

Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht.

Die Mollusken (mit Ausnahme der Cephalopoden) als Organisationstypus.

Von

H. J. JORDAN (Utrecht).

(Als Manuskript eingegangen am 2. April 1938.)

Wenn ich als Zoophysologe es unternehme, die Mollusken (unter Beschränkung auf Gastropoden und Lamellibranchiaten) als wohlumschriebene Tiergruppe zu charakterisieren, so geschieht das mit aller Bescheidenheit, wohl wissend, dass die Merkmale der Tiergruppen vornehmlich von morphologischer Art sind. Allein, da es galt, einen so vortrefflichen Kenner gerade der Mollusken zu ehren, schien es mir angezeigt, einiges auch über physiologische Merkmale dieser Gruppe darzulegen. Die vergleichende Physiologie hat die Aufgabe, die Organisation der Tiere vergleichend zu erforschen und zu beschreiben. Zum Zwecke der Vergleichung ordnet sie ihre Resultate in ein System der Tiere, welches durch das natürliche Verhalten der Tiere gegeben ist und welches in sehr vielen Fällen im grossen und ganzen mit dem System der Phylogenetiker zusammenfällt.

Für verschiedene Funktionen ergibt sich derart eine Vergleichbarkeit in aufsteigender Linie, die von den Protozoen über die Spongien, die Coelenteraten, die Plathelminthen, zum Teil auch über die Echinodermen zu den Mollusken führt. In dieser Hinsicht sind jedoch die Mollusken nicht einheitlich: die Cephalopoden sind sozusagen emanzipierte Mollusken. Von den Mollusken zu höheren Gruppen führt physiologisch keine Brücke. Arthropoden und vor allem die Anneliden stehen den Wirbeltieren näher als den Mollusken. Bei dieser groben Ordnung müssen die kleinen Gruppen natürlich ausser Betracht gelassen werden.

Ich habe oftmals darauf hingewiesen, dass man die genannten grossen Abteilungen des Tierreiches (bis zu den Mollusken) als die «niedrigste Gruppe» der Tiere zusammenfassen kann. Sie sind durch einen gewissen physiologischen Konservatismus charakterisiert. Die Natur verhält sich in der Phylogenie in mancher Hinsicht wie die menschliche Technik. Das einmal Gegebene wird festgehalten, verbessert, bis plötzlich etwas vollkommen Neues entsteht. Die typische Eigenart der Verdauung, sowie der Mechanik des Körpers und des Herzens bei Gastropoden (und Lamellibranchiaten) soll uns als Beispiel dienen.

I. Die Verdauungspagozytose.

Dass bei den Protozoen die Verdauung intrazellulär ist, ist selbstverständlich. Dass intrazelluläre Verdauung bei zahlreichen Vertretern der in Frage stehenden Gruppe vorkommt, ist eine Tatsache, die uns immer wieder überrascht. Der Darm wird durch Epithelzellen gebildet, die, gleich Protozoen, Partikel aus dem Darminhalte fressen und verdauen, gleichgültig, ob die Nahrung aus direkt phagozytierbaren Partikeln besteht, oder ob grosse Nahrung durch einen Vorverdauungsprozess erst zu solchen Partikeln eingeschmolzen werden muss. Der Einfluss dieser Art der Verdauung auf den Bau des Darmtraktes ist ganz offensichtlich: phagozytierende Darmteile müssen eng sein. Gelöste Nahrung diffundiert innerhalb eines weiten Darmes bis zum Epithel und sodann in die Zellen. Für phagozytierbare Partikel gilt das naturgemäss nicht, da ihre Masse zu gross ist. Daher müssen die Phagozyten diese Partikel sozusagen aufsuchen, diese müssen sich innerhalb des Bereiches der Phagozyten befinden. Zum Durchlassen der Gesamtnahrung sind solche engen Därme ungeeignet, und in der Tat findet die Phagozytose in der Regel in engen Blinddärmen statt. Ausnahme: *Amphioxus* (VAN WEEL) und bis zu einem gewissen Grade *Teredo navalis* (YONGE). Bei den Mollusken (d. h. den Muscheln und den Schnecken) bilden diese Coeca die sogenannte Mitteldarmdrüse, die, verglichen mit dem Hauptwege von Mund zu Anus, ein System blind endender Seitenwege ist. Die Nahrung tritt aus dem «Magen» in dieses drüsenähnliche System von Coeca, und die unverdaulichen Reste werden wieder in den Magen zurücktransportiert, um als «Drüsenkot» den gewundenen Darm zu durchwandern und mit der dicken Darmkotsäule den Anus zu verlassen. So ist das Darmrohr in erster Linie der Weg der gröberen Nahrungselemente. Allein es

beteiligt sich auch, wenn auch auf typisch primitive Weise an der Aufnahme von Nahrung in das Blut. Im Gegensatz zu den meisten Epithelien ist das seine für gelöste Stoffe permeabel, ohne jedoch wirklich zu resorbieren. Der Darm von *Helix pomatia* verhält sich wie der abgetötete Darm eines Wirbeltieres (*Rana*). Man kann in ihm ein Hilfsorgan sehen, das etwa 50 % des in ihm vorhandenen gelösten Zuckers durch reine Diffusion hindurchtreten lässt. Von einem resorbierenden Darm unterscheidet er sich dadurch, dass er den gelösten Inhalt nicht vollkommen aufsaugt, ihn nicht intrazellulär aufbaut und dass die Diffusion ebensogut von innen nach aussen, als von aussen nach innen stattfinden kann (H. JORDAN und H. BEGEMANN 1921).

Die Frage, wie Verdauungsphagozytose auf die verschiedenen Gruppen des Tierreiches verteilt ist, ist heute mit Bestimmtheit nicht zu beantworten. Sie beschränkt sich keineswegs völlig auf die in Frage stehende «niedere Gruppe». Noch neuerdings hat VAN WEEL (1937) Phagozytose auch bei *Amphioxus* nachgewiesen. Umgekehrt ist keineswegs erwiesen, dass Phagozytose bei allen Acephalen und Gastropoden vorkommt. Bei *Helix pomatia* wird durch verschiedene Forscher das Bestehen der Aufnahme mikroskopisch sichtbarer Partikel durch die Zellen der Mitteldarmdrüse bestritten, während für manche Muscheln und Meeresschnecken an diesem Vermögen nicht gezweifelt wird. Dabei fanden sich gerade bei *Helix* eine Reihe von Eigentümlichkeiten der Verdauung, die sich am besten mit dem Bestehen phagozytärer Verdauung reimen lassen. Schon BIEDERMANN und MORITZ (1898/99) fanden die Tatsache, dass eine Fibrinflocke sich in *Helix*-Kropfsaft nicht sichtbar löst. Nun hat zwar GRAETZ (1929 a, b) nachgewiesen, dass bei Einwirkung des Saftes auf Fibrin der Aminosäuretitel zunimmt, allein unsere Forderung einer echten Verdauung, bei Fehlen jeglicher intraplasmatischer Verdauung, würde doch erst durch wirklichen Zerfall der Fibrinflocke befriedigt werden. HÖRSTADIUS (1923) hat allerdings gefunden, dass Eiweiss im Innern des Darmtraktes etwas in Lösung geht, doch bleibt ein sehr auffälliger Unterschied zwischen diesen Erscheinungen und der Auflösung von Fibrin, z. B. durch den Magensaft einer *Maja*, bestehen.

Der Begriff Verdauungsphagozytose lässt eben keine allgemeingültige Definition zu. HIRSCH (1926) hat versucht, die unterste Grenze der Grösse von Teilchen zu bestimmen, deren Aufnahme durch die Zellen noch die Anwendung des Begriffes «Phagozytose» zulässt. Es liegt aber kein zwingender Grund dafür vor, die Auf-

nahme noch kleinerer Teile, falls diese intraplasmatisch verdaut werden müssen, nicht auch Phagozytose zu nennen; nur sind solche Teilchen nicht mehr als solche nachzuweisen. VAN WEEL definiert wie folgt: Phagozytose ist die Aufnahme von festen, unverdaulichen oder unverdauten, oder unvollkommen verdauten festen oder flüssigen Stoffen, welche intraplasmatisch verdaut werden müssen. Das bedeutet aber, dass in manchen Fällen nicht entschieden werden kann, ob Phagozytose vorliegt oder nicht. Direkt nachweisbar ist die Erscheinung eben nur, wenn die Zellen, gleich den meisten Protozoen, feste, mikroskopisch noch sichtbare Partikel aufnehmen. Eine weitere Schwierigkeit ist, dass viele Phagozyten des Darmepithels den betreffenden Partikeln gegenüber wählerisch sind. Historisch ist Karminpulver der meist gebrauchte Stoff. Es hat sich aber ergeben, dass dieser Farbstoff in Lösung gehen kann; dann wird er als Lösung resorbiert und es können sich in den Zellen rote Granula bilden, die man mit phagozytierten Karminkörnern verwechseln kann (B. J. KRIJGSMAN (1928)). Auch Tusche ist kein vollkommen zuverlässiges Objekt für Phagozytoseversuche, da Tusche in den Handel gebracht wird, die neben Kohleteilchen aus gelöstem schwarzen Teerfarbstoff besteht. Nur echte chinesische Tusche soll einwandfrei sein. Um vor Täuschung sicher zu sein und bezüglich der Teilchengrösse nicht im Dunkeln zu tasten, verfüttert SVEN HÖRSTADIUS (1933) Goldsole bekannter Teilchengrösse. Wir sind der Meinung, dass auch diese Methode nur zuverlässig ist, wenn sie positive Resultate ergibt. Der Versuch mit negativem Resultat überzeugt nie vollkommen. HÖRSTADIUS umgibt die Goldteilchen mit einem Eiweissmantel, um dem Einwand, Gold werde nicht gewählt, zu entgehen. KRIJGSMAN und HÖRSTADIUS leugnen bei *Helix* jegliche Phagozytose, «Aus dem Obigen erhellt, dass keine Gründe bestehen, eine Phagozytose bei *Helix* und *Aplysia* anzunehmen» (HÖRSTADIUS). Obwohl die Arbeiten von KRIJGSMAN und HÖRSTADIUS grösstenteils in meinem eigenen Institut ausgeführt wurden, bin ich noch nicht vollkommen davon überzeugt, dass das Fehlen einer Phagozytose bewiesen wurde. Bei *Helix* würde Phagozytose die besprochene Eigenart des Verdauungssaftes, sowie mancherlei vom makro- und mikroskopischen Bau der Verdauungsorgane verständlich machen. Allerdings fand HÖRSTADIUS geringe Eiweissverdauung im Innern des Darmtrakts der Schnecke. Er verfütterte wie gesagt seine Goldkörnchen in Fibrin eingebettet: im Darm und wohl vor allem in den Drüsengängen wird in geringem Masse das Fibrin von den Goldpartikeln abverdaut. Die Frage aber,

warum im Gegensatz zu allen Tieren, bei denen von Phagozytose keine Rede ist, die Fibrinflocke im Magensaft sich im tagelangen Versuche *in vitro* nicht sichtbar löst, wird durch alle diese Versuche nicht beantwortet. Ebensowenig wie die folgende Frage. Ich habe vielerlei Tiere anderer Gruppen in früheren Jahren mit Karmin gefüttert. Niemals habe ich in den Darmzellen rote Körner gefunden, die man mit phagozytierten Karminpulverkörnern hätte verwechseln können.

Mag es sein, dass sich «Phagozytose» bei *Helix* oder *Aplysia* wirklich nicht nachweisen lässt, so gilt das eben zunächst nur für diese beiden Arten. Durch H. J. VONK (1924), YONGE (1926/27) und andere wurde Phagozytose durch die Zellen der Mitteldarmdrüse bei verschiedenen Muscheln gefunden. Tusche, Holzstückchen (*Teredo navalis*), Blutkörperchen werden daselbst durch die Zellen aufgenommen. Was die Gastropoden betrifft, konnte HÖRSTADIUS bei *Pleubranchaea* die positiven Befunde HIRSCH's (1925), bei *Hermia* diejenigen von BRÜEL (1904) über Phagozytose durch Mitteldarmdrüsenzellen bestätigen, bei jenen mit Goldsolen, bei diesen mit Chloroplasten aus der normalen Nahrung.

Natürlich ist das Vorkommen von Phagozytose kein scharfes Merkmal für die phylogenetische Situation der beiden Molluskengruppen, man denke an die erwähnten Befunde von VAN WEEL (1937) bei *Amphioxus*. Allein die genannte Art der Verdauung drückt auf besondere Weise ihren Stempel auf die Organisation der Schnecken und Muscheln, auch bei Arten, bei denen zelluläre Aufnahme von mikroskopisch sichtbaren Teilchen vielleicht nicht mehr vorkommt.

II. Das Muskel- und Nervensystem der Schnecken, mit Inbegriff des Herzens.

1. Die Statik der Muskulatur.

Der Hautmuskelschlauch eines Tieres mit Schizocöl hat eine ähnliche Funktion wie unsere Hohlmuskeln und wie die äusserste Plasmaschicht der Amöben: einer mehr oder weniger flüssigen Masse Festigkeit oder Turgor zu geben, dadurch, dass auf den flüssigen Inhalt dauernd ein ganz leichter Druck ausgeübt wird. Dieser flüssige Inhalt ist aber grossen Schwankungen unterworfen. Bei Magen, Blase, sowie beim Hohlraum von Tieren, der die Funktion eines Magens oder eines Kiemenkorbes hat (Aktinien, Aszidien)

versteht sich das von selbst. Bei Schnecken und bei Amöben werden die Schwankungen der für den Turgor notwendigen Oberflächengrösse weniger durch Schwankungen des Inhaltes, als durch Gestaltveränderungen des ganzen Tieres bedingt. Denn bei jeder Gestaltveränderung ändert sich das Verhältnis zwischen Inhalt und Oberfläche bei konstantem Druck. Der Unterschied kann sehr gross sein. Man denke an eine kugelig kontrahierte oder reich gelappte *Amoeba proteus*.

Jeder Muskel hat neben der Aufgabe, Bewegung zu erzeugen, auch diejenige, die Haltung (den Stand) des Tieres zu gewährleisten und zwar durch seinen «Tonus». Durch komplizierte Reflexe entsteht bei und durch Beanspruchung der Streckmuskeln bei Säugtieren dieser Tonus und passt sich den Notwendigkeiten der Situation an. Bei den Amöben wird diese Funktion durchaus durch die Viskoelastizität des Plasmas geleistet. Das Gleiche gilt im wesentlichen für den Hohlmuskel, also auch für den Schneckenmuskel, der dem Exoplasma der Amöben vielleicht näher steht als dem quergestreiften Muskel. Wenn man den quergestreiften Muskel mit vulkanisiertem Kautschuk vergleichen kann, so muss man den Schneckenmuskel mit einer plastischen Masse, wie Plastilin oder mit nicht vulkanisiertem plastiziertem Kautschuk vergleichen.

Die Aufgabe sich zu bewegen, sowie eine bestimmte Länge turgorerzeugend plastisch festzuhalten, erfüllt der Schneckenmuskel durch zwei verschiedene Funktionen.

1. Wir nennen zuerst die schnelle Verkürzung, wie sie auch bei andern Muskeln vorkommt und die wir als aktive Gestaltveränderung der Teilchen auffassen, aus denen die Muskelfaser besteht. Auf diese Verkürzung folgt aktive Erschlaffung unter Verlängerung der kontraktilen Teilchen.

2. Plastischen Widerstand erklären wir in Analogie mit den Eigenschaften von plastiziertem, nicht vulkanisiertem Kautschuk; zahlreiche vergleichende Versuche berechtigen uns zu dieser Analogie. Plastizität beruht hauptsächlich auf passiver Längenzunahme unter Verschiebung der Teilchen, unter Überwindung ihres dabei gebotenen viskösen Widerstandes. Die Umkehrung dieser passiven Dehnung ist die «langsame Kontraktion», die offenbar mit der Verkürzung eines Pseudopodiums unter Strömungserscheinungen verglichen werden muss.

3. Der Tonus ist somit ein Residuum dieser langsamen Kontraktion. Wir unterscheiden zwei Komponenten des tonischen Wi-

derstandes gegen Last: a) die durch langsame Verkürzung oder passive Dehnung erzielte relative Länge, das «Tonusniveau» und b) den Zähigkeits- oder Viskositätsgrad des Muskels oder den «Tonusspiegel». Beide beherrschen den Turgor sowie die Geschwindigkeit und das Ausmass der plastisch-adaptativen Dehnung, bei Zunahme des Inhalts des Hohlmuskels (im Versuche bei Belastung). Beide unterliegen zentraler Regulierung.

2. Zentrale Regulierung des Tonus, das Prinzip der Isostasie.

Das Wort «Isostasie» fasst eine Reihe von Erscheinungen zusammen, von denen wir als erste die Koordination des Tonusspiegels innerhalb des ganzen Tieres nennen. Es bedeutet also die Angleichung des Zustandes aller zu einer Funktion gehörenden Teile aneinander. Nur kranke Tiere zeigen Runzeln oder Falten auf ihrer Oberfläche.

Diese Isostasie finden wir auch bei der zentralen Regelung plastischer Anpassung des Tonus, durch die spezifischen Tonuszentren, nämlich die Pedalganglien. Wir belasten den Schneckenfuss und nehmen auf dem Kymographion die Dehnungskurve erst bei Anwesenheit der Pedalganglien, sodann nach deren Exstirpation auf. Diese Ganglien haben bei *Helix* eine doppelte Aufgabe: sie beschleunigen die Anpassung durch Erniedrigung des Tonusspiegels. Wenn aber eine bestimmte Länge des Muskels erreicht ist, schlägt der Ganglieneinfluss in sein Gegenteil um («der Umschlag»): weitere Dehnung unterbleibt mehr oder weniger vollkommen («Zentraltonus»). Die Kurve des ganglienlosen Fusses fängt wesentlich weniger steil an, geht aber stetig weiter, so dass beide Kurven einander kreuzen. Auch in der Ruhe wirken die Pedalganglien dauernd auf den Tonus und erniedrigen seinen Spiegel. Nach Exstirpation der Ganglien wird eine *Aplysia limacina* hart und sie schrumpft. Man kann diese Erscheinung unter Anwendung des Prinzips der Isostasie beschreiben und diese rein phänomenologische Hypothese durch Versuche stützen. Isostasie bedeutet angleichende Wechselwirkung zwischen allen Endpunkten des leitenden Systems. In den Muskeln handelt es sich um Tonusspiegel und Tonusniveau (Dehnungsgrad), in den Zentren um einen entsprechenden «Aktivitätszustand». Der Aktivitätszustand der Ganglien unterliegt «spontanen» Veränderungen, wodurch alle Tonusregulierung geleistet wird; experimentell können wir diesen Aktivitäts-

zustand verändern. Normalerweise ist der Aktivitätszustand in den Pedalganglien niedriger als in der Peripherie, daher dauernde «Tonushemmung» durch die Ganglien beim normalen Tiere, sowie schnelle Adaptation bei Belastung. Wenn aber durch die Dehnung der Aktivitätszustand in den Muskeln unter das Niveau der Ganglien fällt, wird der Ganglieneinfluss positiv («Zentraltonus»). Dass passive Dehnung der Muskeln einen derartigen isostatischen Einfluss auf den Aktivitätszustand des Systems ausübt, beweist mein «Halbtiersversuch». Zwei Hälften eines Fusses hängen nur noch durch das zentrale Nervensystem zusammen. Eine Hälfte wird gedehnt, nun sinkt auch der Tonus in der andern und stellt sich nach Entlastung der ersten Hälfte wieder her. Wir können die Hypothese von der-Isostasie weiterhin dadurch stützen, dass wir in den Pedalganglien den Aktivitätszustand experimentell erhöhen, durch Aufbringen einer Kochsalzlösung, oder ihn durch Kokain erniedrigen. Erhöhung des Aktivitätszustandes der Pedalganglien durch Kochsalz erhöht den Tonus in den Muskeln, ohne die Gestalt der Dehnungskurve (schnelle Phase gefolgt durch «Zentraltonus») zu ändern. Erniedrigung des Aktivitätszustandes in den Pedalganglien durch gut dosierte Kokainisierung erniedrigt den Muskeltonus. Die Kurven kommen wesentlich tiefer zu liegen. Wenn man nunmehr die genannten Ganglien extirpiert, dann steigt der Tonus im Fussmuskel. Der Einfluss der Ganglien ist durchaus spezifisch, das Zerebralganglion hat keinen entsprechenden Einfluss auf den Tonus; es beherrscht dahingegen die Reizbarkeit für die schnelle Verkürzung und somit alle Bewegungen. Kochsalz auf das G. cerebrale gebracht, erhöht die Reizbarkeit für periphere Reflexe, Kokain auf dem G. cerebrale erniedrigt sie, während Extirpation des Ganglions sie erhöht.

Folgender neue Versuch zeigt den Kampf um die isostatische Tonusbeherrschung zwischen Pedalganglien und Peripherie. Die Dehnung eines mit 10 g belasteten *Helix*-Fusses mit Pedalganglien wird registriert, sodann wird die Haut des Fusses mit Kochsalzlösung von 10 % bepinselt. Nach Ablauf der schnellen Kontraktion, die der Reiz verursacht, bleibt deutlich erhöhter Tonus übrig: die Kurve liegt deutlich höher als vor der Bepinselung, ohne steile erste Phase. Wenn man nun Kokain auf die Pedalganglien bringt, so folgt wieder eine steil fallende Kurve, bei der hauptsächlich der erste Teil der Kurve länger und steiler ist als bei den vorhergehenden Kurven ohne Kokain. Wenn wir nunmehr die Pedalganglien extirpieren, so folgt eine Dehnungskurve mit für Ganglienlosigkeit typi-

scher Gestalt und oft höherer Lage. Die Bedeutung dieser Versuche ist die folgende: Falls der Tonus ausschliesslich durch die Ganglien erzeugt werden würde, wäre es nicht zu verwundern, dass Kokain und Kochsalz, wenn sie auf die Ganglien gebracht werden, den Tonus auf die beschriebene Weise veränderten. Allerdings müsste dann auch der Tonus nach Exstirpation verschwinden und keinesfalls in der ersten Dehnungsphase, oder bei *Aplysia* und einigen anderen Tieren sogar über die ganze Länge der Dehnungskurve stark zunehmen. In unserm Versuche haben wir nun einen peripheren Tonus erzeugt, dessen peripherer Ursprung sich auch aus der Tatsache ergibt, dass nach Exstirpation der Ganglien die Kurve wieder höher zu liegen kommen kann. Die Pedalganglien hemmen auch diesen Tonus und zwar um so besser, je niedriger durch Kokain ihr eigener Aktivitätszustand ist. Dass das Kokain nicht den tonuserregenden Mechanismus lähmt, unter Schonung eines aktiv hemmenden Zentrums, ergibt sich aus der Erfahrung, dass es auch im kokainisierten Zustande reizbar bleibt und derartige Reize lediglich (schnelle) Verkürzung erzeugen. Wenn die Reizbarkeit durch Anwendung zu grosser Kokaindosen verschwunden ist, dann ist auch keine hemmende Wirkung der Ganglien mehr nachweisbar. Diese isostatische Regulierung des Tonus dürfte die primitivste Form zentraler Regulierung überhaupt sein. Schon bei Krustaceen sind die quantitativen gegenseitigen Beeinflussungen der Zentren komplizierter.

3. Das Herz von *Helix pomatia* und die Koordination zwischen Atrium und Ventrikel.

Dem Typus der Mollusken entspricht eine bestimmte Form der Koordination zwischen rhythmisch oder peristaltisch arbeitenden Teilen der Fussmuskulatur. Merkwürdigerweise finden wir diese Koordinationsart auch beim Schneckenherzen, im Gegensatz zum Herzen von Tieren anderer Organisationstypen.

Bei zweikammerigen Herzen der meisten Tiere findet die Koordination dadurch statt, dass die Erregung als solche von einem Teile zum anderen geleitet wird. Das Atrium ist der führende Teil, die Ventrikelsystole tritt auf, wenn die Erregung (die systolische Welle) aus dem Atrium den Ventrikel erreicht. Beim Frosch führt der Sinus; Atrium sowie Ventrikel bleiben bei unterbrochener Leitung stehen, also dann, wenn man die Gewebebrücke zwischen Sinus und

Atrium abbindet (erste Ligatur von STANNIUS). Der Herzmuskel einer Weinbergschnecke ist in erster Linie ein Schneckenmuskel. Der wichtigste koordinierende Faktor der Bewegungen eines Schneckenfusses ist die Dehnung eines ruhenden Teiles durch die Verkürzung des ihm in der Peristaltik vorangehenden Muskelteiles. Dehnung erhöht die Erregbarkeit und schaltet offenbar den gedehnten Muskelstreifen für die aus den Ganglien kommende Erregung ein.

Die Erhöhung der Arbeitsleistung des Herzmuskels durch Dehnung ist eine allgemeine Erscheinung. Die Erhöhung der Erregbarkeit als Mittel der Koordination ist insofern eine primitive Organisationsform, als hierbei die peripheren Endpunkte der Leitung (die Muskeln) selbst die Verteilung der Erregung nach Massgabe ihres Zustandes bestimmen. Dieses Verhalten entspricht dem UEXKÜLLschen Gesetze im engeren Sinne, dass nämlich die Erregung stets dem gedehnten Muskel zufließt. Äusserlich gilt das Gesetz auch für das Wirbeltier, allein bei diesem schaltet das Rückenmark den gedehnten Muskel auf Grund von dessen afferenter Meldung, dass er gedehnt ist, reflektorisch ein (R. MAGNUS). Das Schneckenherz ist ein vortreffliches Beispiel für direkte Wirkung der Dehnung auf die rhythmische Koordination. Allerdings liegen die Dinge hier etwas anders als beim Fussmuskel, da jeder Herzteil eigene Automatie besitzt und die Dehnung nur ungleiche Frequenzen synchronisiert und koordiniert¹⁾.

Eine Ligatur zwischen Atrium und Ventrikel hat beim Schneckenherzen keinen Einfluss auf die Koordination der Bewegung zwischen beiden Herzteilen. Schon BIEDERMANN (1884) hat dahingegen gezeigt, dass jegliche Koordination aufgehoben ist, wenn man das Herz dadurch entspannt, dass man das Pericard aufschneidet. Wir fanden hierfür die folgende Erklärung: durch Entspannung wird es unmöglich, dass je ein Teil des Herzens den anderen durch seine Systole dehnt. Beide Teile schlagen nunmehr unabhängig voneinander, je mit eigener Frequenz, ohne jede Koordination. Wenn man nun die Spannung durch Fixierung des atrialen und aortalen Endes in entsprechender Entfernung voneinander wiederherstellt, dann tritt die Koordination sofort wieder auf. Die beiden Teile brauchen nicht durch normales Gewebe verbunden zu sein; man kann sie auch durch eine Fadenschlinge miteinander verbinden. Daher kann man

¹⁾ Von mir erstmalig mitgeteilt in den mit G. CHR. HIRSCH herausgegebenen Übungen aus der vergleichenden Physiologie, Berlin 1927. Siehe weiterhin WOLVEKAMP (1929), BIERING (1929), WILLEMS (1932).

auch gleichnamige oder ungleichnamige Teile verschiedener Herzen auf diese Weise zur Koordination bringen. Jeder der beiden Herzmuskeln erzeugt seine eigene Erregung; die Dehnung wirkt nicht als Reiz im üblichen Sinne, sondern sie beschleunigt die Periode der Erregungserzeugung im Muskel selbst. Andere Muskeln stellen nach einer Verkürzung ihre Erregbarkeit wieder her, bis zu einem gewissen Punkte, bei welchem der Restitutionsprozess unterbrochen wird, um auf den Reiz zu warten. Die Restitution des Herzmuskels von *Helix* geht spontan in Verkürzung über. Dehnung kann diesen Übergang unmittelbar herbeiführen und so die Systole eines Herzteiles auf diejenige des anderen folgen lassen. Andere Muskeln betragen sich wie eine Eizelle, die sich nach erlangter Reife nicht spontan weiterteilt. Diese Hemmung wird bei Befruchtung oder durch Kunstgriffe, wie Einbringen in anisotonische Lösungen, aufgehoben («Reiz»). Der Herzmuskel von *Helix* dahingegen trägt sich wie eine Körperzelle, bei der das Wachstum spontan jeweils in Teilung übergeht.

Bei der Vergleichung von Tiergruppen miteinander genügt es nicht, den Bau oder die Gestalt der Organe in Betracht zu ziehen, um zu entscheiden, ob man sie voneinander ableiten kann. Ein Schneckendarm mag äusserlich dem Darm irgendeines anderen Tieres gleichen, in Wirklichkeit ist er etwas ganz anderes, nämlich lediglich eine röhrenförmige Diffusionsmembran. Muskeln, Nerven, sowie das Herz von Schnecken sind nicht einfach «glatte Muskeln», «marklose Nerven» und «Zweikammerherz», sondern sie unterscheiden sich ganz prinzipiell von den entsprechenden Organen anderer Tiere; sie sind in ihrer Funktion für den Organisationstypus der Schnecken durchaus charakteristisch. In der Phylogenese müssen sich Gestalt und Gewebefunktion und ihre Korrelationen gleichsinig, je als Ganzes, verändert haben.

Literatur.

I. Verdauung.

- 1898 BIEDERMANN, W. und P. MORITZ. Arch. ges. Physiol. LXXIII, 219.
1899 — und P. MORITZ. Arch. ges. Physiol. LXXV, 1.
1901 ENRIQUES, P. Mitt. zool. Station Neapel XV, 281.
1904 BRÜEL, L. Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla*. Habilitationsschrift Halle.

- 1913 JORDAN, H. J. Vergleichende Physiologie wirbelloser Tiere, Bd. 1. Ernährung, Jena.
- 1918 — und H. J. LAM. Tijdschr. Nederl. Dierk. Vereeniging (2) XVI, 281.
- 1918 — Arch. Néerland. Physiol. II, 471.
- 1921 — und H. BEGEMANN. Zool. Jahrb. XXXVIII, Abt. allg. Zool. Physiol. 565.
- 1924 VONK, H. J. Zeitschrift. vergl. Physiol. I, 607.
- 1924 BEUTLER, R. Zeitschr. vergl. Physiol. I, 1.
- 1925a u. b HIRSCH, G. CHR. Zeitschr. vergl. Physiol. II, 1; III, 183.
- 1925 PECZENIK, O. Zeitschr. vergl. Physiol. II, 215.
- 1926 JORDAN, H. J. und G. CHR. HIRSCH. Bethes Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie III.
- 1926a YONGE, C. M. Journ. marine biol. Assoc. U. K. XIV.
- 1926b — Trans. R. Soc. Edinburg LIV, 703.
- 1927 — Phil. Transact. R. Soc. London B. CCXVI, 221.
- 1928 KRIJGSMAN, B. J. Zeitschr. vergl. Physiol. VIII, 187.
- 1929a GRAETZ, E. Zeitschr. physiol. Chem. CLXXX.
- 1929b — Zool. Jahrbuch XXXVI, Abt. allg. Zool. Physiol.
- 1930 ROSÉN, B. Zeitschr. vergl. Physiol. XII, 774.
- 1932 — Zool. bidrag. Uppsala XIV.
- 1933 HÖRSTADIUS, S. Biolog. Zentralbl. LIII, 645.
- 1937 VAN WEEL, P. B. Publ. Staz. Zool. Napoli, XVI, 221. (Diss. Nat. Fakultät Univ. Utrecht.)

II. Muskel und Nervensystem.

- 1918 JORDAN, H. J. Ergebn. Physiol. XVI, 87. (Dasselbst ältere Literatur.)
- 1935 — First Report on Viscosity and Plasticity, Verh. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam. Afd. Natuurk., eerste serie, XV, 214.
- 1936 — Proc. Kon. Akad. Wetensch. Amsterdam XXXIX, 796.
- 1938 — Ergebn. Physiol. XL, 437. (Dasselbst neuere Literatur.)

III. Das Herz von *Helix pomatia*.

- 1884 BIEDERMANN, W. Sitz.-Ber. der Akademie d. Wissensch. Wien, Abt. 3, LXIX.
- 1929 BIERING, P. Zeitschr. vergl. Physiol. X, 465.
- 1929 WOLVEKAMP, H. P. Tijdschr. Ned. Dierk. Vereen. (3), I, 128.
- 1932 WILLEMS, H. P. A. Zeitschr. vergl. Physiol. XVIII, 1. (Diss. Nat. Fakultät Univ. Utrecht.)
-