

(Aus dem zoologisch-vergleichend-anatom. Institut der Universität Zürich.)

Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten.

I.

Einleitung. Der Tonus. Hypothetische Basis dieser Untersuchungen.

Von

Hermann Jordan, Privatdozent für Zoologie.

(Mit 2 Textfiguren.)

A. Einleitung.

Im Jahre 1901 habe ich¹⁾ eine Arbeit veröffentlicht, in der ich den Versuch machte, ein Bild von der Art und Weise zu entwerfen, wie die wichtigsten Vorgänge innerhalb des Nervenmuskelsystems der Nacktschnecken (*Aplysia*) zusammenhängen. Meine Absicht ist gegenwärtig, durch eine Reihe von Untersuchungen jene Skizze ausarbeiten: Was dort Resultat war, soll hier Problem werden.

Bei der geringen Verbreitung, deren sich die Kenntnis der Tatsachen aus dem Gebiete des physiologischen Teiles der Zoologie (im modernen Sinne) erfreut, ist es unerlässlich, unser Objekt durch seine Phylogenese einzuführen. Es ist dies nicht nur die eigentlich zoologische, sondern vor allem die einzige Methode, durch die man in die Elemente der zu studierenden Komplexe Einblick gewinnen kann.

Die nachstehenden orientierenden Sätze entnehme ich natürlich der Literatur; einer Literatur jedoch, die hier einzeln zu zitieren umso weniger am Platze ist, als Bethe in seinem grundlegenden

1) H. Jordan, Die Physiologie der Lokomotion bei *Aplysia limacina*. Zeitschr. f. Biol. Bd. 41 S. 196—238. 1901.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 106.

Buche¹⁾ alles, was für uns von Wichtigkeit ist, anführt; einen grossen Teil der Tatsachen verdanken wir ja Bethes eigener Forschung.

Die ursprünglichste Form, in der uns das Nervenmuskelsystem in der Tierreihe entgegentritt, ist die Verbindung von Sinnes- und Muskelzellen durch ein einfaches Nervenetz, das, wie bekannt, aus Nervenzellen und -Fasern besteht. Phylogenetisch dürfen wir jenen Dreibund als Nervenmuskelsystem (unterster Ordnung) für sich ansehen, denn wir haben es mit einem Gebilde zu tun, welches einen Komplex wohl abgerundeter Eigenschaften besitzt. Diese Eigenschaften aber sind — im wesentlichen — so anzugeben:

Zwischen rezeptorische und effektorische Elemente schiebt sich das Netz als Vermittler ein.

1. Die von den Sinneszellen ausgehende Erregung wird in demselben nach allen Seiten hin weiter geleitet, aber relativ langsam und mit starker Dekreszenz: So werden die, der Reizstelle zunächstliegenden Muskelpartien am stärksten von der Erregung getroffen, wodurch (nach Loeb) die anscheinend zweckmässige Richtung gewisser elementarer Reflexe (z. B. des Manubrium der Medusen) bedingt wird.

2. Die normale Lokomotion fast aller mit Nervenetz versehener Tiere wird durch rhythmische Muskelkontraktionen bewerkstelligt. Auch diese werden von den Autoren (hauptsächlich Loeb und Bethe) auf Leitvorgänge innerhalb des Nervennetzes zurückgeführt, dergestalt, dass die schwache, aber dauernd von den Sinneszellen, e. g. den Randkörpern der Medusen ausgehende Erregung, auf Grund einer Reihe recht genau analysierter Eigenschaften (Bethe l. c. S. 388 ff.) des Netzes, diesen Rhythmus unmittelbar verursacht.

3. Eine dritte Eigenschaft von grosser Bedeutung kommt den Nervenmuskelsystemen I. Ordnung zu: Die auf reflektorischem Wege eingetretene Muskelverkürzung kann in einem bestimmten Grade dauernd beibehalten werden, so dass durch ihren „Tonus“ die Muskeln wie elastische Bänder dem Tiere dauernd Halt zu geben vermögen.

Wir sehen, das System I. Ord. (so der Kürze halber stets von mir genannt) ist ein Individuum für sich; es vermag durch einige

1) Albrecht Bethe, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems. Georg Thieme, Leipzig 1903.

einfache Eigenschaften — von denen wir eine oberflächliche Kenntnis schon haben — eine Reihe von Funktionen zu verrichten, welche niedere Tiere, wie Medusen, an die Notwendigkeiten ihres Daseins hinlänglich angepasst erscheinen lassen.

Die vergleichende Morphologie lehrt nun, dass der nächste Schritt in der Entwicklung die Acquisition sogenannter Ganglien ist, wenn wir wenigstens die Echinodermen übergehen, die in jeder Beziehung phylogenetisch ihre eigenen Wege gegangen sind. Es sind diese Ganglien, wie bekannt, kleine knotenförmige Gebilde, die an Nervelementen: Zellen und Fibrillen (Neuropil) enthalten und mit dem Nervennetz durch zellarme, im wesentlichen aus Fibrillen bestehenden Bahnen verbunden sind. Diese (intrazentralen) Bahnen sind es, die man bei diesen Tieren „Nerven“ genannt hat. Ich ziehe im allgemeinen das Wort „Bahnen“ vor.

Wenn nun aber das System I. Ord. als „Individuum“ aufzutreten vermag, wozu bedarf es da noch eines derartigen geringen Quantum nervöser Elemente in zentralisierter Lage?

Meines Wissens wies zuerst Loeb¹⁾ darauf hin, dass bei Aszidien Nerven und Ganglion der Erregungsleitung wesentlich geringeren Widerstand entgegenstellen als die Peripherie, sagen wir: als das Nervennetz. Auch auf Quantität und Spontaneität schien nach manchen Autoren ein Einfluss der Ganglien sich nachweisen zu lassen, ohne dass Einheitlichkeit der Resultate oder gar der Auffassung erzielt worden wäre. Da es mir hier nicht auf erschöpfende Wiedergabe der Literatur ankommt, so will ich dazu übergehen, die seinerzeit von mir beschriebenen Resultate hier kurz zu rekapitulieren, da sie sich an das oben Gesagte unmittelbar anschliessen. Ich beschränke mich ganz auf das hier zunächst in Betracht kommende, auch werde ich einen seinerzeit gemachten Fehler sofort korrigieren.

Der Hautmuskelschlauch der Schnecken entspricht in jeder Beziehung einem System I. Ord. Als solches besitzt er die drei Formen von Reflexen: 1. Den Elementarreflex (gleich dem Manubrium der Meduse); 2. die rhythmische Bewegung (Wellenbewegung) der Lokomotionsorgane; 3. die dauernde Beibehaltung des reflektorisch erzeugten Muskeltonus, welcher letztere Funktion es bedingt,

1) J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie usw. S. 23 f., S. 29 Literaturzitat. J. A. Barth, Leipzig 1899.

dass den Schnecken jene eigentümliche halbfeste Konsistenz zukommt, ohne dass hierzu ein Skelett nötig sei.

Ich habe nun gezeigt, dass das System I. Ord. bei *Aplysia* — von den entsprechenden Ganglien isoliert — diësen Funktionen nicht nur voll und ganz obzuliegen vermag, sondern dies sogar dauernd in übertriebenem Masse tut. Nach Exstirpation des „Zerebralganglion“ folgt unaufhörliche, praktisch nie inhibierte Lokomotionsbewegung und wesentlich gesteigerte Reflexerregbarkeit.

Nach einseitiger Exstirpation des gleichen Ganglions zeigen sich Kreisbewegungen der Art, dass die vom Ganglion isolierte Seite sich schneller bewegt als die normale.

Exstirpation des ganzen Schlundringes („Zerebral“- und „Pedalganglien“) bedingt, solange das Tier lebt, das kann aber nach meinen Erfahrungen länger als ein Monat sein, dauernd wesentlich gesteigerten Tonus der gesamten Muskulatur. Eine Lokomotion kommt praktisch nicht mehr vor. Ich habe hieraus unter anderem damals geschlossen, das „Pedalganglion“ sei das „Lokomotionszentrum“, doch ist das — wie wir schon sahen — falsch. Wenn eine Lokomotion bei *Aplysia* nicht mehr spontan oder auf Reizung der vom Pedalganglion getrennten Bahnen hin eintritt, so liegt das wahrscheinlich am gesteigerten Tonus, der für diese Tiere besonders charakteristisch ist. Mittlerweile hat Künkel ¹⁾ gezeigt, dass dekapitierte *Limax* lebhaftere Lokomotionswellen zeigen. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Angabe ohne jede Mühe überzeugen können. Bethe (l. c. p. 115 ff.) macht in seinem Buche gleichfalls eine Anzahl Mitteilungen zu dieser Frage, die zeigen, dass man unter günstigen Umständen auch bei *Aplysia* derartige Bewegungen erzielen kann, auch wenn der Tonus durch das Pedalganglion nicht reguliert wird. Kurz: aus meinen derart richtig gestellten Resultaten geht hervor, dass die Ganglien nicht lediglich der Durchgangspunkt einer schnellen Verbindung zwischen verschiedenen Punkten der Muskulatur darstellen, sondern dass sie vor allem die Funktionen des Systems I. Ord. quantitativ zu regulieren haben. Es ist sehr schade, dass Bethe, von dem ich auf Grund seiner weitgehenden Kenntnisse vergleichend nervenphysiologischer Verhältnisse manches neue gerade über diesen Punkt erwartet hatte,

1) Karl Künkel, Zur Lokomotion unserer Nacktschnecken. Zool. Anz. Bd. 26 S. 560—566. 1903.

über diese Tatsachen mehr oder weniger hinweggeht: z. B. eine dekapitierte *Limax* zeigt die sehr lebhafteste Bewegung nur kurze Zeit, auch hat ja wohl Bethe an ganglienlosen Tiere „wesentlich verstärkte Bewegung“ (S. 115) kaum länger als wenige Minuten beobachten können. Beide Versuche beweisen nicht, dass die Entfernung der Ganglien die unmittelbare und nicht die mittelbare (Reiz) Ursache der Steigerung sei. Ich habe keine Angabe darüber finden können, dass ein enthirntes Tier wochenlang ununterbrochen mit lebhaftem Flügelschlage durchs Aquarium schwimmt. Gerade die Parallele zwischen Tonusregulierung und quantitativer Bewegungsregulierung, auf die ich aufmerksam gemacht habe, schienen und scheinen mir noch die grösste Bedeutung zu haben. Dagegen findet sich bei Bethe auf S. 120 folgender Ansicht Ausdruck verliehen: „das Zentralnervensystem stellt nur innigere Verbindungen zwischen einzelnen, weit voneinander entfernten Punkten des Nervennetzes her; es ist nur lange Bahn!“ Dessenungeachtet kommt freilich noch eine unerklärte Funktion hinzu: „Tonuslösung“ (S. 372), doch hiervon später.

Die quantitative Regulierung der Funktionen des Systems I. Ordnung durch die Ganglien soll das eigentliche Objekt dieser Untersuchungen sein.

Ich habe bereits in meiner zitierten Arbeit den ersten Versuch gemacht, über das Wesen dieser Regulierung eine Hypothese aufzustellen; allein ich halte es für vorteilhafter, über dieselbe erst im dritten Abschnitte dieser Mitteilung zu berichten, da ich dann bereits die Resultate meiner neuesten, hier veröffentlichten Untersuchungen mit berücksichtigen kann und dergestalt Wiederholungen vermeide.

B. Der Muskeltonus und seine Regulierung durch die Ganglien.

Da wir in diesem Abschnitte uns mit einigen neuen, auf die dritte Funktionsgruppe, den Tonus, bezogenen Tatsachen zu beschäftigen haben, so müssen wir den in Frage kommenden Muskelzustand vorab etwas näher kennen lernen.

Auch im folgenden lehne ich mich in vielen Beziehungen an andere Autoren an [z. B. Bethe l. c. S. 371 ff. und Biedermann¹⁾]

1) W. Biedermann, Studien zur vergleichenden Physiologie der peristaltischen Bewegungen. I. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 102 S. 475—542. 1904.

S. 503 ff.], gebe mir aber nicht die Mühe, im einzelnen meine Darstellung mit derjenigen der Autoren zu vergleichen.

Ich habe auf die eigentümlich halbfeste Konsistenz der Schnecken oben schon aufmerksam gemacht, eine Konsistenz, die nicht an das Vorhandensein eines Skeletts gebunden ist. Die Ursache hierzu ist ein Turgor, der jedoch wiederum nicht durch die elastischen Eigenschaften der Körperwand des Tieres, sondern durch einen bestimmten Verkürzungszustand der Muskulatur bedingt wird. Diese Muskeln üben dauernd auf den Leibeshöhleninhalt einen Druck aus, der — nach allen Seiten sich fortpflanzend — die Muskeln ihrerseits belastet. Während wir nun wissen, dass Muskelkontraktion mit Energieverbrauch einhergeht, so ist es andererseits als ausgeschlossen zu betrachten, dass die Dauerverkürzung als Folge eines dauernden Stoffwechselprozesses zu betrachten sei. Einmal spricht hiergegen der Umstand, dass die schnell ermüdende glatte Muskulatur, solange das Tier lebt, am intensivsten aber (bei *Helix*) während des Winterschlafes, jene relative Verkürzung zeigt (vergl. Biedermann und Bethé). Dann aber kann uns auch eine rein physikalische Überlegung zeigen, dass der Unterhalt eines dauernden Druckes auf energetischem Wege viel zu unzuweckmässig ist, als dass bei hochangepassten Tieren — wie Schnecken doch sind — eine solche mit Wahrscheinlichkeit anzunehmen wäre: Wir können mit einer Lokomotionsmaschine, z. B. einer elektrischen Lokomotive, gegen ein unüberwindliches Hindernis einen Druck ausüben; bis die erforderliche Lagebeziehung zwischen Maschine und Hindernis erreicht ist, müssen wir den Strom zirkulieren lassen. Ist diese aber erreicht, so ist der Strom zu nichts mehr nütze: jetzt genügt das Einsetzen einer entsprechend konstruierten Bremse. Freilich kann der weiter zirkulierende Strom das gleiche leisten als die Bremse, doch in unnötig kostspieliger und gefährlicher Weise (Kurzschluss). —

Wenn dies alles auch kein einwandsfreier Beweis dafür ist, dass Tonus „eine andere Form wirklicher Ruhe“ sei (Bethé S. 371), so zwingt uns doch die obige Überlegung, zwei Formen des Tonus als möglich anzunehmen: einen solchen, der durch eine Brems- oder Sperrvorrichtung beibehalten wird; ich will ihn **Sperrtonus** nennen, da dies Wort mir weniger zu präsumieren scheint als der Ausdruck Substanztonus (P. Schultz). Daneben aber muss die Möglichkeit eines energetischen Tonus anerkannt werden, den ich, gleich andern Autoren, aus später mitzuteilenden Gründen „**Zentraltonus**“ nenne.

Um den ganzen Vorgang mit Klarheit überblicken zu können, wollen wir denselben sich in unserer Vorstellung abspielen lassen: Die beobachtete Schnecke sei vollständig erschlaft; nun beginnt sie sich zu kontrahieren, ihre normale Konsistenz anzunehmen, das heisst aber, die zu den einzelnen Muskelfasern führenden Nerven durchleitet eine „Erregung“, der zufolge in den Nervenenden eine uns unbekannte Zustandsänderung eintritt, die ihrerseits im Muskel einen uns gleichfalls unbekannten Umsatz zur Folge hat. Auf Grund dieses Umsatzes verkürzt sich unter Energieverbrauch und mit dynamischem Nutzeffekt die Muskelfaser. Nachdem die, der Erregung entsprechende Verkürzung und dadurch ein gewisser Druck erreicht ist, muss — nach dem oben Gesagten — im Muskel ein Zustand eintreten oder vollendet sein, demzufolge der Muskel seine Verkürzung unter gleichbleibenden Bedingungen beibehält. Biedermann u. a. nimmt an, dass dieser Zustand ein mehr oder weniger hoher Gerinnungsgrad sei. Der Zustand im Nerven und dessen „motorischem Ende“ während der unveränderten Verkürzung des Muskels ist an sich nicht zu erschliessen; sicher aber ist, dass eine Veränderung in diesen Elementen eintreten muss, soll anders eine spontane Veränderung der Muskelverkürzung herbeigeführt werden; aber auch nur dann. Ich denke, man wird hiernach ohne weiteres diese Vorgänge im „Tonusmuskel“ von vielleicht ähnlichen Erscheinungen (e. g. Tetanus) in anderen Muskelarten abgrenzen können. — Diesen beibehaltenen Verkürzungszustand also will ich Sperrtonus nennen. Der Zentraltonus ist im Gegensatz hierzu eine dauernd vom Zentrum (daher der Name) unterhaltene Erregung, und kommt dann in Frage, wenn der Muskel keine „Sperrvorrichtung“ besitzt oder aber die Wirkung dieser durch irgend welche Umstände gehindert wird. Haben wir so einen vorläufigen Einblick in die qualitativen Verhältnisse des Tonus gewonnen, so erhebt sich nun die Frage, worin sich denn eigentlich die Quantität des Muskeltonus ausdrückt. Hier liegen nun freilich die Verhältnisse beim Schneckenmuskel nicht so einfach als bei der Maschine, deren „Tonus“ sich lediglich im ausgeübten Drucke zu erkennen gibt. Nehmen wir einen extremen Fall: wir vernichten (durch Gift) jeglichen Tonus in der Muskulatur, bei einem Tiere, welches — was normalerweise vorkommen kann — übermässig viel Wasser enthält, dann haben wir Druck, aber keinen Tonus. Aber auch innerhalb der physiologischen

Breite der Muskelfunktion (im Gegensatz zur physikalischen) sind Druck und Tonus nicht rein proportional.

Ebensowenig existiert ein bestimmtes Verhältniß zwischen Länge des Muskels und Tonus: Ein tonusloser Muskel (das habe ich schon früher gezeigt) dehnt sich nicht aus, wenn es an dem bestimmten nötigen Gegendrucke fehlt. Dieser letztere fehlt aber stets dann, wenn man das Blut aus der Leibeshöhle und den Lakunen (innerhalb des Muskelgewebes) entfernt hat. Unter diesen Bedingungen können wir starke Verkürzung auch bei Tonuslosigkeit haben, wenn nämlich vor Vernichtung der physiologischen Kräfte die Muskeln zur Kontraktion gebracht worden sind. Mit andern Worten, der Tonus drückt sich sowohl durch Muskelverkürzung als durch erzielten Druck aus. Unter der ihn treffenden nervösen Erregung kontrahiert sich der Muskel, und da hierdurch der Druck zunimmt, so wird er bei bestimmter Erregung sich einem bestimmten Mittelwert an Druck und Verkürzung anpassen, in diesem Zustande wird sich aber die Höhe des Tonus ausdrücken. Das Verhältniß selbst wird ein anderes sein, je nach der Ausgangsbedingung, z. B. mehr oder weniger grossem relativem Wassergehalt des Tieres. Soviel aber können wir sagen: **Es drückt sich der Tonus aus: a) bei bestimmter Belastung durch die Länge des Muskels; b) bei bestimmter Länge des Muskels durch das Maximalgewicht, welches an dieser Länge nichts ändert.**

Das bezieht sich freilich nur auf den Zustand selbst, über die Art, wie ein Muskel, an und für sich, sich z. B. Belastungsänderungen anpasst, können wir gar nichts vorhersagen. Absolute Masse für den Tonus werden also so leicht nicht zu erhalten sein, desto leichter hingegen relative Masse. Wenn es uns z. B. darauf ankommt, innerhalb des gleichen Tieres unter genau gleichen Bedingungen (Wassergehalt) Tonusschwankungen zu messen, so werden wir uns mit der Bestimmung einer der beiden Faktoren begnügen können, da sie sich dann stets im gleichen Verhältnisse zueinander verschieben. So misst Bethe beispielsweise den Innendruck der Tiere mit Hilfe eines Manometers (l. c. S. 369). Allein für meine Zwecke war diese Methode nicht verwertbar, da ich, an kleinen Tieren arbeitend, niemals bei Eingriffen Blutaustritt hätte vermeiden können, wie Bethe dies an *Aplysia* recht wohl gelingt.

Es kam also auch mir darauf an, ein Instrument zu besitzen, welches mir erlaubte, den Hautmuskelschlauch der Schnecke, eröffnet

in bestimmter Weise zu belasten (denn der normale Schneckenmuskel ist ja stets belastet), und zwar dergestalt, dass mit jeder Kontraktion eine Mehrbelastung, mit jeder Erschlaffung eine Entlastung einhergeht: denn das sind ja die normalen Verhältnisse. Freilich musste ich von vornherein darauf verzichten, dies in der Art zu erreichen, dass das Verhältnis zwischen Verkürzung und Belastung das nämliche sei, wie beim lebenden Tiere, schon deshalb, weil ein derartig festes Verhältnis gar nicht existiert. Wie Künkel¹⁾ gezeigt hat, ist der Wassergehalt der Schnecken grossen Schwankungen unterworfen, somit aber auch jenes Verhältnis. Aber — wie angedeutet — es kam mir auch nur auf die Möglichkeit an, Vergleichszahlen zu gewinnen, die ein solches Instrument auch geben muss, wenn man stets unter gleichen Ausgangsbedingungen beobachtet. Das Gewünschte leistet aber jede Vorrichtung, die nach dem Prinzip des Dynamometers oder der Briefwage konstruiert ist. Eine ganz einfache aufhängbare Briefwage hat mir denn auch hinreichend gute Dienste getan.

Beim Dynamometer handelt es sich darum, den erschlafften Muskel am Nullpunkte ansetzen zu lassen, um dann zu messen, wie weit durch die Kontraktion die Feder gespannt wird, welcher Druck als Maximum ausgeübt werden kann. Ganz anders in unserem Falle: wir müssen unsern Muskel in eine derartige Lage zur Wage bringen, dass er von vornherein mit einem bestimmten Gewicht belastet ist, um dann die Änderungen im Tonus — wie am Manometer — ablesen zu können, freilich, wie gesagt, ohne absolute Werte zu erhalten; doch hiervon in der Kritik des Apparates, den ich nun beschreiben will.

Da ich den Apparat selbst auf einer primitiven Drehbank angefertigt habe, so will ich die Einzelheiten der Ausführung nicht angeben, die ein Fachmann möglicherweise ganz anders gestalten würde.

Ein grösseres Eichenbrett trägt auf zwei Holzsäulen je ein Tischchen in einem Abstände von etwa 30 cm voneinander. Über diese beiden Tischchen ist eine grosse Glasplatte gelegt und festgeschraubt, und zwar so, dass je nach aussen von derselben ein Stück Tisch — etwa 5 cm breit — unbedeckt bleibt. Glas und Tische besitzen eine Breite von etwa 18 cm. In den freien Teil der

1) K. Künkel, Zur Biologie des *Limax variegatus*. Zool. Anz. Bd. 27 S. 571—578. 1904.

Tische ist nun parallel der Glaskante (also auch parallel der schmälern Seite des Apparates) je ein Einschnitt gemacht, ein Spalt also, der, bis auf schmale Ränder, die ganze Breite des Tisches einnimmt. In diesen beiden Spalten (in jedem Tische nämlich einer) sind die eigentlichen Apparate so festgeschraubt, dass man sie beliebig seitlich verschieben kann.

Folgendes sind diese Apparate: Auf dem einen Tische stehen zwei unter sich gleiche Wagenstände, d. h. je ein Stahldrahtständer, der oben einen nach allen Richtungen verstellbaren Haken für die Wage, unten aber ein ebenso verstellbares, feingelagertes Rad trägt, über welches der vom Muskel zur Wage führende Faden zu liegen kommt. Dieser letztere trägt an seinem freien Ende einen Haken.

Auf dem anderen Tische sind die beiden Vorrichtungen angebracht, mit welchen man die zu beobachtenden beiden Muskelstücke (zu je einer Wage gehörig) befestigen und in bestimmte Lage zur Wage bringen kann. Diese Vorrichtungen — gleichfalls verschiebbar — sind je ein auf zwei Messingsäulchen laufendes Rad mit kleiner Kurbel und Bremsschraube, mit der das Rad in jeder Lage vollständig fixiert werden kann. Um dies Rad ist ein Faden gelegt, der an seinem freien Ende ebenfalls einen Haken trägt. Statt dieser Winde kann man auch eine gewöhnliche Klemmschraube nehmen, durch die man den Faden laufen lässt, doch kommen öfters feine Einstellungen in Betracht, für die sich die Winde am besten eignen.

Auf der einen Seite verbindet ein Drahtbügel beide Holztische, über den ein Hilfsständer läuft. Dieser letztere trägt eine Reihe von Vorrichtungen, die ich bei Gelegenheit beschreiben werde. Als Wagen dienen zwei **genau gleiche** aufhängbare Briefwagen, für 50 g geacht, wie sie mit durchaus hinreichender Exaktheit im Handel zu haben sind. Die Klammer, die für den Brief bestimmt ist, nimmt den Faden auf, dessen geringes Gewicht unberücksichtigt bleiben kann. Ich habe beide Wagen nachgeacht, jedoch keinen Fehler gefunden.

Das Tier oder der Muskel, dessen Anpassung an die Belastung usw. wir beobachten wollen, wird auf einer der gebräuchlichen Wachsplatten präpariert, mit Haken versehen, welche Ösen tragen. Dann wird Paraffinöl auf die Glasplatte gegossen, das Tier aufgelegt, die Haken der Fäden in die Ösen am Tiere gelegt, darauf die Kurbel angezogen, bis die Wage die gewünschte Belastung an-

zeigt. Die Doppelleinrichtung erlaubt die Beobachtung zweier Tiere zugleich und noch einiges andere, was wir später sehen werden. Eine Ölschicht unter das Tier zu bringen, ist notwendig, da dieses Schleim absondert, der mit der Zeit eintrocknet, so dass das Tier an der Glasplatte festkleben würde; ferner verhindert das Öl „normale Tiere“ auch am Festhaften. (Tun sie dies doch, so legt man sie auf die Seite.) Ich hatte ursprünglich daran gedacht, die Tiere nicht auf einer Glasplatte, sondern in der Luft hängend zu beobachten, allein dann würde ihr Eigengewicht gleich der mindest möglichen Belastung sein. Mit dem Apparate sind natürlich beide Anordnungen ausführbar. Das Öl löst übrigens die Frage in befriedigender Weise; auf das Tier hat es keinerlei Einfluss, schon weil es mit demselben gar nicht in Berührung kommt, sondern nur mit der Schleimschicht. Bemerkt sei noch, dass die Benutzung von je zwei Haken (wie angegeben) von grossem Vorteil ist. Versenkt man die Haken des Apparates unmittelbar in das Gewebe, so sind Zerrungen kaum zu vermeiden.

Was leistet nun der Apparat? 1. Wir können einen Schneckenmuskel beliebig belasten, d. h. aber, ihn einem anormalen Drucke aussetzen, und beobachten, wie er sich diesem Drucke anpasst, da er ja durch Dehnung sich selbst entlastet: mit dieser Anordnung stellen wir dem Muskel ähnliche Aufgaben, als er sie zu lösen hat, wenn in die Schnecke ein anormal grosses Wasserquantum eingedrungen ist.

2. Wir können den Muskel sich in bestimmter Weise einem Ausgangsgewichte anpassen lassen, bis er bei bestimmter Länge ein bestimmtes Gewicht mit „absoluter Konstanz“ trägt. Wir können dann unter Anwendung verschiedener Agentien beobachten, wie der Tonus steigt oder fällt, wie also eben diese Agentien den Tonus beeinflussen. Bei alledem vergessen wir nicht, dass wir niemals sagen können, der Tonus entspricht soundsoviel Gramm, da wir die Längenveränderungen nicht messen wollen, auch nicht, dass jede andere Wage, bei der also das Verhältnis zwischen Längen- und Gewichtsverschiebung ein anderes ist, als bei unserer Wage andere Werte ergibt. Um also diesen Komplex von isotonischen und isometrischen Elementen zum Messen benutzen zu können, müssen bei Vergleichung stets gleiche Bedingungen gewählt werden: gleiche Wagen, gleiche Ausgangsbelastung, eventuell auch gleich lange Tiere unter gleichem Ausgangszustand.

Einzelne Versuche, bei denen es nur darauf ankam, einmalige Tonusschwankungen festzustellen, hätten natürlich auch unter gleichbleibender Belastung durch Längenmessung angestellt werden können. Allein eine Notwendigkeit lag auch hierfür nicht vor, und es war sicherlich bequemer für alle Versuche, den gleichen Apparat zu benutzen. Ich werde auf diese Frage späterhin zurückkommen.

Experimentell-ökonomischer Teil.

Ich bin vorab eine Definition des Wortes „ökonomisch“ schuldig. Ich möchte es an Stelle des von manchen Autoren zu gleichem Zwecke angewandten Ausdrucks „biologisch“ benutzen, dessen Bedeutung eine allzu mannigfache ist. Während die einen unter Biologie Pflanzen- und Tierkunde in ihrer Gesamtheit, mit ihren beiden Unterabteilungen, Morphologie und Physiologie verstehen, halten sich andere Autoren an die altmodische Bedeutung als „Lehre von den Lebensbedingungen“; für andere (v. Uexküll) umfasst die Biologie die Anwendung der physiologischen Grundgesetze, auf die sich innerhalb des Organismus abspielenden Erscheinungskomplexe. Der genannte Forscher geht sogar so weit, einen scharfen Unterschied zwischen Zoologie, Physiologie und Biologie machen zu wollen, auch bei Einheit des eben vorliegenden Objektes. Ich kann mich mit dieser Einteilung durchaus nicht einverstanden erklären. Wenn ich v. Uexküll recht verstehe, so ist für ihn Zoologie identisch mit Systematik der Tiere (Biologie sei nicht mit Zoologie identisch, entnehme dieser nur die Objekte). Diese veraltete Benennung bedeutet aber ebensoviel, als wollte man die Tätigkeit des Bibliothekars einer philologischen Textbibliothek recht eigentlich Philologie nennen, der Textbearbeitung selbst aber einen anderen Namen geben. Zoologie im modernen und wohl einzig richtigen Sinne des Wortes ist Morphologie und Physiologie (Grundgesetze und deren Anwendung) aller Tiere. Es ist eigen, dass man sich bezüglich der Anatomie längst mit diesen Verhältnissen abgefunden hat, dass es aber den meisten schwer fällt, innerhalb der Zoologie, die Physiologie aller Tiere („vergleichende Physiologie“), der Anatomie aller Tiere („vergleichende Anatomie“) zu koordinieren. Die Anerkennung dieser Verhältnisse wird der menschlichen Physiologie, als zu praktischen Zwecken spezialisiertem Fache, ebensowenig Abbruch tun, als dies bezüglich der menschlichen Anatomie geschehen ist.

Wenn wir also das Wort „Biologie“ als umfassenden Begriff benutzen, so müssen wir für die spezielle Physiologie, deren Aufgabe es — wie angedeutet — ist, die Anwendung der Grundgesetze im Organismus zu studieren, einen neuen Ausdruck wählen. Ich werde mich des Ausdrucks „ökonomische Betrachtungsweise“ bedienen. Bekanntlich bezeichnen die Franzosen den Organismus mit „économie“ — einem Ausdrucke, der mir auch seiner wortwörtlichen Bedeutung nach wohlbegründet zu sein scheint. Ich sagte soeben „Betrachtungsweise“, und in der Tat ist dies nicht eine Wissenschaft für sich, sondern nur ein Gesichtspunkt, unter dem die physiologischen Verhältnisse betrachtet werden.

Das zu den Untersuchungen benutzte Material bestand, mit ganz wenigen Ausnahmen, aus *Helix pomatia*. Da in diesem Herbst, durch die Trockenheit des Jahres, die Schnecken im Freien überaus selten geworden waren, so musste ich mich auf das genannte Objekt beschränken, welches ich in gedeckeltem Zustande von Herrn Lehrer R. Seiler in Aarburg erhielt. Ich möchte diesem Herrn auch an dieser Stelle für manchen wertvollen Wink bezüglich des Haltens von Schnecken meinen besten Dank ausdrücken. Im gedeckelten Zustande bewahrt man in einem trocknen Kasten in kühlem Raume die Tiere ohne weitere Pflege auf. Je nach Bedarf legt man kurz vor den Versuchen eine kleine Anzahl Tiere in warmes Wasser (etwa 30°); in mehr oder weniger langer Zeit werden sie dann auskriechen. Will man solche ausgekrochene Tiere eine Reihe von Tagen aufbewahren, so tue man sie in eine trockene Kiste, gebe ihnen aber frische, gut feucht erhaltene Kohlblätter.

Die Präparation für den Apparat geschieht durch Zertrümmern der Schale. Ist das Tier frei, so drückt man den ganzen Hautmuskelschlauch (der auch die Ganglien enthält) aus Eingeweidesack und Mantel heraus, und schneidet letztere mit der Schere ab. Im übrigen habe ich das Verfahren ja schon mitgeteilt.

1. Die Anpassung der Muskulatur an verschiedene Belastung. Funktion der Ganglien bei dieser Einstellung.

Ich will nicht unnötig viel Raum durch Abdruck aller Protokolle in Anspruch nehmen, sondern mich auf das Wichtigste beschränken. Ich bemerke aber ganz ausdrücklich, dass alle mitgeteilten Tatsachen stets einer grösseren Versuchsreihe mit stets gleichem Resultate entstammen.

a) Allgemeines Verhalten der mit den Ganglien in Verbindung stehenden Muskulatur bei verschiedener Belastung.

Ein in angegebener Weise auf den Apparat gebrachter und mit bestimmtem Gewicht belasteter Schneckenmuskel wird sich stets unmitttelbar dehnen, also entlasten. Das ist auch zu erwarten, er hat sich einem minimalen Drucke (Blutleere!) angepasst, und vermag nun nicht, bei gleicher (etwa maximaler) Verkürzung noch ein bestimmtes Gewicht dazu zu tragen. Wir sehen den Zeiger fallen, erst schnell, dann immer langsamer, bis er endlich definitiv stillsteht, also Konstanz erreicht ist. Stets — auch bei geringer Ausgangsbelastung — muss der Muskel ein ganzes Stück gedehnt worden sein, bis Konstanz eintritt, eine Erscheinung, die sich nach dem Obigen von selbst erklärt. Bei meinen Wagen tritt z. B. nach Belastung mit 7,5 g Konstanz erst bei 0,8—0,5 g ein, wo die Vorrichtung ungenau zu werden beginnt. Mit 10 g belastet tritt Konstanz bei 3 g ein, all dies freilich mit individuellen Schwankungen. Will man eine möglichst hohe Konstanz erhalten, ohne den Muskel zu stark zu dehnen, so belastet man mit geringen Gewichten mehrmals, d. h. man wartet bis der Zeiger gefallen ist, und belastet dann aufs neue; diese Angaben haben vor allem methodischen Wert.

Belaste ich den Muskel von vornherein mit 25 g z. B., so beobachte ich (ein bestimmtes Beispiel), dass der Zeiger in grosser Eile bis auf 11 g fällt; dann beginnt der Prozess ein sehr langsamer zu werden: in 4' war die Strecke von 11 g — 7,5 g durchmessen, in weitere 6' fiel der Zeiger auf 5,2 g. Das Minimum etwa 5 g wurde nach i. g. 30' erreicht.

Wir müssen hier einen Augenblick verweilen, da wir uns vorab Klarheit über die soeben dargetanen Erscheinungen verschaffen müssen; es liegen nämlich drei Möglichkeiten vor, dieselben zu erklären:

1. Wir haben gehört, dass auch der tonuslose Muskel einer Belastung bedarf, um sich auszudehnen, wenn er vorher durch eine Erregung (Operation) sich verkürzt hatte. In unserem Falle sind zwar die Lakunen noch bluterfüllt, die Leibeshöhle aber nicht.

Diese Möglichkeit lässt sich ausschliessen, denn ein bereits durch Belastung gedehnter Muskel zeigt im Prinzip gleiches Verhalten als der frische.

2. Wir haben festgestellt, dass der Tonus sich in Verkürzung und Belastung ausdrückt, haben aber zugleich zugegeben, dass diese Tatsache uns über das Wesen des Tonus wenig Aufschluss gibt. So sind wir nicht in der Lage, a priori zu entscheiden, ob bei gleichbleibendem Tonus und veränderter Belastung sich die Länge verändern kann, dergestalt, dass Anpassung ohne Tonusänderung eintritt. Möglich wäre eine solche Anpassung als rein muskuläre Erscheinung.

3. Es ist möglich, dass die Last den Tonus als solchen verändert.

Nun haben wir gesehen, dass sich, besonders nach hoher Belastung, 25 g, in Wirklichkeit aber auch nach Anwendung geringeren Gewichtes, der Muskel in zwei Phasen entlastet: einer schnellen und einer ungemein langsamen. Es wäre möglich, dass die schnelle Phase¹⁾ einer Einstellung der sub 2 charakterisierten Art entspräche. Anders bei der langsamen Phase: Handelte es sich hier um eine etwaige Anpassung der Länge an die Last bei gleichem Tonus, so wäre, da hierbei die Spannung des Muskels keine Veränderung erführe, gar nicht einzusehen, welcher Widerstand denn das relativ hohe Gewicht (11 g und mehr) in seiner Bewegung aufhalte. Mit anderen Worten: Dieser Widerstand ist der Tonus selbst, der allmählich durch die Belastung vermindert wird (das dem so sei, wird schon lange angenommen!). Lassen sich so schon für diese Vorversuche rein muskuläre Erscheinungen zum mindesten aus dem Kreise unserer Betrachtung ausschliessen, so wird uns das noch besser bei den folgenden Untersuchungen gelingen: Wir werden nämlich Erscheinungen kennen zu lernen haben, durch die sich der ganglientragende Muskel vom ganglienlosen unterscheidet, und es ist klar, dass sich bei derartiger ausschliesslicher Berücksichtigung der Unterschiede, die sich doch nur auf nervöse Vorgänge beziehen, alle rein muskulären Erscheinungen physiologischer wie physikalischer (Elastizität) Natur von selbst eliminieren werden. Aus dem bisher Mitgeteilten ergibt sich in ökonomischer Beziehung für das Tier folgendes: Die Schnecke vermag ihre Muskulatur nicht nur ihren normalen inneren Druckverhältnissen, bei aus inneren Gründen schwankendem Tonus anzupassen, sondern auch Druckanomalien (etwa Wasserüberschuss), die nur peripher das System I. Ord. alterieren

1) Diese schnelle Phase findet, wie bekannt, auch noch eine andere Erklärung, die sich aber unserer dritten Möglichkeit von selbst subsummiert.

können. Auch bei dieser Anpassung tritt eine Art Mittelwert ein: Entlastung, aber nur bis zu einem bestimmten, von der Belastung abhängigen Grad der Dehnung. Je höher die Ausgangsbelastung, desto höher — neben der Dehnung — auch das Gewicht, welches der Muskel als Minimum tragen wird (auch dieser Umstand besitzt seine — bekannte — muskuläre Erklärung, die jedoch, wie gesagt, gleich allen solchen für uns bedeutungslos ist). Bei welcher Belastung schliesslich der physiologische Widerstand überwunden wird, weiss ich nicht; bald scheint das nicht zu geschehen, z. B.: mit 40 g belastet tritt Konstanz bei 13 g ein; narkotisiert man nun den Muskel mit Alkohol von 10 ‰, so erfolgt noch ein ganz bedeutender Fall. Dass dieser Fall wiederum ziemlich schnell von statten geht, beweist schon an sich, dass alle oben dargetanen Erscheinungen eine rein physikalische Erklärung nicht zulassen.

b) Welchen Einfluss hat nun das Zentralnervensystem auf diese für das Leben des Tieres offenbar hochwichtige Einrichtung?

Um diese Frage zu beantworten, werden zwei gleichgrosse Tiere in dargetaner Weise präpariert, dem einen hierauf der Schlundring entfernt, nach einem Augenblicke Wartens beide Tiere auf dem Apparat ganz gleichmässig je an einer Wage belastet. Ich lasse einige Protokolle folgen; der Versuch ist sehr einfach und kann beliebig oft mit stets gleichem Resultate wiederholt werden.

α) Niedere Belastung (auf 7,5 g).

Tabelle I.

Zeit	ohne Ganglien g	mit Ganglien g
9 h 51'	7,5	7,5
unmittelbar	5,5	4,5
9 h 54'	5,0	3,5
9 h 55'	4,5	3,0
9 h 57'	4,0	2,5
10 h —'	3,5	2 Schwankung
10 h 9'	2,5	1
10 h 12'	2,5	0,5 Schwankung
	konstant	konstant

Beobachtet bis 10 h 43'.

Späterhin habe ich länger beobachtet; es ergab sich bei sonst gleichen Verhältnissen:

3 h 53' beide Tiere mit 7,5 g belastet,

4 h 11' ohne Ganglien 3 g, mit Ganglien 0,8 g.

Die 3 g des anormalen Tieres sind das Minimum; das normale Tier bleibt auf 0,8 g konstant bis 5 h 6', zu der Zeit, wo der Versuch abgebrochen wird; nunmehr zeigt aber das anormale Tier 4,5—5 g!

Wir sehen also, dass das ganglientragende Tier sich viel schneller dem Gewichte anpasst. Das anormale Tier dehnt sich nicht nur viel langsamer aus, sondern es trägt zuletzt auch mehr Gewicht, als das normale. Der Unterschied bezieht sich sowohl auf die schnelle, als auf die langsame Phase. Ist ein grösserer Grad von Dehnung erreicht, so sieht man das normale Tier ziemlich oft spontane Kontraktionen ausführen, bei denen es sich zuweilen ganz enorm hoch belastet, um dann aber sofort wieder zu fallen und dann in der Regel längere Zeit auf dem normalen Minimum zu verharren (in den Protokollen mit „Schwankung“ bezeichnet). Das anormale Tier führt fast nie solche Schwankungen aus; treten sie auf, so belaufen sie sich meist auf etwa 1 g und sind wohl stets auf Erschütterungen usw. zurückzuführen.

β) Hochbelastung.

Ganz anders wird das Bild, wenn man die gleichen oder frischen Tiere höher belastet. Sehen wir uns das Resultat bei den gleichen Tieren an. (Man kann erst durch leichten Druck auf das Gewicht der Wage den anormalen Muskel zu gleicher Länge dehnen wie den normalen. Es ist aber durchaus nicht nötig.)

Tabelle 2.

Gleiche Tiere wie in Tabelle 1 mit 15 g belastet.

Zeit	ohne Ganglien g	mit Ganglien g
11 h 00'	15,0	15,0
unmittelbar ¹⁾	10,5	10,0
11 h 05'	7,5	6,7
11 h 26'	5,5	6,7
11 h 47'	4,7	6,0
	konstant	Schwankungsminimum

1) D. h. nach Ablauf der schnellen Phase; das ist aber für das unnormale Tier stets etwas später als für das normale.

Ein Beispiel frischer Tiere

Tabelle 3.

Mit 25 g belastet.

Zeit	ohne Ganglien g	mit Ganglien g
10 h 05'	25,0	25,0
unmittelbar	15,0	11,0
10 h 10'	9,75	7,5
10 h 16'	8,5	5,2
10 h 27'	8,2	4,2
10 h 30'	6,8	5,0
11 h —'	4,5	5,5
11 h 11'	4,2	5,5
11 h 27'	3,8	5,0
11 h 35'	3,5	steigt und bleibt unter fast fortwährenden Schwankungen stets hoch. Minimum: 7 g, Maximum: 30 g.
	konstant	

Bis 12 h 30' beobachtet.

Wir erhalten also folgendes, durchaus konstantes Resultat: Bei niederer und hoher Belastung fällt der Zeiger beim normalen Tiere vorab viel schneller als beim anormalen, und zwar gilt dies sowohl für die schnelle als für die langsame Periode des Falles (vergl. die Bemerkung unter Tab. 2 bezüglich des „unmittelbar“). Dann aber wird — nach Hochbelastung — die Bewegung des dem normalen Tiere zugehörenden Zeigers langsamer, so dass er schliesslich von der anderen eingeholt, ja, überholt wird. Mittlerweile sind beim normalen Tiere wieder jene Schwankungen eingetreten, die für einen gewissen Grad von Dehnung durchaus charakteristisch sind (hiervon späterhin). Es ist daher nach eingetretener Konstanz der anormalen Seite notwendig, beide Präparate lange Zeit (eine Stunde lang ist dies geschehen) zu beobachten, um mit Bestimmtheit sagen zu können: Nach Hochbelastung bleibt der Tonus des normalen Tieres dauernd über dem des unnormalen Tieres.

Man kann dies Verhalten noch in anderer Weise zeigen: Ein normales Tier wird hoch belastet. Es stellt sich z. B. bei 13 g absolut konstant ein; nicht selten sind die Schwankungen so gering, dass man nicht eine Summe von Minima ablesen muss, um über Konstanz urteilen zu können. Solche Fälle wurden gewählt. Nachdem man etwa zehn Minuten lang den Zeiger beobachtet hat, um sicher zu sein, dass er nicht unter 13 fällt, exstirpiert man den

Schlundring. Es erfolgt erst Steigerung, dann langsamer Fall — wie er für ganglienlose Tiere charakteristisch ist — bis 10 g. Aber auch damit ist die Grenze des physiologischen Widerstandes noch nicht erreicht: Ein ganglienloses Tier wird, in einer Uhrschaale liegend, mit 30 g belastet und stellt sich auf 8 g konstant ein (zehn Minuten beobachtet); nun giesst man Alkohol 10 % auf. Es erfolgt erst kleine Steigerung, dann Fall bis 5 g, und zwar in folgender Zeit:

11 ^h 30'	}	8 g. Dann Aufgiessen von Alkohol: Steigerung
11 ^h 40'		
11 ^h 44' 7 g		
11 ^h 52' 6 g		
12 ^h 25' 5 g		
Konstant.		

Um 12^h 25', also nach 45' langem Verweilen in Alkohol, zeigt sich das Tier noch reizbar. Es ist wahrscheinlich, dass die Grenze physiologischen Widerstandes noch nicht erreicht ist.

Wir haben es also mit einer überaus interessanten Regulier-
vorrichtung zu tun. An und für sich vermag das System I. Ord.
Überdrucken durch die bereits früher dargetane zweiphasige Ent-
lastungsbewegung sich anzupassen. Allein, einmal ist diese An-
passung eine sehr langsame, so dass die Organe lange Zeit unter
abnormem Drucke stehen müssen, dann aber findet dieselbe — wie
der Vergleich lehrt — allzu spät ihre Grenze. Es ist freilich vor-
derhand unmöglich, mit Gewissheit anzugeben, worin der Schaden
übermässiger Dehnung besteht; höchstens könnte man vermuten,
dass es sich darum handle, Zerrung von Muskel- und Nerven-
elementen zu vermeiden.

Ganz anders das normale Tier: dieses ist einer schnellen
Entlastung und Vermeidung extremer Dehnung fähig.

Die Werte sind recht beträchtlich; nehmen wir ein Beispiel,
Tab. 3: Die Tiere waren mit 25 g belastet. Die mittlere Belastung,
der sich ein normaler Muskel unter den vorliegenden Bedingungen
anpasst (= Konstanz), ist zwischen 5 und 7 g. Diesen Status erreicht
das normale Tier in 5—11 Minuten, das unnormale Tier in
30 Minuten.

Wir haben also wieder die Erscheinung (vergl. meine
frühere Arbeit l. c.), dass das System I. Ord. isoliert ein
„Individuum“ ist, d. h. die von ihm geforderten An-

passungen ohne Hilfe der Ganglien auszuführen vermag. Allein, alle diese Ausführungen gehen in einem nicht zweckentsprechendem Masse vor sich; dieses wird erst durch die Regulation von seiten der Ganglien innegehalten.

2. Entlastung nach Belastung.

Ich kann das dargetane Verhalten noch an einem weiteren Beispiele zeigen, welches ebenfalls ökonomische Bedeutung zu haben scheint. Die Frage: was geschieht, wenn man einen belasteten Muskel plötzlich entlastet? drängt sich nach dem Gesagten ganz von selbst auf.

Die Versuchsanordnung ist durchaus einfach: Der frische Muskel mit oder ohne Ganglion, wird eingehakt, in bekannter Weise mit bestimmtem Gewichte belastet, eine gewisse Zeitlang gewartet, dann durch ruhige, sichere, aber doch schnelle Drehung der Kurbel der Muskel entlastet, bis der Zeiger eine bestimmte Zahl zeigt; ich nehme stets 5 g. Ich lasse einige Musterprotokolle folgen; auch diese Versuche wurden oft und mit stets gleichem Resultate wiederholt.

Tabelle 4.

Frisches, „normales“ Tier mit 10 g belastet und etwas nach Ablauf der schnellen Phase auf 5 g entlastet.

α) Niedere Belastung (geringe Dehnung).

Ausgangsbelastung	Zahl der Gramm, die der Zeiger nach Entlastung über 5 g steigt	
20 g	0,2 g (kaum nachzuweisen), dann rapider Fall	
25 g	0,5 g, dann rapider Fall	
20 g	0,2 g, dann rapider Fall	
25 g	0,8 g, dann rapider Fall	
20 g	1,0 g, dann rapider Fall	
25 g	1,5 g, dann rapider Fall	
20 g	0,5 g, dann rapider Fall	
25 g	0,6 g, dann rapider Fall	Hier und da, vor dem regelmässigen schnellen Fall, spontane Schwankung
20 g	1,2 g, dann rapider Fall	
25 g	2,5 g, dann rapider Fall	
20 g	1,8 g, dann rapider Fall	
25 g	2,2 g, dann rapider Fall	
25 g	2,2 g, dann rapider Fall	

β) **Hochbelastung** (starke Dehnung).

Gleiches Tier; es wird „relative Konstanz“¹⁾ abgewartet.

Belastung g	rel. Konstanz	Entlastung auf g	Steigerung mm
40	17	5	2,5
40	23	5	5,0
40	27	5	4,0
50	27	5	6,5
50	30	5	6,5

Gleicher Versuch mit ganglienlosem Tiere:

Tabelle 5.

α) **Niedere Belastung** (geringe Dehnung).

Es wird wie beim normalen Tiere nach Belastung nur bis etwas nach Ablauf der schnellen Phase gewartet.

Belastung g	Steigerung von 5 g an g
20	0,9
25	1,0

Wiederholung des Versuches zeigt so wenig Steigerung, dass Unterschiede sich kaum mit Bestimmtheit nachweisen lassen; obige Zahlen können als Mittel gelten.

Nun wird hoch belastet und bis zur relativen Konstanz gewartet.

β) **Hochbelastung** (starke Dehnung).

Belastung g	rel. Konstanz g	Ent- lastung auf g	Steigt auf g	
30	23	5	1,2	} wird langsam erreicht; dann folgt langsamer Fall
30	23	5	1,2	
30	24	5	1,3	
50	36	5	2,0	
40	29	5	1,2	} innerhalb 5' erreicht; dann langs. Fall
etwa 70	37	5	2,7	
30	26	5	1,6	
40	30	5	2,0	
				" 5' " " " "
				" 7' " " " "

Ehe ich an die Diskussion dieser Tabellen gehe, muss ich noch einiges bemerken. Beim frischen, „normalen“ Tier kann ganz zu

1) Hierunter verstehe ich den Zustand, dass ein Fall ohne weiteres nicht mehr nachweisbar ist; erst nach 5—10 Minuten würde ein solcher feststellbar sein.

Anfang jegliche Steigerung nach Entlastung ausbleiben, doch ist dies selten. Ferner: die Steigerung beim normalen Tiere ist eine schnelle, meist auch ziemlich gleichförmige. Beim anormalen Tiere findet erst eine mittelschnelle Steigerung statt; dann folgt eine ganz un-
gemein langsame Bewegung. Es kostet nicht wenig Geduld, dieselbe zu beobachten; nach 5—7 Minuten ist manchmal das Maximum erst erreicht; dann tritt aber sofort Fall ein. Beim normalen Tiere sind die Erscheinungen wieder nicht ganz so regelmässig als beim abnormalen. Häufig tritt nach Erreichung des Maximums eine spontane Steigerung ein, die aber das Bild zu trüben nicht imstande ist. Kurz: wir sehen vorab, dass rein physikalische Erscheinungen nicht im Spiele sind. Niemals würde ein elastisches Gebilde nach Entlastung sieben Minuten lang sich zusammenziehen, um dann unter gleichen Bedingungen sich wieder zu dehnen. Eine physikalische Erscheinung würde ausserdem nicht unter Umständen (wie beim normalen Tiere) ganz ausbleiben können. Wie dem aber auch sei: die augenfälligen Unterschiede zwischen normalem und unnormalem Tiere finden in physikalischen Erscheinungen keinerlei Begründung, und auf diese Unterschiede kommt es uns wiederum an.

Das System I. Ord., nach höherer Belastung wieder entlastet, verkürzt und belastet sich wieder; je mehr der Muskel gedehnt war (höhere Belastung — Wiederholung des Versuches — längeres Zuwarten nach Belastung), desto höher steigt der Zeiger, allerdings innerhalb bescheidener Grenzen. Da die rein muskulären Vorgänge uns noch nicht in ausreichender Weise bekannt sind, so wollen wir uns über das Wesen der dargetanen Reaktion des Systems I. Ord. nicht weiter auslassen. Dagegen sehen wir, dass unter genau den gleichen Bedingungen das normale Tier, also das System I. Ord. + Ganglien, sich anders verhält. Qualitativ trifft das gleiche zu: geringe Dehnung bedingt geringe Verkürzung nach Entlastung, starke Dehnung stärkere Verkürzung. Allein, diese Differenzen sind weit grösser, und, was das wichtigste ist, sie umfassen die Zahlen des anormalen Tieres. Anfänglich sind die Steigerungen minim, aber mit jedem Versuche nehmen sie zu, — wenn auch nicht ganz gleichförmig. Während beim abnormalen Tiere die Extreme sind (nach Meistbelastung von 50 g, die wir auch ausschliesslich beim normalen Tiere anwandten): Minimum 0,9 — Maximum 2,0, belaufen sie sich beim normalen auf 0,1 — 0,2 (eigentlich 0) als Minimum und 6,5 als Maximum.

Dass diese Differenzen zwischen normalen und abnormalen Tieren nicht durch verschiedene Bedingungen, nämlich geringere Gesamtdéhnung des anormalen Tieres, verursacht werden, geht daraus hervor, dass das benutzte (Tab. 4) normale Tier, nach dem Versuche seiner Ganglien beraubt, nach längerem Experimentieren (im ganzen noch zehnmal) als letzten und grössten Wert den folgenden ergab:

Belastung	rel. Konstanz	Entlastung auf	Steigerung
50 g	38 g	5 g	1,9 g
			sehr langsam

Die Ganglien spielen hier also, wie in der ersten Erscheinungsgruppe, eine regulatorische Rolle; nicht nur, dass sie die Déhnung nach Entlastung schneller ausgleichen, sondern auch nach mässiger Déhnung in geringerem Masse, nach übertriebener Déhnung aber in höherem Masse als das System I. Ord. Es ist durchaus nicht unwahrscheinlich, dass diese Regulierung zweckmässig sei; bezüglich der Geschwindigkeit ist dies sogar selbstverständlich. Die Hauptsache aber ist, dass eine Regulierung stattfindet, und zwar genau wieder wie eben: das System I. Ord. zeigt gleichmässige Mittelwerte. Das Zentralnervensystem schafft sowohl nach — als nach + Extreme.

Im ganzen halte ich mich zu der Behauptung für berechtigt, dass das System I. Ord. der Schnecke eine Vorrichtung besitzt, den schädigenden Einfluss abnormaler Druckschwankungen im Innern des Tieres auszugleichen. Doch muss diese Funktion erst durch die Ganglien beeinflusst werden, um schnell und in dem notwendigen Masse dem Tiere von Nutzen sein zu können.

3. Beeinflussung einer Tierhälfte durch die andere.

Wie geschieht nun diese Regulierung? Es kann nicht die Aufgabe dieser ersten Mitteilung sein, diese Frage zu erschöpfen. Eine hierhingehörige Versuchsreihe fällt jedoch in dies Kapitel: die Frage, wie die Beeinflussung eines Teiles der Muskulatur durch abnorme Belastung, einmal durch das zentrale Nervensystem allein, dann durch Teile des Nervennetzes allein, auf andere, nicht übermässig belastete Teile übertragen wird.

Die Versuchsanordnung ist im Schema folgende: Ein Tier wird derart in seine beiden symmetrischen Hälften geteilt, dass diese nur

noch durch das Zentralnervensystem oder durch eine Muskelbrücke kommunizieren. Dann wird die eine Hälfte an der Wage zur Konstanz gebracht, sodann die andere Hälfte mit einem bestimmten Gewichte belastet und hierauf an der Wage abgelesen, welchen Einfluss die Belastung und hinterher die Entlastung auf die andere Seite hat.

Die Teilung einer Helix in zwei Teile, dergestalt, dass dieselben nur noch durch das Zentralnervensystem kommunizieren, ist nicht ganz einfach.

Sehr oft, wenn auch anatomisch alles gelungen zu sein scheint, fehlt jede physiologische Kommunikation. Ich will die Technik daher etwas genauer beschreiben: Der in bekannter Weise erlangte muskulöse Teil des Tieres wird mit vier Haken versehen, und zwar hinten rechts und links von der „Schwanzspitze“, vorn rechts und links von einer Stelle, die mindestens einige Millimeter hinter dem Zentralnervensystem liegt. Dann kommen durch die Ösen Nadeln, mit denen das Tier auf der Wachsplatte aufgespannt und gespreizt wird. Eine fünfte Nadel, die oberhalb des Schlundkopfes durch die Rückenhaut gestochen wird, zieht die Kopfpartie etwas nach vorn. Nun zerschneidet man die Rückenhaut median, entfernt den Darm bis dicht ans Nervensystem heran und die Geschlechtsorgane. Dann sucht man die beiden mittelsten von den „Pedalganglien“ ausgehenden Bahnen und drängt sie mit einer einen Sonde vorsichtig auseinander. Zwischen Ganglien und Sonde sticht man nun eine Lanzette ein, und indem man die Sonde nach dem Schwanze zu bewegt, folgt man ihr mit der Lanzette bis zum eigentlichen Schwanzteile, den man — hier sind Nerven nicht sichtbar — dem Augenmasse nach median zerteilt. Nun führt man von vorne die Sonde zwischen „Fuss“ und Ganglien hindurch, was sofort gelingt, hebt diese vorsichtig eben hoch genug, um ein feines Messer oder einen Scherenarm dazwischenbringen zu können, und trennt den Rest des Gewebes durch. Der Schlundkopf mit Darmrest wird nun oder auch schon früher entfernt. Mit einem Spatel wird das Präparat auf den Apparat gebracht. Dieser ist mittlerweile etwas umgewandelt worden: Der eine Teil trägt wie bisher die Wage. Das feingelagerte Rad des andern jedoch, dessen Wage wir beseitigt haben, ist nun nach hinten gerichtet, gleich dem Wagenhaken. Über das Rad läuft ein Faden, der an seinem distalen Ende ein Gewicht von 50 g oder weniger trägt, das herabhängt, an

seinem proximalen Ende dagegen einen Haken, an dem der eine Schneckenteil befestigt werden soll. Auf diese Weise also können wir diesen Teil mit dem Gewichte belasten. Um dies jedoch nach Belieben und mit der nötigen Vorsicht tun zu können, legen wir einen zweiten Faden, vom Gewicht ausgehend, über das Rad, den Wagenhaken, und befestigen ihn in einer einfachen Klemmschraube, die ihrerseits am Hilfsständer angeschraubt ist. Ist dieser Faden angezogen, so trägt er allein das Gewicht. — Ehe ich die Resultate mitteile, will ich noch folgendes bemerken: Da mir diese Fragestellung von der grössten Wichtigkeit zu sein schien, so habe ich die bereits skizzierten Experimente sehr oft wiederholt. Allein, auf etwa 20 Versuche ist es nur siebenmal geglückt, zwei physiologisch kommunizierende Teile zu erhalten. Dies dokumentiert sich so, dass der eine Teil durch lebhaft kontraktile Antwort auf jedwede Reizung des anderen antwortet. Ich weise aber mit aller Bestimmtheit darauf hin, dass, wenn Kommunikation nachzuweisen war, stets die im folgenden mitgeteilten Resultate erzielt wurden. Bemerkte sei noch, dass bei den beiden ersten geglückten Versuchen die Belastung mit Hilfe der Wage vorgenommen wurde.

Die Versuche: Ich teile wieder einige Beispiele mit.

Der an der Wage arbeitende Teil des Tieres wird durch mittelhohe Belastung zur absoluten Konstanz bei 4,7 g gebracht. Nun wird das Gewicht ganz langsam herabgelassen. Eine direkte mechanische Beeinflussung der registrierenden Seite durch die belastete ist ausgeschlossen, da der Kopf des Tieres von Wage und Gewicht abgewandt ist; die Haken, mit denen das Tier hier befestigt wurde, sind aber, wie gesagt, hinter dem Zentralnervensystem angebracht. Das Zentralnervensystem, als einzige Verbindung zwischen beiden Teilen, ist dergestalt vollkommen aus dem Bereiche der Bewegung. Ich habe mich stets überzeugen können, dass man bei dieser Anordnung eine Seite beliebig bewegen kann, ohne dass die andere hierdurch mechanisch beeinflusst wird. Ich habe ja auch genug unfreiwillige Kontrollversuche mit all den Tieren angestellt, bei denen die physiologische Verbindung nachweislich unterbrochen war; den augenfälligsten Beweis dafür aber, dass die zu beschreibenden Erscheinungen physiologischer Natur sind, teile ich am Schlusse jedes Versuches mit. Immerhin tut man andererseits gut, um Zerrungen am Zentralnervensystem zu vermeiden (ob solche unter den Bedingungen möglich sind, weiss ich nicht einmal), die Kurbel

— je mehr das Gewicht den belasteten Muskel dehnt — etwas anzuziehen; hierdurch kann man ohne weiteres erreichen, dass die Gewebsteile in der Nähe der Ganglien sich in keiner Weise verschieben.

Tabelle 6.

Belasteter Muskel trägt g	Registrierender Muskel zeigt g
0	4,7
vorsichtige f 50	3,5
Entlastung 0	5,0
—	4,7
50	2,5
0	6,0
—	4,5

Zur Kontrolle wird das Zentralnervensystem nun vorsichtig mit starkem Alkohol gepinselt, bis jegliche physiologische Kommunikation nachweislich unterbrochen ist. Man wartet, bis der registrierende Teil sich einstellt, belastet nun den anderen wie gewöhnlich: der registrierende Zeiger rührt sich nicht.

Wie mitgeteilt, kann man auf zweierlei Weisen beim „normalen“ Tier Konstanz erhalten: einmal durch (eventuell wiederholte) Belastung mit niederen Gewichten, dann durch Hochbelastung. Ich will der Kürze halber jene Art der Konstanz „Muskelkonstanz“ nennen, weil sie unabhängig vom Zentrum eintritt, ja, von diesem herabgedrückt wird, diese aber „Zentralkonstanz“, da sie durch das Zentrum bedingt wird ¹⁾).

Ich habe nun gefunden, dass bei „Muskelkonstanz“ unter sonst gleichen Bedingungen ein Tonusfall nur in sehr geringem Grade eintritt: z. B. relative Konstanz bei 4 g; Belastung: langsamer Fall bis 3 g. Entlastung bedingt Stillstand, keine Steigerung ²⁾. Das nämliche Präparat, auf „Zentralkonstanz“ gebracht, zeigt die Erscheinung in absoluter Reinheit, bei beliebiger Wiederholung.

1) Möglicherweise haben wir es da mit Sperr- und Zentraltonus zu tun, doch können wir ersteren als solchen nicht feststellen, da wir stets Muskeln und Netz beobachten.

2) Es ist nicht immer leicht, zu sagen, welche Art Konstanz man vor sich hat; alterierte Muskeln sind überhaupt nicht leicht zur Muskelkonstanz zu bringen; so ist die soeben mitgeteilte Beobachtung möglich, aber nicht allgemein gültig

Tabelle 7.

Belasteter Muskel trägt g	Registrierender Muskel zeigt g
0	11,5 konstant
50	9,5
0	12,0 Einstellung auf
—	9,5
50	8,5
0	10,0 Einstellung auf
—	7,5
50	6,5
0	9,0

Bei gleicher Alkoholkontrolle wie oben zeigt sich keinerlei Ausschlag.

Hierzu ist noch zu bemerken, dass unter kurzdauernder Belastung der einen Seite die registrierende Seite fast nie Schwankungen zeigt; nur einmal, nach sprungartigem Fall des Zeigers, folgte eine kleine, spontane Steigerung. Anders, wenn man das Gewicht einige Zeit belässt: dann können im registrierenden Muskel einige Schwankungen auftreten.

Ich schliesse hier sogleich die Mitteilung über Versuche mit Muskelbrücken an. Die Präparation ist einfach: Man trennt etwa median das Tier in seine beiden Hälften und lässt z. B. am Kopfe eine schmale Brücke Fussmuskelsubstanz übrig, hinter der man die Haken einsticht. Das Zentralnervensystem wird entfernt.

Da hier der Rest Nervennetz das einzige leitende Element ist, welches die Kommunikation bedingt, so können wir von vornherein annehmen, dass eine etwaige Reaktion des registrierenden Teils auf Belastung des anderen eine überaus schwache (Dekreszenz in den Netzen) und langsame (geringe Leitungsgeschwindigkeit in den Netzen) sein wird. In der Tat lässt sich bei Konstanz ein entsprechender Tonusfall nicht mit Bestimmtheit nachweisen; die Werte sind so klein, dass sie gar nichts beweisen. Ich bin daher, wie folgt, verfahren: Ich belaste den registrierenden Muskel (an der Wage) etwa mit 10 g, warte bis nach Ablauf der rapiden Phase und notiere dann die Zeit, die der Zeiger braucht, um von einem bestimmten Teilstriche zum nächstfolgenden zu fallen. Dann entlaste ich ganz, warte einen Augenblick und belaste wieder mit 10 g. Die Zeit, die der Zeiger zum Durchfallen der gleichen Teilstrichdifferenz gebraucht, wird nun unter Belastung der anderen Hälfte gemessen. Da durch

die eintretende Dehnung, die trotz Entlastung vor Beginn jeder neuen Ablesung nicht zu vermeiden ist, der Zeiger jedes folgende Mal an und für sich die gleiche Strecke langsamer durchmessen wird, so tut man gut, jeweils eine dritte Ablesung ohne Belastung der anderen Seite vorzunehmen, den Versuch auch wohl öfters zu wiederholen und mit Mittelwerten zu rechnen. Ich führe dementsprechend hier auch mehrere Beispiele an:

Tabelle 8.

	Belasteter Muskel trägt g	Registrierender Muskel fällt
a) {	0	von 5 auf 4 in 2 Minuten
	50	" 5 " 4 " 1 Minute
	0	" 5 " 4 " 2 ³ / ₄ Minuten
b) {	0	" 6 " 5 " 2 ¹ / ₂ "
	50	" 6 " 5 " 3 "
	0	" 6 " 5 " 9 "
c) {	0	" 8 " 7 " 1 ¹ / ₄ "
	50	" 8 " 7 " 1 ¹ / ₈ "
	0	" 8 " 7 " 3 ¹ / ₂ "
	50	" 8 " 7 " ¹ / ₂ Minute
	0	" 8 " 7 " 7 Minuten
d) {	0	" 8 " 7 " ³ / ₄ Minute
	50	" 7 " 6 " ³ / ₄ "
	0	" 8 " 7 " ³ / ₄ "
	50	" 7 " 6 " 1 "
	0	" 8 " 7 " 1 ¹ / ₂ Minuten
	50	" 7 " 6 " 2 ¹ / ₄ "
	0	" 8 " 7 " ⁷ / ₈ Minute
	50	" 7 " 6 " 2 Minuten
	0	" 8 " 7 " 1 ¹ / ₄ "
	50	" 7 " 6 " 2 ¹ / ₂ "

Bei Versuchen a und b wurde der registrierende Teil jeweils mit 10 g, bei c und d mit 12 g belastet.

Aus Tab. 8 sehen wir, dass die Mittelwerte (meist auch die absoluten Werte) bei Belastung stets geringer sind als ohne Belastung; mehr brauchen wir nicht zu wissen; ein Ausrechnen der Verhältniszahlen selbst halte ich für wertlos.

Die ganze Versuchsreihe lehrt, kurz gesagt, dass Belastung (Dehnung) der einen Tierhälfte in der anderen den Tonus herabsetzt, und zwar so, dass, wenn ein Teil des peripheren Nervennetzes die Kommunikation bildet, diese Herabsetzung eine geringfügige ist; wenn dagegen das Zentralnervensystem die Brücke bildet, so erfolgt bei

Belastung ein prompter Tonusfall, bei Entlastung eine ebenso ausgesprochene und schnelle Steigerung; besonders dann, wenn der Muskel in einem Dehnungszustande sich befindet, in welchem er lediglich durch Vorhandensein des Zentralnervensystems befähigt wird, das entsprechende Gewicht zu tragen (Zentraltonus). Es ist ja wohl nicht anzunehmen, dass die Erscheinung unter der Bedingung unseres Versuches ökonomische Bedeutung habe; hingegen ist mit Sicherheit zu schliessen, dass wir hier die Reguliervorrichtung kennen gelernt haben, die es bedingt, dass alle Muskeln des Tieres unter normalen Verhältnissen stets gleichen Tonus aufweisen. Es ist dies wiederum eine Vorrichtung, die unvollkommen im Nervenetz vorhanden ist, zu deren voller Funktion jedoch das Zentralnervensystem notwendig ist. Freilich ist es wahrscheinlich, dass dieses Verhalten, soweit ein Unterschied zwischen Netz und Zentralnervensystem in Betracht kommt, uns nichts Neues zeigt, da eben dieser Unterschied in der bekannten besseren Leitfähigkeit der Bahnen seine Erklärung findet.

Immerhin, daran sei festgehalten, haben wir hier wieder eine Regulierung des Tonus kennen gelernt, die das System I. Ord. allein besorgen kann, doch wesentlich unvollkommener, als das zentrale Nervensystem.

4. Beschreibung einiger pharmakologischer Versuche, deren Resultate im nächsten Abschnitte Verwendung finden sollen¹⁾.

Bereits in meiner zitierten Arbeit (l. c. S. 232) habe ich einen Versuch mitgeteilt, den ich jetzt bei Arion und Limax mit Erfolg nachgemacht habe: Das in beide, nur durch das Zentralnervensystem verbundene, sagittale Hälften getrennte Tier zeigt an der Wage Tonusfall in der einen Hälfte, wenn die andere durch Injektion oder Bad kokainisiert wird. In der zitierten Arbeit konnte ich nur Inhibition der Bewegung nachweisen. Der Fall betrug bei Arion 1,5 g, die schnell eingebüsst wurden, dann weitere 1,5 g mit langsamem Fall (im Ganzen von 5 auf 2 g). Ähnliche Zahlen erhielt ich bei Limax, nämlich Fall von 5,5 auf 3 g.

Mit diesen Versuchen, sowie einigen anderen, die sich mit Beeinflussung des Tonus durch alle möglichen Agentien (z. B. auch

1) Es handelt sich um Rekapitulation und Verbesserungen einiger bereits in meiner zitierten Arbeit mitgeteilten Versuche.

Wärme) befassen, werden wir uns in einer der nächsten Mitteilungen zu beschäftigen haben. Hier sei nur das vorweggenommen, was — wie mir scheint — in der folgenden Besprechung nicht entbehrt werden kann. Hierzu gehört denn auch die Tatsache, dass schwache Kokaïnisierung der Ganglien Tonusfall bedingt (l. c. S. 231. Bethe l. c. S. 369, bestätigt dies). Ich habe jetzt bei *Arion* und *Limax* ganz beträchtlichen Tonusfall erzielt, 2,5, ja 5 g betragend, und das an gedehnten und nicht gedehnten Muskeln. Bei *Aplysia* fand ich, dass starkes Kokaïnisieren — dann nämlich, wenn auf elektrische Reizung des Ganglions die Muskeln nicht mehr reagierten — Ansteigen des Tonus zur Folge hat. Auch hiervon später.

C. Hypothetische Basis, auf die sich diese Untersuchungen stützen sollen; Versuch, von den Erscheinungen auf die Ursachen zu schliessen.

Ich möchte vor allem bemerken, dass ich in dieser ersten Mitteilung auf zwei Dinge verzichte: Vergleichung der gewonnenen Tatsachen mit Verhältnissen bei Vertebraten, hierzu scheint mir die Zeit noch nicht gekommen zu sein; daher wird denn auch ferner eine erschöpfende Darstellung der Literatur nicht angestrebt: wir werden uns nur mit einigen wenigen Autoren zu beschäftigen haben.

In meiner zitierten Arbeit habe ich dargetan, wie ich auf Grund des tatsächlichen Verhaltens zu Anschauungen gekommen bin (l. c. S. 228 ff.), die sich zu den Theorien v. Uexküll's¹⁾ verhielten wie Skizze zur Ausführung. Als ich auf diesem Vorstadium einer Hypothese angekommen war, lernte ich die Arbeit v. Uexküll's kennen und verwandte ohne weiteres das Schema dieses Autors zur Erklärung der Erscheinungen. Ein derartiges Vorgehen ist nicht ohne Nachteile: Einmal täuscht man sich gar zu leicht über das Vorhandensein anderer Erklärungsmöglichkeiten. Ein Schema befriedigt den Autor zu schnell. Umgekehrt stösst ein solches Schema beim Leser leichter auf Widerspruch als die gleichen Ansichten, tale quale ausgedrückt. Denn so sehr wahre Klarheit gewinnt, so sehr reizt

1) J. v. Uexküll, Die Physiologie des Seeigelstachels. Zeitschr. f. Biol. Bd. 39 S. 73—112. 1900.

vorgetäuschte Klarheit zu Widerspruch. Hierzu kommt, dass man durch ein Schema gar oft mehr sagt, als man eigentlich zu sagen beabsichtigt. Aus diesen Gründen will ich heute und in den nächsten Mitteilungen die Arbeit da wieder aufnehmen, wo ich sie vor Anwendung der Vergleichung mit den unterheizten Stäben sozusagen abgebrochen hatte.

Aber ich will auch in anderer Beziehung anders verfahren: ich will nicht für eine Hypothese schrankenlos und dadurch wohl stets subjektiv eintreten, sondern versuchen, alles was möglich ist, anzuerkennen, um die übersehbaren Möglichkeiten in sich ausschliessende, allgemeine Gruppen zu teilen. Gelingt es uns, im Laufe dieser Untersuchungen ganze Gruppen durch das, was wir Beweise nennen können, auszuschliessen, dann um so besser.

Zwei solche Anschauungen, die sich ohne grosse Mühe derart erweitern lassen, dass man durch sie die augenscheinlich einzig möglichen Gegensätze zum Ausdrucke bringen kann, sind uns in der Literatur bereits gegeben; es sind die Hypothesen von v. Uexküll und von Biedermann. Wir wollen diese beiden Hypothesen in etwas erweiterter Form darstellen und untersuchen, wie sich durch dieselben unsere Tatsachen erklären lassen.

Gegenstand unserer Hypothesen sind diejenigen Erscheinungen, die sich innerhalb des eigentlichen Nervensystems abspielen; da diese sich jedoch lediglich im Verhalten der Muskulatur ausdrücken, so müssen auch beide Hypothesen sich auf die Vorgänge im Muskel stützen, die Vorgänge also, die, soweit möglich, kennen zu lernen wir bereits Gelegenheit hatten (vgl. Abschnitt A). Beide Hypothesen werden die Möglichkeit zweier Formen des Tonus anerkennen müssen, wenn auch nicht bei jedem Tiere beide Formen zugleich vorzukommen brauchen. Der Zentraltonus ist sicherlich allgemein verbreitet: wie wir sahen, bei Muskeln ohne Sperrtonus unter jeder Bedingung, bei Muskeln mit Sperrtonus („Tonusmuskeln“) nur so lange, als dieser durch irgendein Agens vernichtet, die Verkürzung aber beibehalten wird. Auch die Lösung des Zentraltonus bietet dem Verständnis keine Schwierigkeit: durch Ablenden der Erregung, und nur hierdurch, kann er zum Schwinden gebracht werden (wenn wir von äusseren Eingriffen absehen).

Weniger eindeutig liegen die Verhältnisse bezüglich des Wesens und der Lösung des „Sperrtonus“. Ich will die beiden entgegengesetzten Ansichten kurz formuliert einander gegenüberstellen. Nach

Biedermann wird durch (reflektorische) Erregung im Muskel eine Veränderung gesetzt (z. B. ein Koagulationsgrad), die, soll sie überhaupt weichen, vom Zentrum aus durch einen zentrifugalen Impuls gelöst werden muss.

Hierzu also im Gegensatze steht folgende Auffassung: Die (reflektorische) Erregung setzt vor allem im „Nervenende“ eine Veränderung, der — entsprechend ihrer Grösse — im Muskel ein Stoffwechselvorgang parallel verläuft, dem zufolge Verkürzung (und Belastung) unter Energieverbrauch eintritt. Während nun nach der ersten Hypothese, der im Nervenende gesetzte Zustand sofort wieder schwindet, oder doch sein Bleiben für den Muskel ohne Belang ist, muss Hypothese II annehmen, dass der (Sperr-)Zustand des Muskels vom Zustande im Nervenende dergestalt abhängig sei, dass bei Verharren desselben auch der Muskeltonus sich gleich bleibt, ebenso wie sich Schwankungen in beiden Gebilden entsprechen. Dabei sind aber nur die Veränderungen mit einem energetischen Prozess im Muskel verbunden. Auch hier kann die Verkürzung durch einen Koagulationsgrad bedingt sein. So weit würden freilich beide Hypothesen keine Diskussion zulassen, da sie sich auf vorläufig unkontrollierbare Punkte beziehen: das sichtbare Verhalten des Muskels könnte in jeder Beziehung das nämliche sein, welche von beiden Hypothesen auch recht behielte. Z. B.: Vom Zentrum losgelöst, wird das Nervenende seinen „Zustand“ beibehalten (oder doch beibehalten können), genau, wie auch nach der Interpretation Biedermann's, die Muskeln ohne Zentrum im Tonus verharren¹⁾. Ja, bis hierhin würden wir nicht einmal gezwungen sein, zwei sich befehdende Anschauungen einander gegenüberzustellen, wollten wir die angedeuteten Verhältnisse nur allgemein genug gefasst zur Darstellung bringen. Allein, der Annahme, dass die Tonuslösung durch einen **zentrifugalen** Impuls zu erfolgen habe, ist eine zweite als Gegensatz gegenüberzustellen, dass nämlich ein **zentripetaler** Vorgang auf dem Wege des Ausgleiches den „Zustand“ im Nervenende und somit den Muskeltonus mindere. A priori dürfte für beide Anschauungen die Wahrscheinlichkeit ziemlich gleichgross sein. Das Parallelverlaufen der Zustände im Nerven-

1) Tatsächlich hat sich ein solches Beibehalten ergeben. Bei der Schnecke, bei der man die Muskulatur von Nerventeilen (Netz) nicht trennen kann, ist die Frage unkontrollierbar.

ende und Muskel ist nicht mehr oder weniger rätselhaft, als das Setzen und Lösen von Koagulations- oder anderen Zuständen durch zentrifugale Impulse. Wenn wir jene Vorstellung auch nicht durch Gewissheit ersetzen können, so können wir doch leicht einsehen, dass es sich hier durchaus nicht um einen mysteriösen Vorgang handelt: liefert doch schon die Technik Beispiele dafür, dass derartige Vorrichtungen möglich sind (Relais usw.). Was ferner die von Hypothese II angenommenen nervösen Vorgänge anbelangt, so würden wir damit von der in Frage kommenden Energie oder Substanz: dem „Nervenprinzip“, nur verlangen, sich den Gesetzen zu fügen, denen alle leitbaren Energieformen und alle Fluida gehorchen: statische und dynamische Erscheinungen zu zeigen, und wir würden nur konsequent sein, postulierten wir für das „Nervenprinzip“ das Gesetz vom Energieausgleich, welches ja ebenfalls durchaus universell ist. Dass die von Hypothese II angenommene Vorrichtung auch durch zentralen Tonus unter obigen Bedingungen verkürzt gehalten werden kann, braucht nach dem Vorhergehenden nicht mehr dargetan zu werden.

Da wir auch hier wieder der Frage nach den rein muskulären Vorgängen aus dem Wege gehen wollen, so können wir nach dem Gesagten das Kontroversum tatsächlich recht kurz fassen:

Hypothese I (Biedermann). Der ganz unabhängig vom Nervensystem verharrende Sperrtonus (Substanztonus) wird durch einen **zentrifugalen** Impuls gelöst, der — da wir an einen Impuls sui generis nicht glauben — seine eigene Bahn haben muss. Wir wollen diese die „**Unipolarhypothese**“ nennen.

Hypothese II. Der Sperrtonus, eine Folge des (statischen) Potentials des Nervenprinzips, sagen wir: des Nerventonus im motorischen Nervenende, wird dadurch gelöst, dass durch ein **zentripetales** Gefälle jenes Potential vermindert wird.

Diese Hypothese ist im wesentlichen gleich derjenigen, die sich dem Schema von v. Uexküll entnehmen lässt. (Ich sehe von den neuesten Hypothesen v. Uexküll's vorläufig ab.) Sie enthält also den realen (im Gegensatz zum schematischen) Teil der Hypothese, für die unbedingt v. Uexküll die Priorität hat, und die sich auch mir, als Resultat meiner Untersuchungen an *Aplysia*, im Rudimente wenigstens, aufdrängte. Ich will ihr für meine Zwecke einen un-

persönlichen Namen geben, um nach Bedarf mit ihr schalten zu können, ohne dass v. Uexküll für jeden Zusatz meinerseits verantwortlich gemacht werde, und will sie „Bipolarhypothese“ nennen: In dem Namen soll das Gegensätzliche zu Hypothese I ausgedrückt sein.

Wir wollen also jetzt versuchen, die vorliegenden auf Schnecken bezüglichen Tatsachen, so kurz wie möglich durch beide Hypothesen zu erklären; das übrige ergibt sich dann von selbst.

Tatsache I. Ein seiner Ganglien beraubtes Tier befindet sich im dauernden Zustand des gesteigerten Tonus (meine zitierte Arbeit S. 211). Diese Tatsache dürfte unzweifelhaft feststehen. Bethe hat das gleiche gesehen und gibt neuerdings sogar Zahlen an, die er mit dem Manometer gewonnen hat. Ich muss wiederum im Interesse der Frage mein Bedauern darüber ausdrücken, dass Bethe nicht auf die theoretische Bedeutung dieses Befundes eingeht; ja, es scheint mir sogar, als verkenne er einige meiner Punkte. So sagt er z. B. (l. c. S. 371): „Jordan ist der Ansicht, dass die Tonussteigerung sofort nach Herausnahme der Ganglien eintritt“; er beweist hierauf, dass dem nicht so ist. Es tut mir leid, aber dieser Ansicht bin ich nicht; auch habe ich über den Zeitpunkt dieses Eintritts nie eine Ansicht geäußert, zumal dieser — wie ich zeigen werde — innerhalb gewisser Grenzen ganz nebensächlich ist.

Freilich zeigt mein Versuch mit Kokain, demzufolge ziemlich gleichzeitig mit der Unerregbarkeit des Ganglions, der Tonus steigt, dass derselbe unter gewissen Umständen unmittelbar auftreten kann; doch diese Umstände sollen uns ein andermal beschäftigen. Bethe fährt auf Seite 372 Absatz 2 fort: „(Auf die von Jordan gegebene Erklärung der Tonussteigerung glaube ich nicht eingehen zu brauchen, da die Grundlagen, auf die sie aufgebaut ist, zum Teil auf Irrtümern beruhen.)“ Vorab habe ich eine „Erklärung der Tonussteigerung“ gar nicht gegeben, sondern lediglich gesagt: Der Tonus wird irgendwie erzeugt, nach Exstirpation der Ganglien aber von diesen nicht mehr, wie in der Norm, gelöst oder abgeleitet. Die Frage, wann der Tonus auftritt, hat aber doch lediglich Bedeutung für die Frage der Tonuserzeugung, auf die ich mich absichtlich nicht eingelassen habe. Übrigens sagte ja Bethe im gleichen Absatz: „Tonuslösung scheint aber hier eine Hauptfunktion der zentralen Ganglien zu sein.“ Ich gebe zu, das Missverständnis mag an der meinerseits erfolgten Einkleidung in ein Schema

liegen. Genug hiervon, dies musste festgestellt werden; um weitere Unklarheiten zu vermeiden.

Die Tatsache, dass der Tonus, der ja wohl sicherlich unaufhörlich durch Dauerreflexe — wenn ich so sagen darf — erzeugt wird, steigt, wenn die Ganglien dies durch „Lösung“ nicht hindern, wird durch den Versuch mit geringer Belastung wohl ebenso unzweifelhaft bewiesen als durch die Operation. Die gleiche (niedere) Belastung vermindert den Tonus im ganglienlosen Muskel nicht nur langsamer, sondern es vermag dieser auch ein

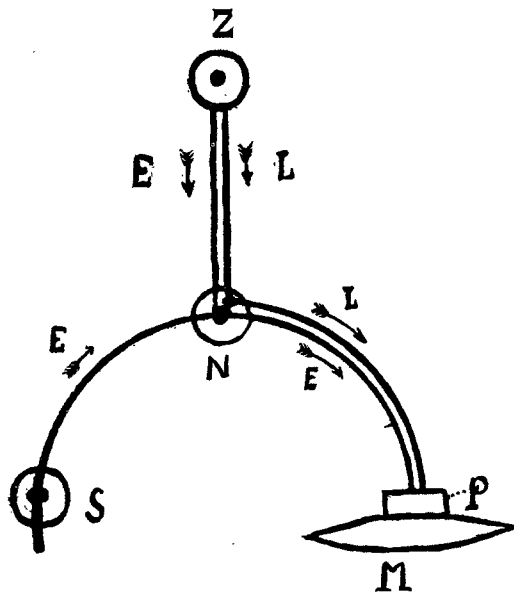


Fig. 1. *Z* Zentralganglien, *S* Sinneszelle, *N* (eigentliches) Nervenetz, *P* motorisches Nervenende, *M* Muskel, *E* erregendes System, *L* tonuslösendes System.

höheres Gewicht zu tragen als der normale. Die starke Steigerung beginnt auch hier erst später: also zu jeder Zeit höherer Tonus durch weniger intensive Tonuslösung beim anormalen, als beim normalen Tiere, und es handelt sich demnach durchaus nicht nur um einen sekundären Prozess.

Versuch, Tatsache I durch die Unipolarhypothese zu erklären (Fig. 1). Die Figur soll schematisch die Anordnung der Nervelemente zeigen, die wir für Hypothese I zu postulieren haben: Vor allem sehen wir — aus dargetanen Gründen — zwei

Systeme: *E* das erregende und *L* das lösende, beide sowohl in Bahnen als Netz.

Entferne ich die Ganglien, so befindet sich gleich, oder nach einiger Zeit, die Muskulatur (*M*) des Systems I. Ord. in gesteigertem Tonus. Das heisst aber: es fällt eine vorher dauernd ausgeübte Tonuslösung weg. Mithin ist **Tonuslösung** die Summe der Ganglienwirkung. Wenn wir nun die Ganglien schwach kokaïnisieren oder aber beliebig stark (elektrisch) reizen, so sollten wir annehmen, dass im ersten Falle die Gesamtwirkung geschwächt wird, der Tonus also steigt, im letzteren Falle das prädominierende lösende System im Verhältnis stärker erregt wird, entsprechend, auf Ganglienreizung Tonusfall eintritt: Das Gegenteil aber trifft zu. Hier bleibt uns nur die Hilfhypothese: Das lösende System reagiert auf Reize und Gifte anders, als alle uns bisher bekannten Nerven-elemente. Noch mehr lehrt der Versuch: Die Ganglien vernichten dauernd einen Teil des „Sperrtonus“, andererseits aber fällt bei Kokaïnisierung der Ganglien der Tonus in den Muskeln. Das ist aber nur so zu erklären, dass wir ein gewisses Quantum zentraler Erregung „abgeblendet“ haben. Mit anderen Worten: Die Ganglien vernichten dauernd einen Teil des Sperrtonus, der ohne Energieverbrauch beibehalten werden könnte, um ihn teilweise durch kostspieligen zentralen Tonus zu ersetzen.

Erklären wir uns mit dem Obigen einverstanden, so sind die Erscheinungen ohne weiteres zu verstehen. So beispielsweise das schnellere Fallen des normalen Muskels unter niederer Belastung: hier wirken Belastung und die prädominierende Tonuslösung seitens der Ganglien im gleichen Sinne.

Versuch, Tatsache I durch die Bipolarhypothese zu erklären: Figur 2 zeigt, wie wir uns für diese Hypothese die Anordnung zu denken haben. Die Bahnen und entsprechenden Netzfaser (NP) sind einfach gezeichnet, nicht, um zu behaupten, dass die einzelnen Fibrillen bipolar leiten: es können für beide Richtungen verschiedene Fibrillen vorhanden sein, — allein, dies anzunehmen ist nicht unbedingt nötig, und das habe ich in dem Schema ausdrücken wollen. Auch hier müssen wir annehmen, dass das System I. Ord. *SNM* reflektorisch dauernd Tonus erzeugt, und zwar durch eine Erregung, die an sich zu hoch ist. Ehe jedoch der erregende

Strom das Nervenende *P* trifft, wird das überschüssige Quantum nach dem Zentrum abgeleitet. Um dies verstehen zu können, müssen wir annehmen, dass die Ganglien, trotzdem sie ständig Energie von der Peripherie zugeführt erhalten, dauernd ein geringeres Potential aufweisen als diese; so selbstverständlich nun die Potentialdifferenz zwischen erzeugendem und gespeistem Teile ist, so muss doch eine „Vorrichtung“ angenommen werden, die es verhindert, dass in dem gesamten System der Nerventonus ins unendliche wächst. Das bleibe vorläufig Annahme; ich werde aber späterhin darauf zurückkommen.

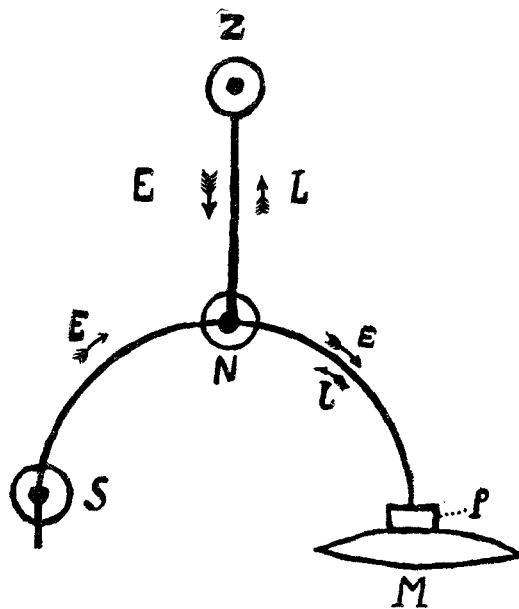


Fig. 2. *Z* Zentralkanglien, *S* Sinneszelle, *N* (eigentliches) Nervenetz, *P* motorisches Nervenende, *M* Muskel, *E* erregendes System, *L* tonuslösendes System.

Nach dieser Auffassung wird es wohl ohne weiteres klar, dass das Zentrum in der Norm dauernd Muskeltonus „lösen“, d. h. schon im Netz verhindern kann, dass der Muskeltonus unter Energieverbrauch überhaupt steigt, und dass doch Reize in *Z* Steigerung in *M* bedingen, da wir durch solche Reize Gefälle in der Richtung *E* erhalten. Andererseits wird durch schwache Anwendung von Kokain das Potential in *Z* noch weiter herabgesetzt, demzufolge, durch grösseres Gefälle in Richtung *L*, tritt Tonusfall im Muskel ein. Genug, der Nerventonus würde sich nicht anders verhalten, als jede

beliebige leitbare Energieform, die an seiner Stelle wäre. Auf die Erklärung der Erscheinung am niedrig belasteten Muskel brauche ich nach dem Gesagten wohl nicht mehr einzugehen.

Tatsache II: Während das System I. Ordn. unter dem Einfluss hoher Belastung langsam und gleichmässig an Tonus verliert, sinkt im normalen Muskel der Tonus erst schneller, später aber langsamer als im System I. Ord., um sich zuletzt höher einzustellen als dieses. Nach beiden Hypothesen ist es nunmehr klar, warum vorab ein schnellerer Fall des normalen Muskels wahrzunehmen ist. Wodurch aber wird die spätere Umkehrung bedingt?

Nach Hypothese I sind wir zur Erklärung dieser Erscheinung gezwungen, einen bestimmten Reflex anzunehmen: Dehnung über ein gewisses Mass hinaus bedingt reflektorisch das Einsetzen eines beträchtlichen zentralen Tonus. Wie sich das lösende System hierbei verhält, können wir nicht sagen; natürlich genügt die Inhibition seiner Impulse nicht zur Erklärung der Erscheinung. Wir rechnen bei dieser Anschauung stets mit der „Gesamtwirkung“, als Summe von Erregung und Lösung: Hier muss diese für die Erregung positiv ausfallen; denn entferne ich, nach Einstellung unter Hochbelastung, die Ganglien, so sinkt der Tonus im Muskel noch um ein beträchtliches.

Nach Hypothese II müssen wir sagen: Solange das Potential in *N* und *P* grösser ist als in *Z*, wird *Z* (das Zentrum) Nerventonus absaugen; sobald aber durch die Wirkung des Gewichtes der Tonus im Muskel so weit gefallen ist, dass hierdurch das Potential in *P* (und *N*) unter demjenigen in *Z* zu stehen kommt, so wird ein zentrifugales Gefälle entstehen, der Muskel also im Zentraltonus erhalten werden.

Tatsache III. Die Ganglien bedingen, dass die Tonusteigerung, die auf Entlastung folgt, nach geringer voraufgegangener Dehnung vermindert, nach starker Dehnung aber vermehrt wird.

Diese Tatsache lässt bei beiden Hypothesen die nämliche Erklärung zu als Tatsache II: Die Verminderung nach geringer Dehnung ist wieder eine Folge der normalen dauernden „Tonuslösung“ der Ganglien. Die Steigerung der Erscheinung nach starker Dehnung ist, nach Hypothese I, auf den durch solche Dehnung ausgelösten

erregenden Reflex zurückzuführen, nach Hypothese II aber wieder auf das hierdurch entstandene zentrifugale Gefälle.

Tatsache IV. Belaste ich die eine Tierhälfte „hoch“, so sinkt in der anderen, die mit der ersten nur durch ein Stück Nervenetz, oder aber durch das Zentralnervensystem mit Bahnen kommuniziert, der Tonus, und steigt wieder nach Entlastung. (Auf die Unterschiede zwischen Leitung durch Bahnen und Netz gehe ich hier nicht ein.)

Hypothese I zwingt uns wieder, einen Reflex anzunehmen, der durch Dehnung der Muskulatur ausgelöst wird, und dem zufolge wenigstens in der anderen Hälfte des Tieres der Tonus sinkt. Der Reflex funktioniert durch das Netz allein oder durch das Zentralnervensystem allein. Nun haben wir aber gehört, dass Dehnung der Muskulatur noch einen anderen Reflex auslöst¹⁾, der es nämlich zur Folge hat, dass in der durch Dehnung betroffenen Muskulatur der Tonus steigt. Wenn wir auch nicht ohne weiteres berechtigt sind zu sagen, diese beiden Reflexe heben sich gegenseitig auf, so ist es doch sicher, dass sie sich zum Teil entgegenarbeiten müssen. Es ist dies also nicht nur eine äusserst komplizierte, sondern auch überaus unzweckmässige Einrichtung. Aber noch mehr: der letzterwähnte Reflex, durch den bei Belastung in der anderen Tierhälfte der Tonus herabgesetzt wird, wird durch Kokaïn, ferner durch andere Agentien ausgelöst (wie ich zeigen werde), die eher geeignet erscheinen, nervöse Tätigkeiten zu lähmen, als zu erregen. Und diese ganze komplizierte Einrichtung dient einer Erscheinung, deren ökonomische Bedeutung doch immerhin problematisch ist.

Auf die Tonussteigerung nach Entlastung brauchen wir nicht mehr einzugehen.

Hypothese II sagt: Wir schaffen durch Belastung ein Minimum, welches aus dem gesamten übrigen Systeme Nerventonus aufsaugt²⁾. Dass dies sich deutlicher unter Hochbelastung des registrierenden Teiles zeigt, dann nämlich, wenn dieser keinen überschüssigen Tonus mehr produziert, dürfte leicht verständlich sein. Diese Erscheinung muss eintreten, ob ihr ökonomische Bedeutung zukommt oder nicht.

1) Man kann die Bedingungen in jeder Beziehung gleich gestalten: gleiche Art und Höhe der Belastung, ohne an der Erscheinung etwas zu ändern.

2) Bekanntlich erklärt v. Uexküll in dieser Weise die Erscheinung, die er Reflexverkettung nennt.

Genug, ich habe mir vorgenommen, unter diese Betrachtung ein ergo nicht zu setzen, weil hierzu die Zeit noch nicht gekommen ist. Es sei jedem Leser vorderhand überlassen, sich für diese oder jene Hypothese zu entscheiden; uns aber ist — so denke ich — der Weg für eine ganze Reihe von Untersuchungen vorgeschrieben.

Als Hauptresultat dieser ersten Untersuchung aber glaube ich folgendes betrachten zu können:

Die Ganglien der Tiere, die ein Nervenmuskel-system I. Ordnung besitzen, bilden nicht nur den Knotenpunkt einer schnellen und in bestimmter Bahn verlaufenden Kommunikation zwischen den einzelnen Teilen des Tieres, sondern sie sind Regulationsorgane, vorab für eine Funktion des Systems I. Ordnung: die Erhaltung der Muskeln unter bestimmter Verkürzung.

Später werden wir sehen, dass diese Regulierung sich auch auf alle anderen Funktionen des Systems erstreckt und immer in gleicher Weise:

Die Mittelwerte, deren das System I. Ordnung fähig ist, werden je nach Bedarf zu Extremen gestaltet, um so dieselben den Anforderungen anzupassen, die an die Existenz des Organismus herantreten.
