglichkeit einer Erzeugung der locomotorischen Wellen durch Quermuskeln allzu peinlich prüfte und immer wieder nach diesen suchte. Diese Streifen sind in ihrem inneren Ende an der weissen Sohle nichts als die Commissurenanfänge; die äusseren Enden als Fortsetzungen ihrer Schutzfurchen werden aus der nächsten Anmerkung sich erklären. Oben habe ich der Querschnitte Erwähnung gethan, an deren Bewegung man den treibenden Stoss der Wellen erkennt, sie sind die Fortsetzungen der Querstriche der schwarzen Sohle in der weissen, die Commissuren; an demselben Orte bemerkte ich, wie sich die Wellenwirkung noch besser studiren lasse an kleinen, weisslichen, unregelmässig in der transparenten weissen Sohle zerstreuten Pünktchen, es sind die Ganglien. Meine Beobachtungen über ihre Lage, über die Kalkverbreitung, über das Bindegewebe schliessen jede andere Erklärung aus. Und so ergiebt sich die wunderliche Thatsache, dass alle jene Commissuren von Limax, welche der Gegenstand eines literarischen Streites geworden sind, mit den Hauptganglien ihres Verbreitungsbezirks am lebenden, kriechenden Thiere sich dem freien Auge darstellen. Ein wenig Sonnenschein ist das ganze Geheimniss. — Wie die Commissuren, die inneren Ausläufer der Pedalnerven, sich gegenseitig Fäden zusenden und ein Netz bilden (ohne indess netzförmig aufgelöst zu sein), so auch die äusseren in der schwarzen Sohle. Es fehlen hier die regelmässigen Querzweige, welche den Commissuren entsprechen würden, und das Netz enthält ganz ungeordnete polygonale Maschen¹⁾.

1) Eine solche Nervenetzbildung beschränkt sich indess nicht auf die Sohle. Mir liegt ein Präparat vor vom Rücken, wo nach Epithel- und Pigmentabstreifung ein gleiches deutlich sich darstellt, wie das in der schwarzen Sohle. Wenn man die Furchen bedenkt, die der Verlauf der Commissuren in der gerunzelten schwarzen Sohle erzeugt, so kann man sich dem Eindrücke kaum verschliessen, als entspräche die Form des Rückennetzes auch der Hautfurchung an derselben Stelle. Die Untersuchung dieses Punktes stösst auf manches Hinderniss, deshalb weil man erst Epithel und Pigment abschaben und die Haut ausbreiten muss, so dass von der Furchung nichts mehr zu sehen. Da indess die Querschnitte der schwarzen Sohle mit

Der Nachweis, dass die weissen Streifen in der schwarzen Sohle dem Nervenverlauf ihr Dasein verdanken, hilft uns über eine grosse Schwierigkeit in der ganzen Lehre von der extensilen Muskulatur hinweg. Diese Streifen haben nämlich im Allgemeinen den Verlauf, dass ihr äusseres seitliches Ende weiter vorn liegt, als ihr inneres an der weissen Sohle. Ich habe in Fig. 2 der vorigen Arbeit gerade einen Limax gezeichnet, wo das so wenig als möglich hervortritt, wie denn bei der Unbestimmtheit der Körperform eben eines Weichthieres auch eine solche Lage gelegentlich vorkommt. Um so klarer ist die gewöhnliche Richtung der Streifen an Fig. 4 jener Arbeit bei Arion. Dessen Nerven s. u.; hier bemerke ich nur, dass die weissen Streifen in der schwarzen Limaxsohle gewöhnlich so verlaufen, wie die schwarzen dort bei Arion gezeichnet sind. Lange genug habe ich da die Frage erwogen: wie kommt es, dass die Streifen, die doch anscheinend eine quere Richtung haben, wie etwa die Furchen am unteren Rande der seitlichen Leibeswand, beim Kriechen mit dem Aussenrande weiter voraus sind, als mit dem inneren, während doch die nach vorn verlängernde Kraft der Wellen innen wirkt, also eine umgekehrte Streifenrichtung erzeugen müsste! Das erklärt sich nun prächtig aus unserer Fig. 4, aus dem Commissurenverlauf. Jede Commissur bildet einen nach vorn concaven Bogen, die Concavität ist seitlich, noch in der schwarzen Sohle, am stärksten, in der Mitte flacht sich der Bogen bis zur geraden Linie ab. Die einfachste Ueberlegung zeigt, dass der Bogen, wie bei allen solchen Verhältnissen, am gekrümmtesten sein muss bei den hintersten Commissuren; ist doch die Summe der Pedalnerven eine Art von Cauda equina, wo die vordersten Paare ein wenig nach vorn laufen, die nächsten senkrecht herab und die weiteren immer geneigter nach hinten. So muss die Form und Vertheilung der Commissurenbogen etwa die sein, wie sie die

den Nerven zusammenfallen, so macht eine Coincidenz zwischen der Form des Furchen- und der des Nervennetzes am Rücken auch gewiss eine räumliche Zusammengehörigkeit sehr wahrscheinlich. Ich suchte am Fühler zu einem bestimmteren Ziele zu kommen, doch umsonst. Hier laufen aus den Ganglien des Knopfes etwa zwölf Nervenstämmchen parallel in der Haut herab, zwei auch einmal eine Commissur bildend oder doch verschmelzend. Indess wird hier, dem feineren Furchennetz und der hohen Sensibilität entsprechend, auf diese gröbere Nervenvertheilung schwerlich Gewicht zu legen sein, im Gegentheil scheint mir die Uebereinstimmung zwischen der Gefühlsfeinheit der verschiedenen Körperstellen und dem Furchenverlaufe (wobei vom Mantel abzusehen) eher für als gegen meine Auffassung zu sein. Hier liegt vielleicht der Schlüssel zum Verständniss der eigenthümlichen Hautrunzelung der Landschnecken. Sie ziehen ihre Nervenstämmchen in der Haut, in der sie der allgemeinen Anlage nach liegen, mehr ins Innere des Körpers zurück, zum Schutz gegen Verwundungen oder Lufteinflüsse, ähnlich wie bei uns die grösseren Nervenstämmchen mit den Arterien die geschütztesten Stellen aufsuchen.

schwarzen Striche bei Arion (Fig. 4 der vorigen Arbeit) angeben. Kurz, diese Betrachtung zeigt, dass die weissen Streifen in der schwarzen Limaxsohle von Natur keine Querstriche sind, sondern schräg verlaufen, so dass ihre äusseren Enden weiter vorn liegen als die inneren. Wenn also die vorn dehnende Kraft der locomotorischen Wellen in der weissen Sohle die inneren Enden am meisten nach vorn treibt, während die äusseren Sohlentheile nur mittelbar und später die Bewegung mitmachen, so werden die schrägen Striche zu Querstrichen werden, nur selten in die umgekehrte Richtung, wobei die äusseren Enden nach hinten schauen, umschlagend. Das Maximum ihrer Verschiebung, das wir beim Kriechen erwarten dürfen, ist der Uebergang in die quere Richtung, und das habe ich in Fig. 2 der vorigen Arbeit dargestellt.

Ich trete jetzt an die Frage heran, ob das Commissurensystem der weissen Sohle mit seiner Verzweigung sensitiv oder motorisch sei. Die Schwierigkeit, die sich hier dem exacten Nachweis durch die Darlegung der peripherischen Enden der betreffenden Nerven entgegenstellt, liegt wiederum in der Verschwommenheit der animalischen Organe bei den Weichthieren. Die Nerven haben im Fühler kaum eine andere Mächtigkeit als hier; sie sind offenbar grösstentheils sensitiv. Gleichwohl wird man eine solche Function nicht allen subcutanen Nerven zusprechen dürfen, am wenigsten in der nicht eben sehr reizbaren Sohle. Der Gesichtspunkt, von dem aus man die Nerventhätigkeit eines Körpertheiles zu beurtheilen haben wird, ist das Verhältniss zwischen seiner Reizbarkeit und seinem Nervenreichthum. Wo letzterer sehr gross bei geringer Reizbarkeit, werden die Nerven kaum dem Gefühl dienen können; wo aber eine hohe Reizbarkeit mit grossem Nervenreichthum zusammenfällt, sind sie im Wesentlichen als sensitive zu deuten. Nun scheint allerdings die weisse Sohle von *Limax* nicht eben unempfindlich zu sein, da wir sie in der Ruhe oft in die schwarze, wie aus Vorsicht oder zum Schutz, einsinken sehen; aber diese scheinbare Empfindlichkeit wird doch reichlich aufgewogen durch ihre Bestimmung, beim Kriechen mit Energie der Unterlage aufgedrückt zu werden, ein Verhalten, das einer besonderen Reizbarkeit dieses Hauttheiles schnurstracks widerspricht, wie denn der Fühler der Landschnecken nur eben die allerzarteste Berührung duldet. Kann also die Empfindlichkeit der weissen Sohle durchaus als keine hervorragende bezeichnet werden, so contrastirt damit um so mehr der ganz auffallende Nervenreichthum. Daraus schon wird es wahrscheinlich, dass wir motorische Nerven vor uns haben. Noch viel mehr aber spricht dafür die auffällige Coincidenz der Commissurenrichtung mit der Wellenrichtung. Nirgends in der Sohle, ja in der Haut überhaupt, haben wir eine Erscheinung, etwa der Contractionsfurchen oder der Blutwellen,

welche so genau senkrecht zur Längsrichtung sich abspielte, wie die locomotorischen Wellen, und nirgends haben wir die gleiche Nervenrichtung, als an eben der Stelle, so dass die Erzeugung der Wellen durch die Reize des betreffenden Nervensystems wohl sicher gestellt ist. Dazu kommt die oben angeführte anatomische Thatsache, dass die Verzweigung des Commissurensystems nicht nur unmittelbar unter dem Epithel, sondern durch die ganze Dicke des Schwellkörpers, also der extensilen Muskulatur statt hat. Leider sind wir bis jetzt nicht in der Lage, die Nervenenden an den Muskelfasern der Schnecken zu kennen, worüber ich mich gelegentlich ausgesprochen habe. Der Grund wird wiederum hauptsächlich in der Verfilzung von Nerven und Muskeln in der Haut, sowie in der Marklosigkeit der Nerven, zu suchen sein. Das einzige, was ich in dieser Beziehung angeben kann, ist die in Fig. 10 a abgebildete Faser. Sie war aus der weissen Sohle auf eine viel längere Strecke herauspräparirt; man sieht nur das verdünnte Ende, an diesem einen Kern, der die ganze Breite der Faser einnimmt, also mit dem Kern im protoplasmatischen Achsenstrange nichts zu thun hat; zu diesem Kern tritt ein ganz zartes Fädchen, das ich mich nicht scheue für eine Nervenfaser anzusprechen. Freilich steht diese Beobachtung vereinzelt da, und es fehlt auch alle Sicherheit, dass ich eine extensile Faser vor mir hatte; und die Zusammengehörigkeit des Nervennetzes und der locomotorischen Muskulatur kann noch immer nur erschlossen, nicht demonstrirt werden. Eine Thatsache kann ich noch zur Stütze anführen. Bevor ich wusste, dass die feinen Fäden der weissen Sohle Commissuren seien, wollte ich experimentell die Lösung der Muskelnervenfrage versuchen. Ich schnitt vorn seitlich in die Haut eines grossen Arion und Limax ein, führte durch die Wunde einen Arterienhaken ein bis zur Körpermitte, drückte den Haken auf dem Boden der Leibeshöhle mit der Spitze gegen die Leibeswand auf der Wundseite und zog ihn so heraus, dass er an der Wand hinstreifte und was er gefasst hatte, Bindegewebe und Nerven, zerstören musste. Arion hatte dabei zu viel Blut verloren und ging nach einigen Tagen ein, nachdem der Fusstheil hinter der Wunde völlig erschlaft war; Limax dagegen begann sofort nach dem Versuch eifrig zu kriechen. Er hatte einen kaum merklichen Blutverlust erlitten, obwohl das Instrument mehrere Male möglichst genau bis zur Mitte auf drei bis fünf Wellenlängen eingeführt war. Während das Thier gerade aus kroch, zeigte sich an der Stelle, soweit der Eingriff geschehen war, die weisse Sohle viel gelblicher und weniger durchsichtig als im übrigen, doch konnte man auch hier, wiewohl bedeutend abgeschwächt, die Wellen hingleiten sehen. In diesem Sohlentheile trat nun in derselben Weise, wie es sonst die Commissuren thun, ein zickzackförmiger Mittelstreif

hervor, dessen Spitzen abwechselnd nach links und rechts in Commissuren ausliefen (Fig. 3). Dass diese merkwürdige Figur von den Commissuren und ihrer mittleren Verbindung herrührte, halte ich für unzweifelhaft. Ich vermeide jede Deutung des Befundes, da dergleichen Versuche gerade an Schnecken viel Missliches haben und von mir vor der Hand wieder aufgegeben wurden, ich glaube aber, dass immerhin durch dieses Experiment die durch einseitige Zerreissung von Pedalnerven hervorgerufene gleichzeitige Alteration von Commissuren und locomotorischen Muskeln bewiesen wird. Man wird nach allem diesen schwerlich noch zweifeln dürfen, dass das Commissurensystem von *Limax* seine Aeste zu den locomotorischen Muskeln schickt. Aus diesem anatomischen Zusammenhange erwächst aber eine Schwierigkeit für die Theorie. Die Messung ergab einen Commissurenabstand von etwa 2,5 mm, das gäbe 50—60 Commissuren in der *Limax*sohle. Wellen entstehen in ihr aber gleichzeitig bei grossen Exemplaren etwa 17—20, also der dritte Theil, wie denn auch die Wellendistanz in der vorigen Arbeit auf 7,5 mm angegeben wurde. Demnach kämen auf einen Wellenabstand drei Commissuren, und hierin liegt die Schwierigkeit. Man erinnere sich der Versuche über die stabilen Wellen bei *Helix*. Das Wichtigste, was sie zeigten, war die Existenz bestimmter Anfangs- oder Erregungslinien für die Wellen. Wenn eine stark belastete kriechende *Helix* durch Erschütterungen gezwungen wurde, einen neuen Willensimpuls auf die locomotorische Muskulatur wirken zu lassen, um dadurch den Adhäsionsdruck zu erhöhen, so traten zwischen den beweglichen Wellen ebensoviele feste dunklere Querstreifen von der Wellenfarbe, die stabilen Wellen, auf, bei stärkerer Belastung und Erschütterung von halber Breite und auf Kosten des betreffenden Antheiles der beweglichen Wellen. War das bewegliche Wellenspiel schon längst wieder im gewöhnlichen Gange, so blieb doch ein Schimmer der stabilen Wellen zurück, und sie wurden schliesslich mitunter dem geübten Auge auch an der unbelasteten Schnecke wahrnehmbar. Es läuft also darauf hinaus, dass für jede Welle eine bestimmte Querlinie besteht, von welcher die jedesmalige Erregung ausgeht. Weiter wurde dann das Fortschreiten der Gerinnungswellen von hinten nach vorn abgeleitet aus der Aufeinanderfolge der Hirnreize in jenen Querlinien in umgekehrter Richtung, den verschiedenen Nervenlängen entsprechend. Bei *Helix* wurde immer die ganze Sohle zugleich erregt und von Wellen überzogen, bei *Limax* nie ein hinterer Theil vor einem vorderen. Der Nachweis je eines Ausgangspunktes, einer Erregungslinie, in der Sohle für je eine Welle würde nun trefflich passen für das Commissurensystem von *Limax*, wenn da nicht das dreifache Uebergewicht der Commissurenanzahl

über den Wellennumerus dazwischenträte. Das Nächstliegende wäre die Annahme, welche in jeder dritten Commissur eine Erregungslinie für die Wellen erblickte. Leider wird sie durch keine anatomischen Thatsachen gestützt. Das Präparat, zu dem Fig. 2 gehört, enthielt sechs vollkommen ausgebildete Commissuren, die also zu zwei Wellenlängen gehören müssten; wir hätten unter ihnen zwei Erregungslinien zu suchen; doch habe ich durchaus keinen Unterschied an zwei derartig zusammengehörigen Commissuren bemerkt, dass sie sich etwa durch Stärke oder Ganglienreichthum vor den übrigen auszeichneten. Ich glaube, es bleibt nur ein Weg übrig, um zu einer einigermaßen deutlichen Erklärung zu gelangen: man muss annehmen, dass auf je ein symmetrisches Pedalnervenzweigpaar, wie es in die horizontale Verbreitungsebene übertritt, drei Commissuren kommen. Dann würden die Reize, die vom Hirn ausgehen, immerhin in Abständen, welche den Wellendistanzen gleichen, in die Sohle eintreten und die Bildung der stabilen Wellen oder Erregungslinien veranlassen. Die Nervenzweigpaare brauchten dabei nicht vollkommen symmetrisch zu liegen, wie sie es nicht thun, aber diese anatomische Ungenauigkeit, um den Ausdruck zu gebrauchen, würde ausgeglichen und in eine symmetrische verwandelt durch eine Commissur. Indess auch dies zu beweisen, gelang mir nicht. Bei einem Präparat, wie Fig. 4, blieben, Dank der Maceration und der schichtweisen Wegnahme des Gewebes, niemals die zutretenden Nervenzweige erhalten, diese mussten gelegentlich aufgefunden werden. Sollte aber auch die Hypothese von der Coincidenz der Erregungslinien mit zwei symmetrischen, durch eine Commissur verbundenen Nervenverzweigungspunkten der Wirklichkeit entsprechen, so darf ich nicht verhehlen, dass ich auch dann ohne eine weitere Annahme in der Erklärung nicht vorwärts kommen kann, nämlich die, dass in dem Nervengeflechte mit seinen Commissuren zwischen je zwei Erregungslinien der Reiz wieder umgekehrt, also von hinten nach vorn, den Wellen parallel, sich fortpflanzt und so Gerinnung und Wellen in dieser ihrer eigenen Richtung weiter leitet. Ich meine aber, dass diese Annahme einen sehr hohen Grad von Wahrscheinlichkeit für sich hat. Man wird in Anbetracht der Wirkungsweise der Wellen und der Nervenbildung den Eindruck kaum von sich weisen können, als läge in dem locomotorischen Muskel- und Nervensystem mehr ein unwillkürlich thätiger, automatischer Apparat vor, dessen Bewegungen ungefähr so vor sich gingen, wie die Peristaltik des Magens und der Därme, oder der Schlag des Herzens, nur mit dem Unterschiede, dass Beginn und Ende seiner Thätigkeit dem Willen, der Einwirkung des Centralnervensystems, unterliegt. Die Kette der massenhaften Ganglien, welche der

Sohle eingelagert und durch ein Nervennetz verbunden sind, hat gewiss die grösste Aehnlichkeit mit einem sympathischen Geflecht; und das Wellenspiel, einmal in Gang gesetzt, wickelt sich ab, wie die wurmförmigen Bewegungen des Darmes, unbekümmert um die sonstigen Bewegungen des Körpers. Man sehe z. B. die Biegung des Limax in Fig. 4. Der Bogen wird, denke ich, offenbar erzeugt durch Contraction der Hautmuskulatur auf der concaven Seite. Das hindert die Wellen nicht, in regelmässigem Verlauf über die Sohle weiterzugleiten¹⁾. Meine Ansicht ist die: Durch den Reiz eines Pedalnervenpaares wird das Commissurensystem in activen Zustand versetzt, in der Weise, dass es automatisch-rhythmische Bewegungen der locomotorischen Muskulatur veranlasst, wie die sympathischen Nerven unseres Herzens seinen Schlag. Die rhythmischen Reize und Bewegungen pflanzen sich aber in der Commissurenkette, sowie in der extensilen Muskulatur von dem Punkte an, wo die Thätigkeit des Systems ausgelöst wurde, stetig nach vorn fort, nicht nach hinten. Um die dahinter gelegenen Partien der Kette in Thätigkeit zu versetzen, muss der Anstoss von einem dahinter gelegenen Pedalnervenpaare ausgehen. Wie also unsere Herzganglien vom Cerebrospinalsystem beschleunigende und hemmende Fasern bekommen, so wird hier die Thätigkeit der Kette dem Hirn unterstellt, aber in erhöhtem Maasse, so dass sie erst durch den Willen in Action versetzt wird, sonst aber ruht, und ebenso aus der Action durch den Willen wieder in den Ruhezustand zurückversetzt wird. Die einmal ausgelöste Thätigkeit der Kette geht automatisch weiter, wie bei uns der Herzschlag oder die Peristaltik des Darmes. Dass aber der rhythmische Reiz nicht zu einer Contractionsperistaltik führt, sondern zu einer Extension, hat seinen Grund in der longitudinalen Anordnung der Muskelfasern. Wenn in den Ansatzpunkten der Pedalnerven oder den Erregungslinien, wie ich sie oben nannte, die nach vorn fortschreitende rhythmische Thätigkeit der Kette ausgelöst wird, so entsteht in demselben Augenblick an diesen Punkten in den locomotorischen Längsfasern eine Coagulation mit Expansion. Bevor das Gerinnsel gelöst ist, hat sich der Reiz nach vorn fortgepflanzt und zwingt die davor gelegenen Faserpartien zur Gerinnung. Weil dabei das vorige Coagulum noch eine feste Querwand bildet, so kann die Expansion des neuen Gerinnsels nur nach vorn wirken und

1) Ich habe eine Schwierigkeit, die gerade diese Bewegung zeigt, nicht unterdrücken mögen. Die Wellen gehen fort, genau in radiärer Richtung zum Krümmungsbogen. Die beiden Commissuren dagegen, die ich durchscheinen sah, kreuzen die Wellen. Ich denke aber, der Widerspruch, der darin liegt, ist nur ein scheinbarer und erklärt sich leicht aus der freien Lage der Commissuren direct unter dem Sinus in den grössten Lacunen des Schwellkörpers.

bringt die Extension der Fasern und die Verlängerung des Thieres hervor. Mit dieser Auffassung, die, soweit ich die Sache übersehen kann, sich mit allen Erscheinungen der Locomotion deckt, fällt dann die letzte Schwierigkeit fort, welche aus der Umwandlung der extensilen Längsfasern der vorigen Arbeit in Bogenfasern erwuchs. Ich suchte damals das Umsichgreifen der Coagulation nach vorn durch die Lösung in der gesammten noch nicht geronnenen Muskelsubstanz dahinter zu erklären. Dieses Moment mag auch jetzt mitwirkend bestehen bleiben. Es verliert aber an Werth, wenn die Längsfasern zu Bogenfasern werden. Jene mochten eine enorme Länge haben, die der Sohlenlänge kaum nachstand, diese können, auch wenn ihre Ausdehnung nicht bekannt ist (ich sah nur, dass sie beträchtlich den Abstand zweier Commissuren übertraf), doch nicht entfernt so lang geschätzt werden, da sonst nicht an allen Sohlenstellen, auch den hinteren, die arcadenförmige Insertion in der Haut bestehen könnte. Die Fortführung der Coagulation wird also jetzt nicht mehr allein auf die Lösung der Wellen von hinten her, sondern im Wesentlichen auf einen Fortschritt des Nervenreizes nach vorn zurückgeführt.

Liegt aber in der Commissurenkette mit ihren Ganglien und Verzweigungen eine Art sympathischen Systems vor, welches nur zu dem Willen in viel innigerer Beziehung steht, als die verschiedenen analogen Geflechte bei uns, so werden wir uns nicht wundern, wenn auch während der Thätigkeit des locomotorischen Nervenmuskelsystems, sobald durch äussere Reize, wie die Erschütterungen einer belasteten Helix, ein neuer, auf erhöhte Anstrengung abzielender Willensimpuls hervorgerufen wird, dieser an seinen Ansatzpunkten in jenem System, den Erregungslinien, zum sichtbaren Ausdruck gelangt in den stabilen Wellen, die ich früher beschrieben habe. Die Erklärung der dabei stattfindenden Wellenbreite bleibt dieselbe, die ich früher gab. Die Breite der stabilen Wellen ist im Moment der Entstehung etwa halb so gross, wie die der fortschreitenden, diese aber verschmälern sich in demselben Augenblick um die Hälfte, so dass sie den stabilen gleich werden; und der Grund liegt in der Constanz des coagulirbaren Myosinquantums in einer gewissen Muskelstrecke.

Aus dieser geänderten Auffassung erklärt sich auch deutlich das Verhalten der Limaxsohle in Fig. 7. Der Todeskrampf hat die Pedalnerven ergriffen, daher die überwiegende Gerinnung an zwei aufeinanderfolgenden Erregungslinien; die Commissurenkette war indess schon in Thätigkeit, daher die schwächere Quererhöhung zwischen beiden. So erscheint die Ausbildung der Quercommissuren in dem sympathischen Geflecht durchaus nicht überflüssig, da sie das gleichmässige, sym-

metrische Fortschreiten der Reizauslösungen in beiden Sohlenhälften bedingt.

Ich habe oben öfters Helix in die Discussion über das locomotorische Organ des Limax hereinbezogen, ohne vorher von seinem locomotorischen Nervensystem gesprochen zu haben. Ich betrachte daher jetzt die sympathischen Nerven der Helix- und Arionsohle. Bei beiden ist es viel schwieriger, der Sache auf den Grund zu kommen, als bei Limax, wie denn dessen weisse Sohle ein wahres Muster von Durchsichtigkeit ist. Mit makroskopischer Präparation habe ich bei Helix gar nichts erreicht, man sieht nur, dass sich die Pedalnerven zu beiden Seiten der Fussdrüse tief ins Sohlenfleisch hinabsenken. So nahm ich denn dieselbe Behandlung vor, die bei Limax zum Ziele geführt hatte. Die Thiere wurden erstickt und in schwachem Chromkali wochenlang macerirt. Die Sohle wurde ausgespannt und von oben aus weggenommen, bis eine ganz dünne, durchscheinende Schicht blieb. Essigsäure klärte sie auf, Glycerin conservirte sie. Man muss sich dabei hüten, Thiere mit dunklerer Haut zu nehmen; je heller, desto besser. An derartigen Präparaten von verschiedenen Exemplaren habe ich Nervengangliennetze wahrgenommen; als massgebend liegt mir jedoch ein Stück vor von einer halbwüchsigen Weinbergschnecke, es hat 17 mm Länge, und seine Breite, 12—15 mm, stellt es sicher, dass ich die ganze Sohlenbreite vor mir habe. Hierin finden sich anastomosirende Nerven von allen möglichen Richtungen, so dass auch die schrägen Nerven mehr vertreten sind als bei Limax. Doch stechen weder besonders starke, noch überhaupt quengerichtete Commissuren hervor. Es gelingt wohl leicht, von der linken Seite der Sohle in einer Zickzacklinie, die der geraden sich nähert, auf die rechte zu gelangen, aber eigentliche Quernerven fehlen. Versucht man, in der Längsrichtung des Körpers die Nerven zu verfolgen, so gelingt auch das, aber die Linie wird eine viel stärker gebrochene, sie weicht viel mehr von der geraden ab. Die Maschen, welche die Nerven bilden, sind meist Vierecke, Trapeze, deren Längsachse der Querachse des Körpers parallel ist. Ueber die Vertheilung der Ganglienzellen habe ich nichts hinzuzufügen, sie ist dieselbe, wie bei Limax. Hie und da lassen sich seitlich noch die Punkte nachweisen, wo die Pedalnerven eintraten, Punkte der Erregungslinien also.

Bei Arion kam ich mit makroskopischer Section der Sache näher als bei Helix, den stricten Beweis liefert wieder dieselbe Methode, wie bei den anderen Geschlechtern. Für erstere Behandlungsweise hat man nur auf eine genügende Körpergrösse zu achten, für letztere auf die Farbe. Man darf wieder blos Thiere mit weisser Sohle nehmen; am besten dürfte sich die rothe Varietät eignen, die bei Naumburg fehlt.

Doch kommen auch unter den braunen und schwarzen Exemplaren solche mit heller Sohle vor. Die makroskopische Präparation ergibt Folgendes: Die Pedalnerven treten bis zu den Verzweigungspunkten gerade so in die Sohle wie bei *Limax*. Die äussere Verzweigung ist ebenso unregelmässig. Die innere nach der Mittelsohle hat gewisse Abweichungen. Wiederum sind die Zweige bogenförmig nach hinten gerichtet, so dass sie symmetrisch der Vereinigung in der Mittellinie zustreben. Es gelingt aber nicht, eine solche wahrzunehmen, sondern sie werden so fein, dass sie nach dem Eintritt in die Mittelsohle sich nicht mehr verfolgen lassen. Dabei sind die Nervenbogen beträchtlich weiter von einander entfernt als bei *Limax*. Dem makroskopischen Befunde entspricht der mikroskopische. Wiederum sehen wir ein feines Nervenetz mit Ganglien, wiederum aber kommt kein Nervenweig den *Limax*-commissuren an Stärke gleich, wiederum fehlen die eigentlichen Commissuren auch der Richtung nach. Aber das Netz ist dichter als bei *Helix*, die Maschen sind seltener Vierecke, als gleichseitige Fünf- und noch häufiger Sechsecke, deren längere Achse in die Querachse des Körpers fällt; dabei ist die Anordnung regelmässiger, der Inhalt der verschiedenen Maschen nicht nur kleiner als bei *Helix*, sondern auch unter einander ziemlich gleich.

Ueberblicken wir die verschiedenen Ergebnisse bei *Helix*, *Arion* und *Limax*, so lässt sich sofort erkennen, dass die Ausbildung des Nervennetzes mit der Sonderung der locomotorischen Muskulatur gleichen Schritt hält. Das Netz ist am grössten bei *Helix*, ihre Wellen sind die stärksten und der Wellenabstand am bedeutendsten, die Wellenzahl am kleinsten; das Netz überzieht die ganze Sohle bei *Helix* wie die Wellenbreite, es zieht sich auf die Mittelsohle zurück bei *Arion* und *Limax* zugleich mit den Wellen; es entwickelt einfache Quermaschen bei *Arion* und makroskopisch sichtbare Commissuren bei *Limax*; die Abwägung der Vervollkommenung und Isolirung der locomotorischen Muskulatur führt zu demselben Resultat. Kurz, es lässt sich nicht verkennen, dass wir eine Reihe vor uns haben, die von *Helix* durch *Arion* zu *Limax* fortschreitet, und die durch Differenzirung und immer höhere Ausbildung des locomotorischen Nervenmuskelapparates sich charakterisirt. Es fragt sich, ob diese Reihe fortschreitender Anpassung phylogenetischen Werth besitzt; und hier darf ich den Streit nicht umgehen, welcher zwischen *SEMPER* und von *IHERING* um die Deutung des beschriebenen Nervensystems geführt worden ist. *SEMPER* benutzt das betreffende Nervensystem von *Limax*, das er indess nicht in seiner ganzen Vollkommenheit gesehen hat, als einen Einwurf gegen von *IHERING*'s Trennung der Schnecken (wenigstens ihrer Hauptmasse) in *Arthrococh-*

liden und Platycochliden, oder stellt an ihn die Forderung, die allmähliche Erwerbung des Strickleiternnervensystems von *Limax* zu beweisen. Doch hören wir ihn selber; entweder ist nach ihm dieses System dem von *Chiton*, *Haliotis* und *Fissurella* gleichzustellen, »oder«, fährt er fort (Ueber Schneckenaugen etc. p. 124), »VON IHERING hätte zeigen müssen, dass das Strickleiternnervensystem der *Haliotis* und *Fissurella* wirklich vererbt sei, dasjenige des *Vaginulus* (und anderer Formen, bei denen es gleichfalls in etwas modificirter Form vorzukommen scheint) trotz der merkwürdigen morphologischen Uebereinstimmung mit jenem doch nur durch Anpassung erworben sei. Das wäre nun freilich recht schwierig gewesen; unter allen Umständen wäre er dabei in die von ihm so sehr perhorrescirte Entwicklungsgeschichte hineingerathen«. Ueber *Vaginulus* kann ich nicht urtheilen; bei *Limax* kann indessen, denke ich, von einem modificirten Strickleitersystem nicht mehr gesprochen werden; einmal ist es wohl deutlich, dass dessen Nervennetz durch Anpassung entstanden ist, andererseits kann wohl nur von einem Commissuren-, nicht von einem Strickleitersystem die Rede sein, denn eine Strickleiter soll doch nur zwei Längsseile haben und nicht viele. Dass wir es mit einer echten Anpassung zu thun haben, geht meiner Meinung nach hervor aus der rein physiologischen Bedeutung des Systems, wie denn dies wohl das einzige und schärfste Criterium ist, über Vererbung oder Anpassung eines Organs zu urtheilen. Um nicht missverstanden zu werden, füge ich hinzu, dass da von einer Anpassung gesprochen werden muss, wo eine rein physiologische Ursache für die Entstehung eines Organs angegeben werden kann, unter Bedingungen, dass dadurch eine morphologische durch Vererbung aus anderen theoretischen, besonders das System betreffenden Gründen, deren hier genug vorliegen, ausgeschlossen wird. Deshalb kann aus dem Commissurensystem des *Limax* der von IHERING'schen Systematik kein Widerspruch erwachsen.

Damit ist die Frage nach dem phylogenetischen Werth der Entwicklungsreihe des locomotorischen Nervensystems der drei Genera noch nicht erschöpfend beantwortet. Noch handelt es sich darum, ob ihr diese Bedeutung innerhalb der drei Genera zukommt. VON IHERING will sie trennen und namentlich *Arion* und *Limax* auseinanderreißen und den letzteren von *Vitrina* ableiten (Ueber die systematische Stellung von *Peronia*. p. 33). Ich glaube, ich habe nicht das geringste Recht, die Entwicklungsreihe, die ich beschrieben, als Einwand dagegen geltend zu machen. Gewiss wird die Systematik auch diese Reihe zu berücksichtigen haben, und ihre Ausdehnung auf weitere Arten und Geschlechter wird möglicherweise zur Auffindung des Systems ihr Schärfflein beisteuern. Aber dies auf ein einziges, erst bei wenigen Thieren erkanntes

Organ, das noch dazu lediglich einen physiologischen Charakter trägt, gründen zu wollen, wäre gewiss eine unverzeihliche Einseitigkeit. Zur Erkennung der natürlichen Verwandtschaft sind gewiss solche Reihen aufzustellen, aber nicht für ein Organ, sondern für alle oder doch für möglichst viele, und das in ihrer jetzigen Entwicklung sowohl als, soviel es angeht, ihrer paläontologischen. Erst aus dieser Summe von Reihen wird man abwägen können, welchen Organen das entscheidende Uebergewicht zuzuerkennen ist, und da mag es denn wohl kommen, dass die Entwicklungsreihe eines anderen Organs gar nicht mit der natürlichen Anordnung im Einklange steht, weil es, physiologischen Forderungen sich anschmiegend und deshalb variabel, in verschiedenen Gruppen eine von der in den übrigen unabhängige Ausbildung erfahren hat. Das letzte Postulat aber, was zur festen Begründung des Systems aufgestellt werden muss, wird der Nachweis sein des ursächlichen Zusammenhanges aller der Umbildungen, die wir systematisch aneinanderreihen; und dieser wird nur da geführt werden können, wo noch jetzt die inneren Bildungsgesetze sich in ihrem Causalnexus vor uns ausbreiten und wiederholen, in der Entwicklungsgeschichte¹⁾. Um aber von hier auf das locomotorische Nervensystem unserer Schnecken zurückzukommen, habe ich nochmals zu erklären, dass seine Entwicklung, weiterhin verfolgt, wohl Aufschlüsse über die natürliche Verwandtschaft unserer Schnecken geben kann, dass ich es aber für einseitig halte, einer so offenbar auf rein physiologischem Wege erworbenen Ausbildung oder Anpassung jetzt schon einen phylogenetischen Werth beizulegen.

Recapitulation.

Das Spiel der locomotorischen Wellen unterscheidet sich von jeder anderen äusserlich sichtbaren Bewegung irgend eines Körpertheiles der Schnecken durch die Beziehung zum Willen, zum Schlundringe. Während jede andere Bewegung auf einen Nervenreiz hin erfolgt und mit ihm aufhört und in ihrem vollen Ablauf, der Combination der Muskelfasern u. s. f. in jedem Augenblick dem Willen unterworfen ist und von ihm geändert werden kann, so wird der Mechanismus des Wellenspielles zwar durch einen Willensact in Thätigkeit gesetzt, ist aber dann jedem

1) Man verzeiht mir wohl den kurzen Excurs, da ich ihn für nothwendig hielt, um für einen früheren Versuch, den verwandtschaftlichen Zusammenhang der einheimischen Schnecken zu erklären (Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichthiere. Anhang. Diese Zeitschr. Bd. XXVI), Entschuldigung zu finden. Wer das damals Geschriebene gelesen hat, wird mir zugeben, dass der Fehler nicht in dem Abweichen von den obigen Grundsätzen, sondern in der Beschränkung des Materiales lag, das ich vor mir hatte.

Willenseinflüsse vollständig entzogen, so dass dieser weiter nichts thun kann, als die Bewegung zum Stillstand zu bringen, wie wir eine Uhr wohl aufziehen und hemmen können, ihre Räder aber weder zu einer gesonderten, partiellen, noch zu einer rückläufigen Bewegung zu zwingen im Stande sind. Nur insofern können wir dem Willen noch einen weiteren Einfluss zugestehen, als er den Automaten nur von gewissen Punkten aus, von denen das Wellenspiel dann unter Ausschluss der hinteren Partien in seinem durchaus bestimmten Verlaufe nach vorn geht, in Bewegung zu setzen braucht und ihn, wenn er im vollen Gange, durch einen neuen ihm zugesandten Impuls zu etwas grösserer Energie und Geschwindigkeit anzutreiben vermag. Die willkürliche Muskulatur, welche in jedem Punkte von Hirnreizen bestimmt wird, ist contractil, die locomotorische, deren Spiel automatisch ist und nur in seinem Beginn und Ende, sowie in seiner Intensität und Geschwindigkeit dem Willen unterworfen ist, extensil. Die örtliche Trennung beider Systeme hat sich am exactesten vollzogen bei *Limax*, weniger bei *Arion*, am wenigsten bei *Helix*. Die contractile Muskulatur lässt sich bei *Limax* am deutlichsten trennen in zwei Partien, wovon die eine der Längsachse des Körpers parallel, die andere mehr in dazu senkrechten Ebenen verläuft. Das letztere System setzt sich aus zwei zu einander symmetrischen Gruppen sehr regelmässig zusammen, deren jede den ganzen Sohlenquerschnitt beherrscht. Die eine beginnt mit Bündeln, welche in der linken Hälfte horizontal über einander gelagert sind in der Höhe der Drüse, unter ihr neigen sie sich links bis zur linken Kante der schwarzen Sohle, während sie sich entsprechend rechts von der Drüse aufrichten. Diese Aufrichtung wird immer stärker, so dass die Bündel nun fächerförmig ausstrahlen, bis sie in der weissen Sohle in die verticale Stellung gelangt sind. In dieser verlaufen die Bündel weiter durch die rechte Seite der Sohle. Hier beginnt die andere Gruppe mit horizontalen Bündeln, um links mit verticalen zu endigen. Die symmetrische Wirkung der Bündel beider Gruppen an der Drüse kehlte die weisse Sohle ein; eine weitere Verbreiterung der Thätigkeit verbirgt die weisse Sohle völlig in der schwarzen, deren beide Seiten sich über ihr schliessen. Die Wirkung beider Systeme in toto vermindert den Querschnitt der Sohle mit eingekehlter Mittelsohle, bei *Helix* mit seitlich zusammengeschlagener Sohle. Im Todeskampfe (durch Alkohol) wird noch ihre Längsachse verkürzt durch die Contraction der contractilen Längsmuskulatur.

Die Elemente der extensilen Muskulatur sind längsgerichtete Bündel, welche unter flachem Bogen vorn und hinten in der Haut sich ansetzen. Ihre automatische Thätigkeit wird beherrscht von einem eigenen Nervennetz mit vielen Ganglienkugeln, das mit den Pedalnerven in Ver-

bindung steht und gewissermassen die eine Hälfte seines Verbreitungsbezirks ausmacht. Das Netz ist am weitmaschigsten bei *Helix*, enger bei *Arion*; bei beiden herrscht im Nervenverlaufe die Querrichtung vor; daraus haben sich bei *Limax* gleichweit entfernte Quercommissuren entwickelt, die man sowohl beim kriechenden Thiere in der Mittel-, als bei jedem ruhenden in der schwarzen Randsoble mit unbewaffnetem Auge wahrnehmen kann. Je drei scheinen auf das Gebiet eines symmetrischen Insertionspaares der Pedalnerven zu fallen; ihr Abstand beträgt etwa 2,5 mm. Ich würde keinen Anstand nehmen, dieses Nervenetz als ein echtes sympathisches zu bezeichnen (seiner automatisch-rhythmischen Wirkungsweise zufolge), wenn es nicht doch in noch weit höherem Maasse dem Hirn unterworfen wäre, als der eigentliche Sympathicus der Vertebraten. Ich sehe mich daher genöthigt, es als eine Mittelstufe zwischen einem eigentlichen Sympathicus und den Hirnnerven hinzustellen. Dementsprechend ist auch die Isolirung eine geringere, der Zusammenhang mit den Pedalnerven ein viel innigerer, als zwischen unserem Sympathicus und dem Hirn. Letztere, die Pedalnerven, müssen verschiedene Fasern enthalten, sensitive für die ganze Sohle, motorische für deren contractile Muskulatur und endlich solche, welche die Thätigkeit des locomotorischen Netzes beherrschen. Letztere würden nach den gewöhnlichen Anschauungen der Physiologen wohl in drei Kategorien getheilt werden, 1) erregende, welche die Wellen hervorrufen, 2) beschleunigende, welche ihr Spiel antreiben und beleben, und 3) hemmende, welche es unterbrechen und aufheben. Sollte man aber nicht mit einer Kategorie auskommen, deren positive Erregung, um mich so auszudrücken, die erste Wirkung, deren erneute ebensolche Erregung die zweite und deren negative Erregung die dritte hervorbrächte? Jede Einwirkung der Pedalnerven erzeugt in den Querlinien, in welchen ihre symmetrischen Ansatzpunkte am locomotorischen Nervensystem liegen, eine Gerinnung in den locomotorischen Fasern. Diese Coagulationslinien würden stehen bleiben (Fig. 7 für *Limax*, stabile Wellen für *Helix*) und wieder verschwinden, wenn jetzt nicht das locomotorische Nervenetz in Thätigkeit träte und die Muskelreize rhythmisch nach vorn weiter leitete. So entsteht in jeder Faser ein Gerinnsel vor dem früheren, bevor dieses gelöst ist. Dieses bildet also eine feste Querwand, welche die Expansion der neuen Gerinnung nach vorn richtet, wie die Expansion der Pulvergase in einem Flintenrohre durch den hinteren Verschluss nach vorn getrieben wird¹⁾. Gerinnung und Ex-

1) Selbst wenn die Lehre, dass die Muskelwirkung auf Coagulation mit Expansion beruht, bisher noch gar keinen Vertreter hätte, müsste sie aus den Befunden an *Limax* gefolgert werden, die Coagulation aus dem Schatten, die Expansion aus dem Augenschein.

pansion durchlaufen die Fasern der Länge nach, bis sie vorn der Faser-richtung gemäss nach vorn und unten abbiegen nach der Haut zu. Daraus entsteht bei der frei gehaltenen Sohle die erhabene Welle; liegt die Sohle einer Unterlage auf, so theilt sich die schräge Stosskraft in zwei; die eine, senkrecht zur Unterlage, befestigt das Thier durch Adhäsionsdruck, die andere, parallel zu ihr, verlängert es nach vorn. Diese letztere Wirkung findet einen doppelten Ausdruck, sie verlängert anfangs das Thier selbst bis zu einem Maximum, über welches es sich nicht dehnt, und welches in den Widerständen entweder des *Sarcomlemms* oder des ganzen Körpers begründet ist, und sie verlängert zweitens das Thier constant um so viel am Vorderende, als es am Hinterende sich verkürzt, und dies ist die eigentliche Locomotion. Die erste Wirkung kann, da sie gegen die zweite sehr zurücktritt, nicht am einzelnen Punkte, sondern sie muss am ganzen Thiere beobachtet werden; die zweite dagegen lässt sich genau an den Ganglien und Commissuren der weissen Sohle constatiren. Man hat die Lageveränderung eines solchen Ganglions gegen die kleinen Unebenheiten des Glases zu verfolgen; es wird da von jeder Welle ein Stückchen vorwärts getrieben und bleibt darauf stehen bis zur nächsten. Die Gewalt der Expansion aber zeigen die Commissuren, welche in den grossen Lacunen um den Sinus freier angebracht sind. Jede Welle treibt sie, durch den Zug an den Nerven, wie ein Seil bogenförmig nach vorn, worauf sie in die normale Querlage zurückschwingen. Jeder Punkt der weissen Sohle von *Limax* bewegt sich also ruckweise, intermittirend, nach vorn; die schwarze Sohle wird dabei mitgeschleppt, doch gleichen sich hier die einzelnen Stösse derartig aus, dass die Bewegung dieser Theile eine gleichförmig gleitende ist. Ebenso wird es bei *Arion* sein, bei *Helix* muss sich nach der Verbreitung der extensilen Fasern die Sache so stellen, dass die unteren, subepithelialen Theile der ganzen Sohle sich ruckweise, die oberen sich gleitend bewegen.

So lange die locomotorische Muskulatur für sich allein in Thätigkeit ist, bei völliger Ruhe der contractilen, kriecht das Thier ununterbrochen gerade aus; jede Ablenkung der Körpers nach rechts oder links während des Kriechens wird durch die Wirkung der contractilen Muskulatur der gleichnamigen Seite erzeugt. Ebenso ist die Verkürzung einer belasteten *Helix* während des Kriechens auf Rechnung der contractilen Muskulatur zu setzen.

Noch besteht eine gewisse Abhängigkeit der locomotorischen Muskulatur vom Circulationssystem. Die Sohle kann nicht zur locomotorischen Bewegung veranlasst werden, so lange sie nicht durch Blutzufuhr geschwellt ist. Zu diesem Zwecke liegt bei *Limax* in der Mittellinie un-

mittelbar über der extensilen Muskulatur ein Sinus, der sich in der ganzen Länge nach unten öffnet und die Mittelsohle zu einem wahren Schwellkörper umbildet. Aehnlich ist es bei Arion, wo die subcutanen Lacunen in der Mittelsohle sehr ausgebildet sind, weit und dichtgedrängt; bei Helix dagegen lässt sich nach der Mitte zu kein besonders entwickeltes Lacunensystem nachweisen, sondern dieses vertheilt sich gleichmässig über die ganze Sohle. Es ist wahrscheinlich, dass dieser starke Blutzufuss im Gebiete des locomotorischen Nervenmuskelapparates ausser der Schwellung auch die Bedingungen für einen besonders lebhaften Stoffwechsel in demselben während der Thätigkeit zu liefern hat.

Naumburg a/S., den 17. October 1878.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XVI u. XVII.

Alle Figuren sind Limax cinereoniger entnommen.

Fig. 1. Ein Theil des locomotorischen Nervensystems. Vergr. 5:2.

Fig. 2. Ein Stück der weissen Sohle mit dem locomotorischen Nervensystem; der obere und untere Rand ist die Grenze der schwarzen Sohle. Vergr. 20:1.

Fig. 3. Das locomotorische Nervensystem eines kriechenden Thieres, dem die Pedalnerven einerseits auf eine Strecke zerrissen waren, eben an der Verwundungsstelle.

Fig. 4. Stück eines kriechenden Thieres, das eine Biegung ausführt. Ausser den genau radiären Wellen sind zwei Commissuren sichtbar, welche die Wellen kreuzen.

Fig. 5 A. Verticaler Querschnitt durch die Sohle eines in Alkohol getödteten,

Fig. 5 B, eines in Wasser erstickten Thieres. Vergr. 60:1.

F, seitliche Grenzfurche der weissen Sohle,

D, Fussdrüse,

K, Kalk,

S, Sinus,

Q, Querschnitte der Längsmuskeln.

Fig. 6. Längsschnitt durch die weisse Sohle eines im Wasser erstickten Thieres. Vergr. 67,5:1.

Fig. 7. Hinterende der Sohle eines in Alkohol getödteten Thieres mit fixirten Wellen. Etwas vergr.

Fig. 8. Verticaler Längsschnitt durch die kleine Quererhabenheit der vorigen Figur zwischen den beiden grossen Querwülsten. Vergr. 630:1.

Fig. 9. Horizontaler Längsschnitt durch eine derartige runde Erhabenheit. Vergr. 330:1.

Fig. 10. Muskelfasern. Vergr. 630:1.

a, mit muthmasslichem Nervenansatz,

b, das Sarcolemm am (Epithel-?) Ende trichterförmig erweitert,

c, mit deutlichem Sarcolemm, zu dem die Fibrille zu gehören scheint,

d—h, epitheliale Enden,

i und k, dasselbe, im Zusammenhange mit deutlichen Epithelzellen.

Fig. 2

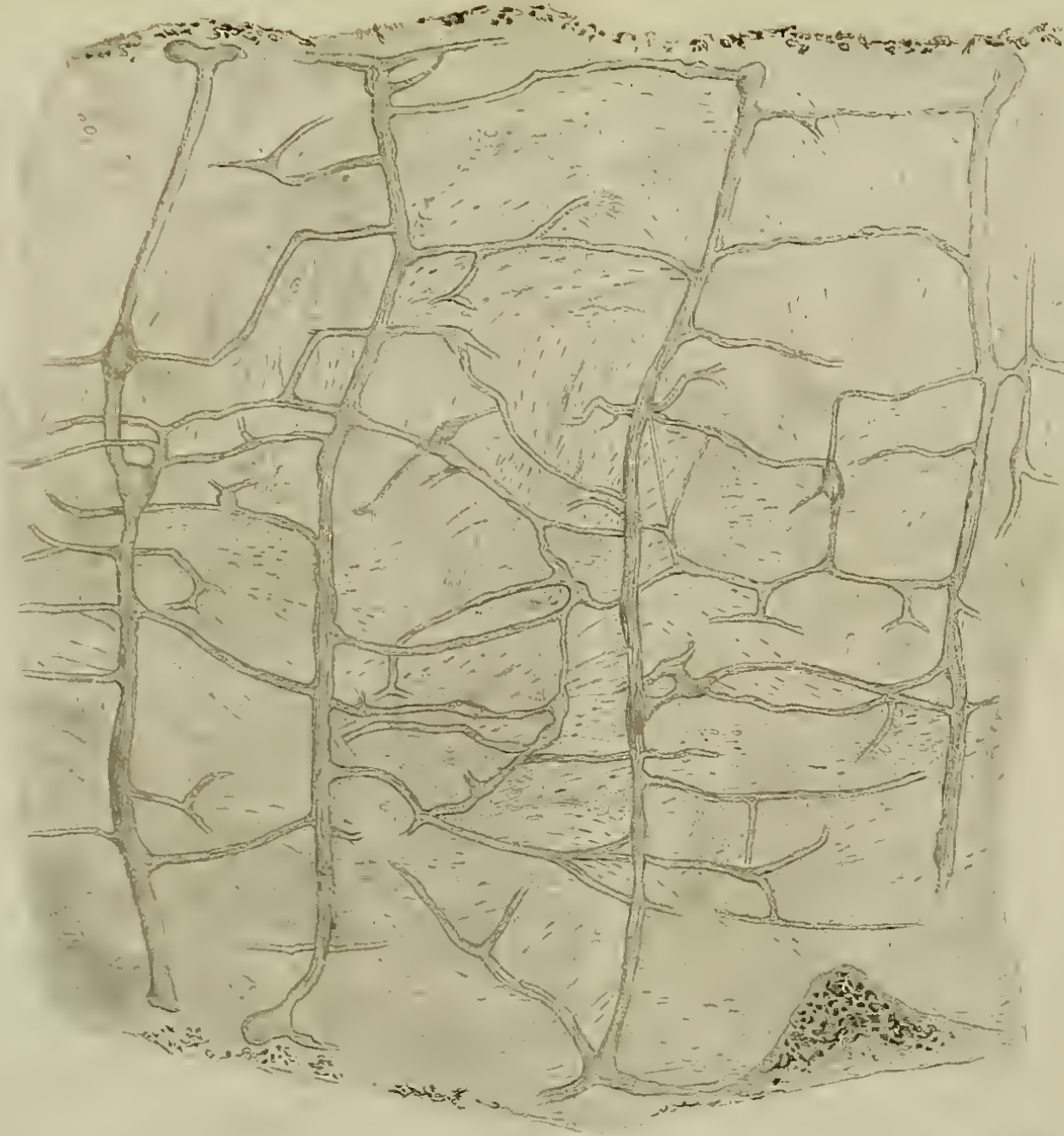


Fig. 3 A

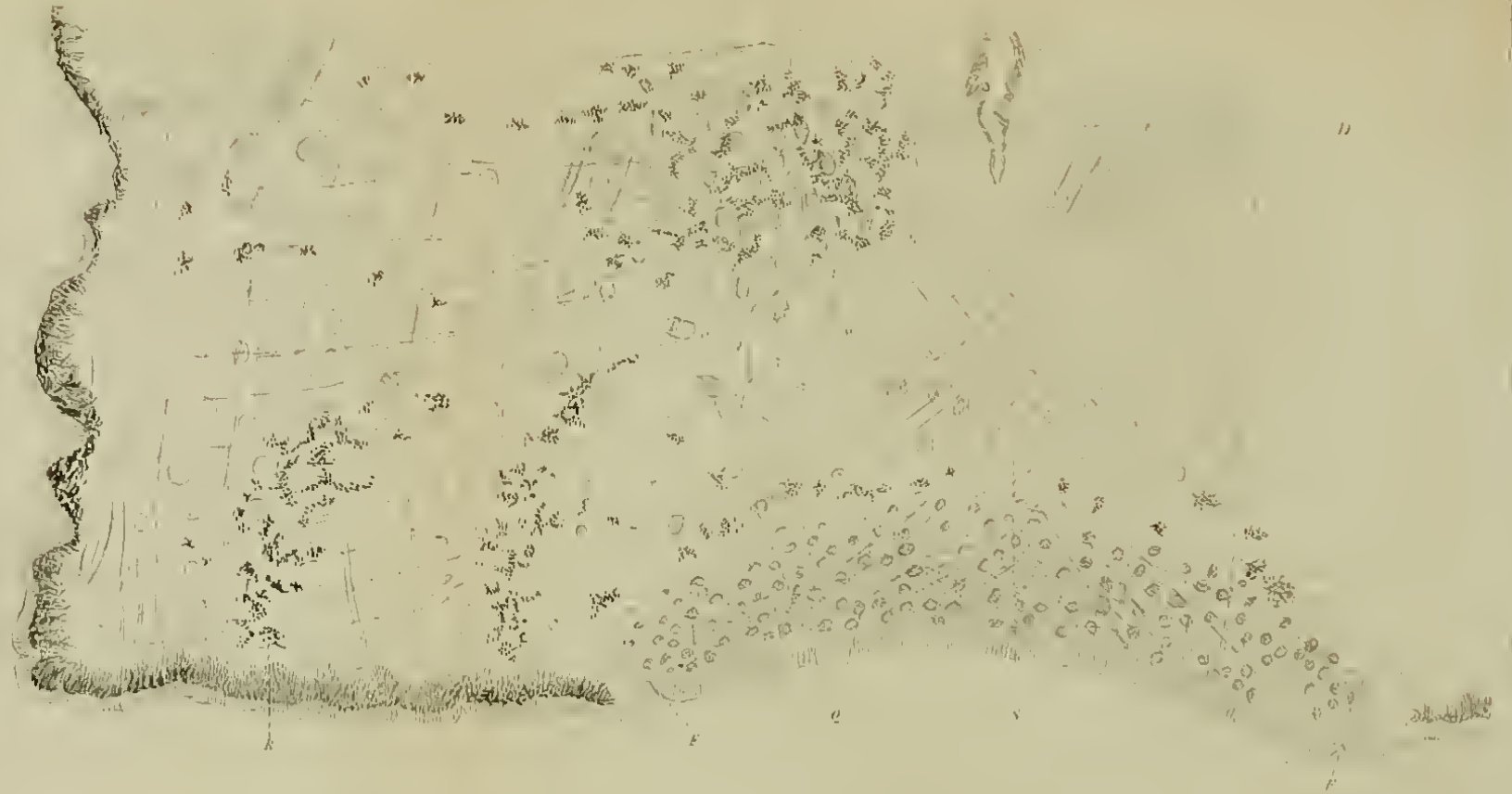


Fig. 3 B

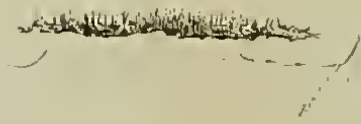


Fig. 6

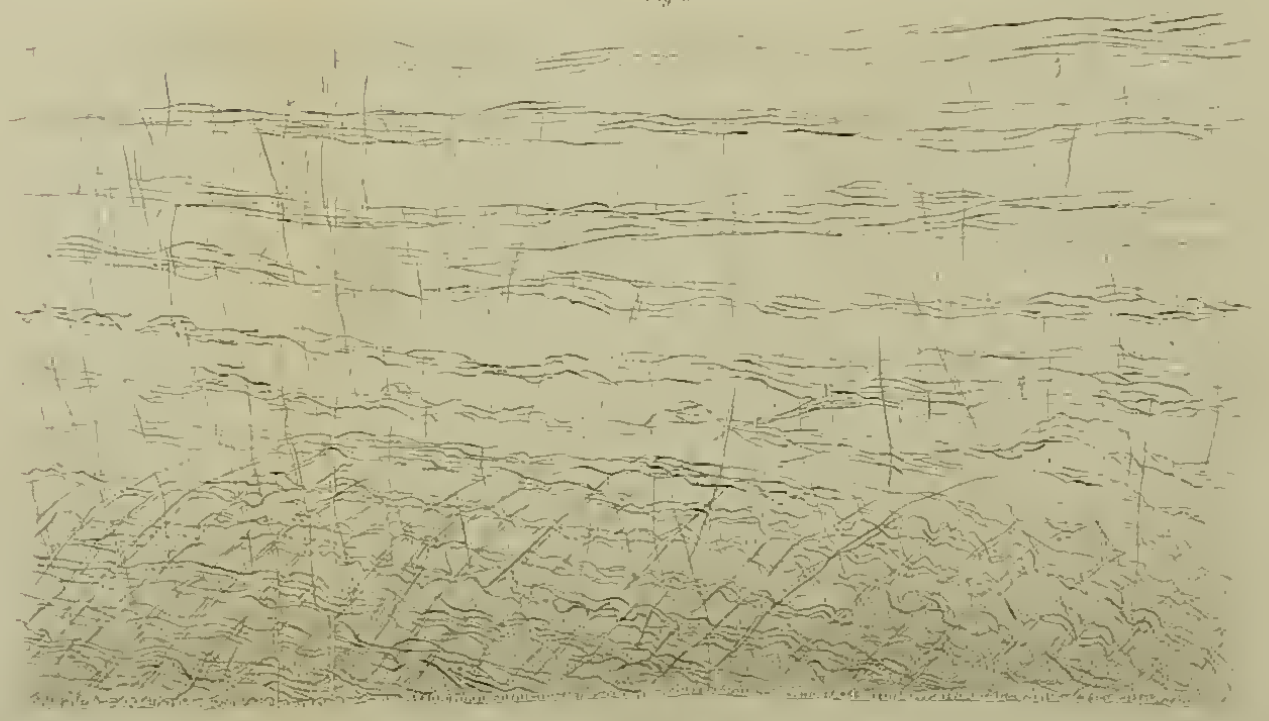


Fig. 5



Fig. 4

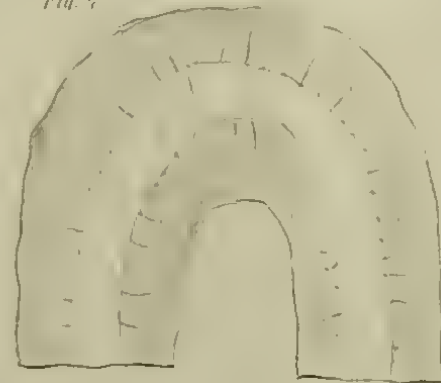
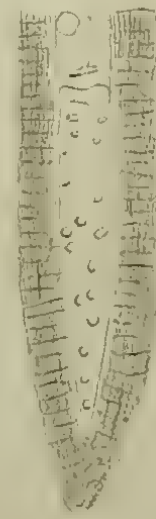


Fig. 7



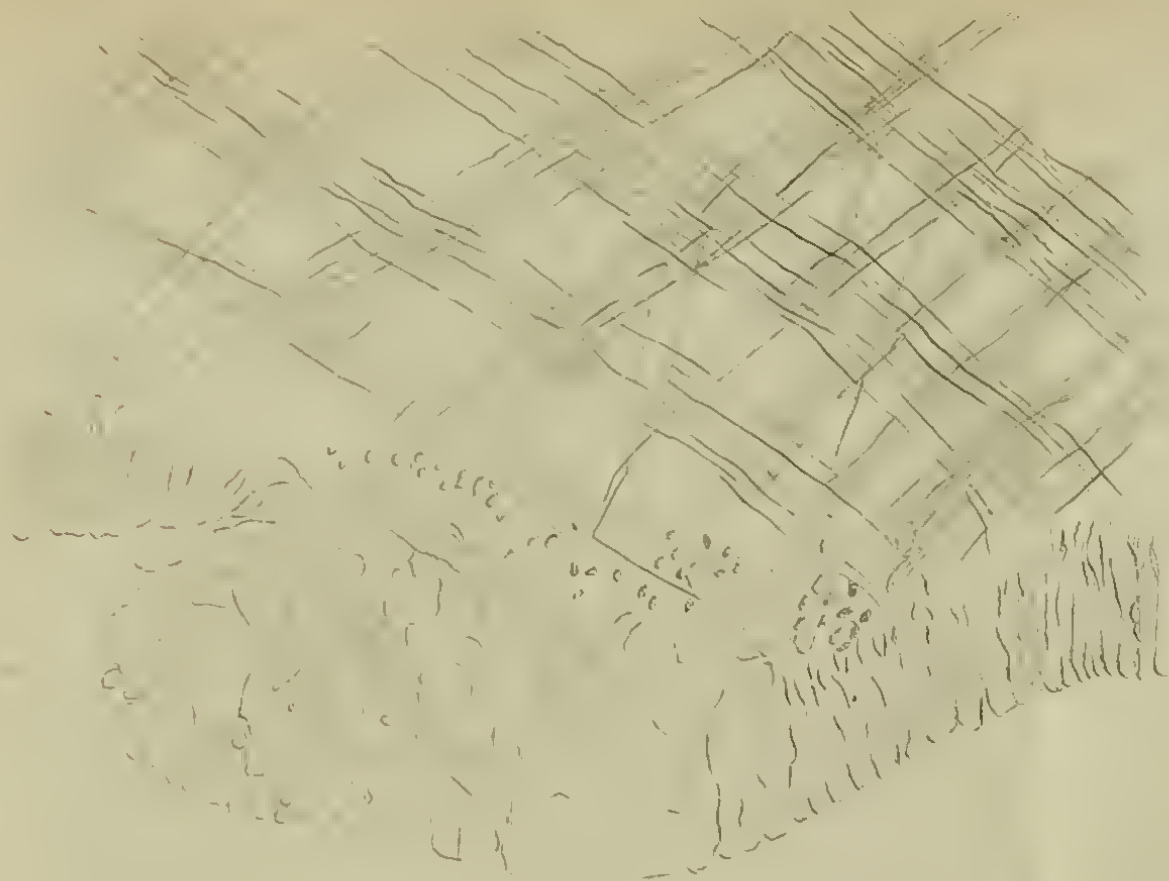


Fig. 9

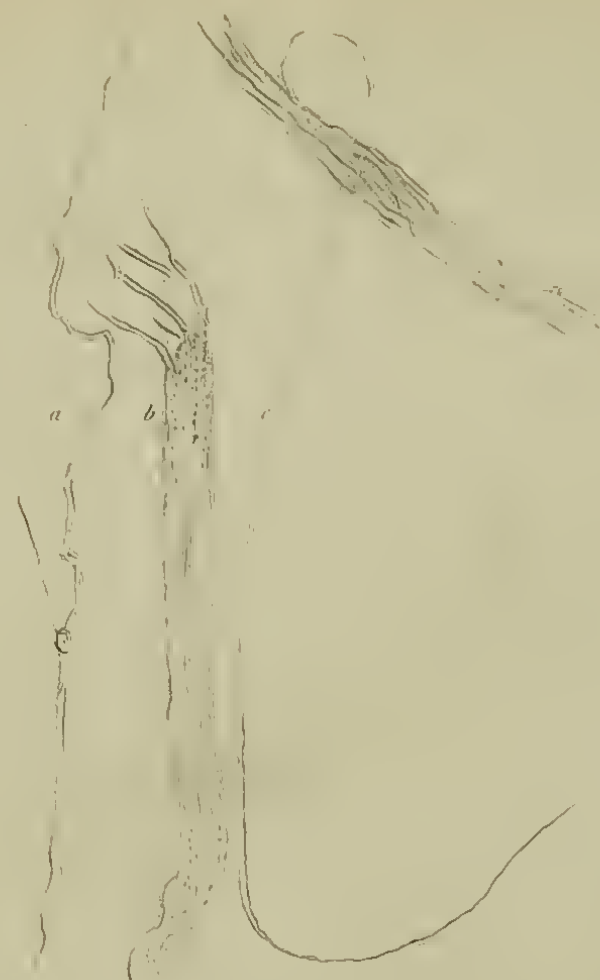
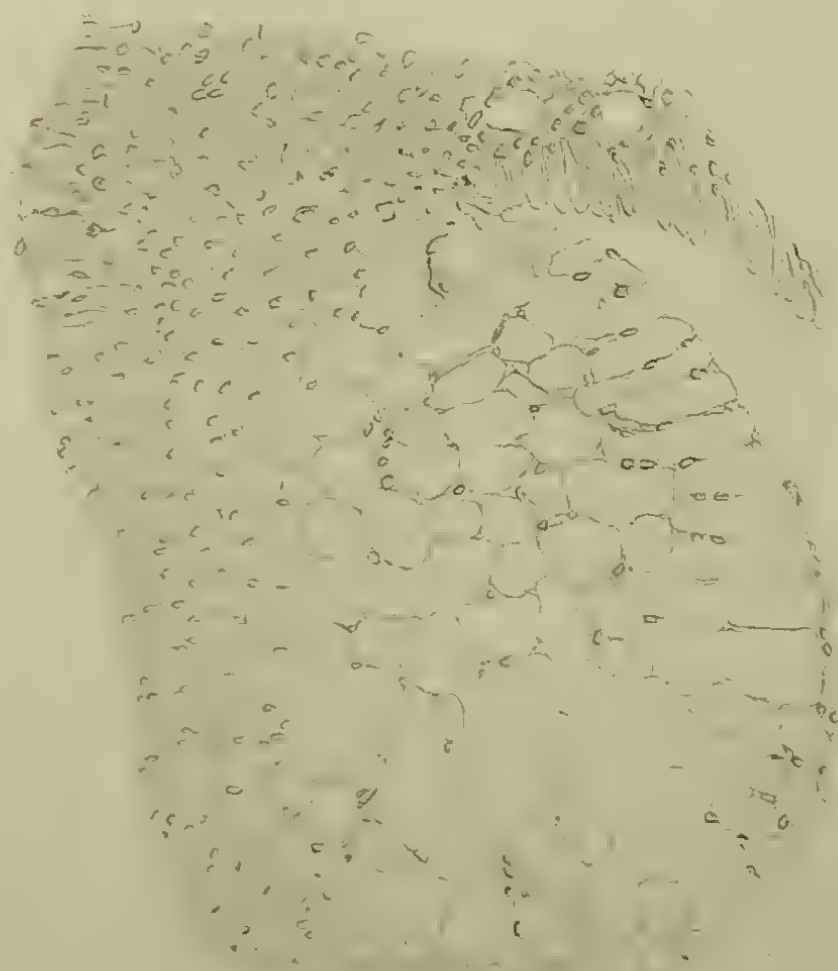


Fig. 10



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1879

Band/Volume: [32](#)

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

Artikel/Article: [Die Bewegung unserer Landschnecken, hauptsächlich erörtert der Sohle des Limax cinereoniger Wolf 284-322](#)