G.E.STECHERT
NEW YORK

MBL/WHOI
0 0301 0020265 1

22.50
less 75¢

DIE FUNCTIONEN

DES

CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE

PHYLOGENESE

DRITTE ABTHEILUNG

DIE WIRBELLOSEN THIERE

Abbildungen

aus dem xylographischen Atelier

von Friedrich Vieweg und Sohn

in Braunschweig.

DIE FUNCTIONEN

DES

CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE

PHYLOGENESE

VON

PROF. DR. MED. J. STEINER

DRITTE ABTHEILUNG

DIE WIRBELLOSEN THIERE

MIT 46 EINGEDRUCKTEN ABBILDUNGEN UND EINER TAFEL
IN FARBENDRUCK

BRAUNSCHWEIG
DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN
1898

Alle Rechte, namentlich dasjenige der Uebersetzung in fremde Sprachen, vorbehalten.

DEM ANDENKEN

VON

E. DU BOIS-REYMOND

GEWIDMET

VORREDE.

Das Manuscript für dieses Heft war im Mai 1897 an den Herrn Verleger abgegangen. Die Herstellung der Abbildungen, sowie mancherlei äussere Schwierigkeiten hatten die Fertigstellung bis heute verzögert, so dass reichlich ein Jahr darüber hingegangen ist. Deshalb konnten Arbeiten, welche im Laufe dieses letzten Jahres erschienen sind, hier keine Aufnahme finden.

Da das Centralnervensystem der Wirbellosen, namentlich in physiologischen Kreisen, weniger gekannt ist, so sind sämmtliche Typen desselben hier abgebildet worden, wozu sich aber sehr bald der natürliche Wunsch hinzugesellte, die Thiere selbst kennen zu lernen, so dass ich mich entschloss, auch diese aufnehmen zu lassen. Der Vollständigkeit wegen wurden diese Abbildungen schliesslich auch auf ganz bekannte Thiere, wie Krebs und Schabe, ausgedehnt.

Die Figuren stammen aus den verschiedensten Quellen, nämlich aus dem grossen Werke von Cuvier (*Règne animal*), aus der Fauna und Flora des Golfes von Neapel, aus Brandt u. Ratzeburg, med. Zoologie, aus v. Ihering's Molluskenwerk, aus Claus' Zoologie, aus dem Hertwig'schen Werke über die Medusen; eine Anzahl sind Originale nach Zeichnungen, die ich der zoologischen Station in Neapel verdanke.

Auch diesmal war ich wiederholt auf Hülfe von aussen angewiesen, wofür ich sehr gern hier meinen Dank ausspreche. Zunächst dem hohen Ministerium der Justiz, des Cultus und des Unterrichtes der Grossherzoglichen Badischen Regierung in Karlsruhe, welche mir im August 1889 ihren Arbeitsplatz auf der zoologischen Station in Neapel überliess. Ferner der Königl. Preussischen Akademie der Wissenschaften in Berlin, welche mir in demselben Jahre Reisemittel gewährt

hatte. Weiter meinen Freunden, den Professoren Bütschli in Heidelberg, B. Grassi in Rom und Blochmann in Rostock, deren Rath ich vielfach in Anspruch nehmen durfte. Endlich der zoologischen Station in Neapel, wo man stets bemüht war, meine Arbeiten zu fördern.

Besonderer Dank gebührt der Verlagshandlung, deren Bestreben es jeder Zeit war, diese Schrift entsprechend auszustatten.

Köln, im Juli 1898.

J. Steiner.

INHALT.

Seite

Einleitung 1

Erste Abtheilung: **Historischer Abriss** 4

§. 1. Die Insecten 5

§. 2. Die Crustaceen 17

§. 3. Die Würmer 26

§. 4. Die Mollusken 28

§. 5. Die Echinodermen 30

§. 6. Die Coelenteraten 32

Zweite Abtheilung: **Experimenteller Theil** 34

Erstes Capitel: **Die Crustaceen** 34

§. 1. Anatomie des Centralnervensystems der Gliederthiere 34

§. 2. Nervensystem des Krebses und der Krabbe 36

§. 3. Die Versuche 38

§. 4. Analyse der Versuche 44

Zweites Capitel: **Die Insecten** 45

§. 1. Anatomische Bemerkungen 46

§. 2. Die Versuche 47

§. 3. Analyse der Versuche 49

Drittes Capitel: **Die Myriopoden** 49

§. 1. Anatomische Bemerkungen 50

§. 2. Die Versuche 50

§. 3. Analyse der Versuche 50

Viertes Capitel: **Die Anneliden** 50

§. 1. Anatomische Bemerkungen 51

§. 2. Die Versuche 52

§. 3. Analyse der Versuche 53

Fünftes Capitel: **Die unsegmentirten Würmer (Turbellarien und Nemertinen)** 53

§. 1. Anatomische Bemerkungen 53

§. 2. Die Versuche 54

§. 3. Analyse der Versuche 56

Sechstes Capitel: **Die Mollusken** 57

§. 1. Das Nervensystem der Mollusken 60

§. 2. Die Versuche 62

§. 3. Analyse der Versuche 66

Siebentes Capitel: **Die Appendicularien** 67

Achtes Capitel: **Die Echinodermen** 69

A. Die Seesterne 69

§. 1. Die Versuche 71

B. Die Seeigel 72

§. 2. Die Versuche 73

Seite

Neuntes Capitel: **Die Coelenteraten** 73
§. 1. Die Anatomie 74
§. 2. Die Versuche 78
§. 3. Analyse der Versuche 79
Zehntes Capitel: **Die Zwangsbewegungen** 79
§. 1. Die Crustaceen 80
A. Die Versuche 80
B. Analyse der Versuche 84
§. 2. Die Insecten 85
A. Die Versuche 85
B. Analyse der Versuche 86
§. 3. Die Myriopoden 87
A. Die Versuche 87
B. Analyse der Versuche 87
§. 4. Die Anneliden 87
A. Die Versuche 87
B. Analyse der Versuche 89
§. 5. Die unsegmentirten Würmer 90
§. 6. Die Mollusken 90
A. Die Versuche 90
B. Analyse der Versuche 93
§. 7. Ascidien, Appendicularien, Echinodermen, Coelenteraten 94
Elftes Capitel: **Das Bauchmark der Wirbellosen** 94
§. 1. Symmetrische (doppelsinnige) Durchschneidungen des Bauchmarkes 94
§. 2. Asymmetrische (einseitige) Durchschneidungen des Bauchmarkes . 99
Zwölftes Capitel: **Reizungsversuche innerhalb des Centralnervensystems** 102
§. 1. Die Versuche 102
§. 2. Theoretische Betrachtungen 106
Dreizehntes Capitel: **Zwangsbewegungen nach Abtragung des Gehirns** 108
Dritte Abtheilung: **Theoretischer Theil** 112
Erstes Capitel: **Das Gehirn der Wirbellosen** 112
A. Die Crustaceen 114
B. Die tracheaten Arthropoden 116
C. Die Myriopoden 118
D. Die Anneliden 118
E. Die unsegmentirten Würmer 119
F. Die Mollusken 120
G. Die Appendicularien, Echinodermen und Coelenteraten 123
Zweites Capitel: **Das Bauchmark** 124
Drittes Capitel: **Das Centralnervensystem als Einheit** 126
§. 1. Allgemeine Betrachtungen 126
§. 2. Die Leitungsbahnen im Centralnervensystem 131
§. 3. Theorie der Zwangsbewegungen 135
§. 4. Der Schlundring 138
§. 5. Phylogenetische Betrachtungen 141
Vierte Abtheilung: **Ueber das Gleichgewicht der Evertebraten** . . . 146

Einleitung.

Der ursprüngliche Plan zu diesen Arbeiten hatte sein Augenmerk nur auf die Wirbelthiere gerichtet. Die Wirbellosen sollten ganz aus dem Spiele bleiben, schon deshalb, weil von den Wirbelthieren keine Analogie zu ihnen hinüber führte, und man nicht wusste, was dem Gehirn, was dem Rückenmark der Wirbelthiere gleichgesetzt werden könnte.

Als ich im Verfolg meiner Studien über das Nervensystem der Amphibien, der Knochen- und Knorpelfische in den Jahren 1885 und 1888 (Heft I und II dieser Sammlung) zu einigen neuen Gesichtspunkten gelangt war, wozu besonders die Auffassung des allgemeinen Bewegungscentrums gehört, da erschien es eine natürliche Aufgabe, an der Hand dieser neuen Kenntnisse, die Evertebraten zu durchmustern. So wandte ich mich im Herbst 1886 noch in Heidelberg den Krebsen und den einheimischen Anneliden (Regenwürmer und Blutegel) zu; im Frühling 1887 bei einem erneuten Aufenthalte in Neapel bearbeitete ich Crustaceen, Mollusken, Würmer (segmentirte und unsegmentirte); im Sommer desselben Jahres die Insecten.

Im September des gleichen Jahres konnte ich auf der Naturforscherversammlung in Wiesbaden (siehe das Tageblatt dieser Versammlung) die Resultate dieser Arbeiten mittheilen.

Da es mir indess noch an einer sicheren Erkenntniss über das Verhalten der Anneliden nach halbseitiger Abtragung ihres Dorsalganglions mangelte, so war ich im August 1889, schon von hier aus, nochmals nach Neapel gegangen, um diese Aufgabe zu lösen.

In einem Berichte an die Königl. Akademie der Wissenschaften in Berlin habe ich dann eine Uebersicht meiner Resultate gegeben [1]), dabei aber die unsegmentirten Würmer ausgelassen. Den Grund für diese

[1]) J. Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere. Sitzungsber. d. Königl. preuss. Akademie d. Wissenschaften in Berlin 1890, II, S. 39 bis 49.

Unterlassung weiss ich heute nicht anzugeben, aber die Versuche stehen schon in meinen Notizen aus dem Frühling 1887.

Die ausführliche Darstellung meiner Versuche, die bald folgen sollte, hat sich durch die Veränderung meiner äusseren Lebensstellung bis jetzt verzögert. Aber die Beschäftigung mit dem Nervensysteme des Menschen, welcher ich mich in diesen Jahren in praktischer Thätigkeit zu widmen hatte, ist sicherlich diesem Buche sehr wesentlich zu Gute gekommen, wie ich es im Allgemeinen wünschte, dass die Physiologie den Zusammenhang mit der Pathologie, d. h. mit dem Menschen, nicht aus den Augen verlieren sollte. Zugleich boten mir diese Jahre Gelegenheit, verschiedene der alten Versuche öfter zu wiederholen und die Resultate so zu befestigen.

Bei der Länge dieser Verzögerung hat es sich denn auch ereignet, dass Versuche neuerdings veröffentlicht wurden, welche ich schon lange liegen hatte, ohne sie mitzutheilen. So erschien im Jahre 1894 eine Arbeit von J. Loeb über die Würmer, in der theilweise dieselben Objecte bearbeitet wurden, mit denen auch ich mich beschäftigt hatte. Mir kann dieses Ereigniss nur angenehm sein, da ich meine Versuche über diesen Gegenstand an verschiedenen Stellen durch Loeb's Arbeit ergänzen konnte.

Dass aus der vorliegenden Darstellung die Protozoen ausfallen, verstand sich stets von selbst, da dieselben kein Nervensystem haben. Aber auch die Echinodermen und Coelenteraten sollten ursprünglich hier keinen Platz finden und waren auch von mir nicht untersucht worden, weil ich seiner Zeit keine rechte Fragestellung im Vergleich zu den höheren Evertebraten hatte finden können.

Als ich jetzt an die Darstellung meiner Versuche ging, welche sich über sämmtliche Evertebraten erstreckte, mit Ausnahme der beiden eben genannten Gruppen, da gefiel mir der alte Plan nicht mehr, weil er einen Torso schuf, während es mir ein nützliches Unternehmen schien, eine vollständige Arbeit zu leisten und auch jene beiden Thierclassen aufzunehmen; allerdings nicht nach meinen eigenen Erfahrungen, sondern nach den Erfahrungen einer Anzahl von Autoren, die sich mit diesen Thieren eingehend beschäftigt haben.

So wird diese Schrift ein vollkommenes Bild unserer augenblicklichen Kenntnisse über die Functionen des Nervensystems der Evertebraten geben; freilich mit einer gewissen Einschränkung insofern, als diese Untersuchung ausschliesslich darauf ausgegangen war, unserer ganzen Erkenntniss dadurch eine erste und feste Grundlage zu geben, dass diejenigen Nervenabtheilungen zu bestimmen resp. zu untersuchen seien, welche der Locomotion, der Ortsbewegung, dienen, und jene, welche nur Theilbewegungen des Körpers resp. Bewegungen der

Körperanhänge (Extremitäten, Schwanz) erzeugen. Die Frage nach den „willkürlichen Handlungen“ wurde nur da erläutert, wo ein Urtheil darüber zweifellos möglich war, und das „Bewusstsein“ wurde nirgends geprüft, um nicht in den Fehler zu verfallen, an dem die Physiologie der Wirbelthiere so lange gekrankt hat. Denn über das Bewusstsein können wir nur von dem seine Empfindungen durch die Sprache sich äussernden Menschen etwas erfahren, und ob Handlungen von Thieren willkürlich sind oder unwillkürlich, lässt sich mit Sicherheit nur in gewissen manifesten Fällen beurtheilen, während in einer grossen Anzahl von Beobachtungen diese Bestimmung dem subjectiven Ermessen des Beobachters unterliegt, wobei man sich noch gar nicht auf den extremen Standpunkt derjenigen zu stellen braucht, welche fragen, ob es überhaupt eine völlig willkürliche Handlung giebt. Man erinnere sich nur der Kämpfe, welche bei Gelegenheit der Rückenmarkseele gekämpft wurden, um mein Bestreben zu würdigen, die Functionen des Nervensystems von einer ganz anderen Seite her verstehen zu lernen. So wurden auch die Sinnesempfindungen nicht speciell studirt, sondern nur so weit herangezogen, als für unsere Aufgabe nothwendig erschien.

Dem entsprechend hat sich die geschichtliche Darstellung der Evertebraten, welche den Untersuchungen voraufgeht, nur auf die eben angegebenen Materien beschränkt, so dass ich im Voraus bitte, gegen mich keinen Vorwurf zu erheben, wenn der Leser diese oder jene Thatsache historisch nicht angemerkt finden sollte: sie stand ausserhalb des Rahmens unseres Unternehmens.

Erste Abtheilung.

Historischer Abriss.

Soviel ich die Verhältnisse übersehe, besitzt unsere neuere Literatur eine einheitliche Darstellung der Physiologie des Centralnervensystems der wirbellosen Thiere bisher noch nicht, vielleicht nur deshalb, weil keiner der physiologischen Forscher eine systematische Untersuchung dieser Thiere vorgenommen hat.

Da ich seit Jahren meine Arbeitszeit diesem Unternehmen gewidmet habe, so erschien es mir eine dankenswerthe Aufgabe in dem Augenblicke, wo ich meine eigenen Untersuchungen ausführlich darzustellen unternahm, auch zu sammeln, was vorher schon auf diesem Gebiete geleistet worden ist. Solche Arbeit dürfte auch den Nutzen stiften, dass dieselben Fragen nicht immer wieder von Neuem bearbeitet werden, weil der einzelne Forscher nicht wusste, was seine Vorgänger schon producirt hatten. Dass es so kommen konnte, erscheint nicht wunderbar, wenn man sieht, dass eine sehr grosse Anzahl von experimentellen Beobachtungen in rein morphologischen Arbeiten von grossem Umfange verstreut sind, da die Evertebraten so zu sagen noch eine Domäne der Morphologen waren, während die Physiologen ihre Aufmerksamkeit wesentlich nur den Vertebraten zuwandten.

Unter diesen Umständen erscheint es fast unmöglich, die Geschichte der Evertebraten erschöpfend behandeln zu wollen, da man hierzu die Legionen von morphologischen Arbeiten sämmtlich durchsehen müsste; ein Versuch, der für mich schon daran scheitert, dass ich fern einer grossen fachmännischen Bibliothek meine Arbeiten zu machen habe.

Die folgende Darstellung will sich daher bemühen, möglichst viel und insbesondere die grösseren und wichtigeren Arbeiten zu sammeln, um so ein fortlaufendes Bild der Entstehung unserer experimentellen Kenntnisse von dem Centralnervensysteme der Evertebraten zu vermitteln.

Hierbei schwebte mir der Gedanke vor, dass man deutlich würde beobachten können, wie die Arbeiten über die Wirbellosen aus dem vielfach gepflegten und reichlich entwickelten Boden der Wirbelthiere mit innerer Nothwendigkeit gleichsam herauswachsen müssten. Das aber war eine Illusion: die beiden Reihen von Arbeiten laufen neben einander her und nur in zwei hervorstechenden Fragen greifen die Evertebraten auf die Vertebraten zurück, nämlich einmal in der Frage, ob bei den Wirbellosen die Wurzeln der Bauchganglien getrennten Functionen dienen, wie jene des Rückenmarkes, und zweitens in dem Bestreben, denjenigen Theil des Nervensystems der Wirbellosen herauszufinden, welcher dem Gehirn der Wirbelthiere gleichgesetzt werden kann.

Wir werden sehen, dass beide Fragen zu beantworten bleiben.

§. 1.

Die Insecten.

Wir beginnen mit den Arthropoden, den höchst entwickelten Evertebraten, und unter diesen mit den Insecten, deren wunderbaren Lebenserscheinungen Fachmänner wie Laien schon frühzeitig ihre besondere Aufmerksamkeit geschenkt haben. Ueber dieselben besitzen wir ältere Werke von J. Swammerdamm[1]), Réaumur[2]), Ch. Bonnet[3]), A. Rösel von Rosenhof[4]), Ch. de Geer[5]), J. R. Rengger[6]) und Walckenaer[7]), welche ich nur zum Theil im Original habe einsehen können, deren Resultate ich indess durch spätere Autoren kennen gelernt habe; es handelt sich mehr um Beschreibung der Lebensgewohnheiten, als um vivisectorische Beobachtungen. Bei Rengger ist es eine Doctordissertation, welche derselbe unter dem Einflusse von Autenrieth, Gmelin und einigen weniger bekannten Namen verfasst hat auf Grund eigener Experimente, von denen uns hier nur diejenigen über das Nervensystem interessiren.

Rengger durchschneidet bei mehreren Raupen (deren Namen er übrigens nicht angiebt) das Gangliensystem der Bauchseite an ver-

[1]) J. Swammerdamm, Historia Insectorum generalis. Utrecht 1669.

[2]) Réaumur, Mémoires pour servir à l'historie des Insectes, 16 Vols. Paris 1734—1742.

[3]) Ch. Bonnet, Traité d'Insectologie, 2 Vols. Paris 1740.

[4]) A. Rösel von Rosenhof, Insectenbelustigungen. Nürnberg 1746 bis 1761.

[5]) Ch. de Geer, Mémoires pour servir à l'histoire des Insectes, 8 Vols. 1752—1776.

[6]) J. R. Rengger, Physiologische Untersuchungen über die thierische Haushaltung der Insecten. Tübingen 1817.

[7]) C. A. Walckenaer, Mémoires pour servir à l'histoire des Abeilles solitaires. Paris 1817.

schiedenen Stellen, und beobachtet danach, dass der hinter der Durchschneidungsstelle gelegene Theil des Thieres ganz lahm ist (*ipsa verba*) und keine Lebensfunctionen mehr verrichtet. Die Füsse versagen den Dienst und am Rumpfe zeigen sich keine oder nur unregelmässige Bewegungen, wogegen die Irritabilität gegen äussere Reize erhalten ist. Der vordere Theil der Raupe macht nach einigen Minuten der Erholung Ortsbewegungen und schleppt den lahmen Hintertheil mit sich umher.

Wird das Dorsalganglion isolirt zerstört, so schwindet die Ortsbewegung.

Wenn bei einem Schrötter (ein Insect, das mir unter diesem Namen unbekannt ist) von der Bauchseite her die Nerven durchschnitten werden, welche zu den Muskeln gehen, so werden diese gelähmt.

Hierauf folgt G. R. Treviranus[1]), dessen Resultate dadurch überraschen, dass sie so weit zurück liegen, während wir gewohnt sind, diese Ergebnisse viel jüngeren Autoren und der neueren Zeit zuzuschreiben. Er schreibt: „Ein lebhafter *Carabus granulatus*, dem ich den Kopf abgeschnitten hatte, lief nach der Operation ebenso wie vorher herum, suchte über die Wände einer Schale, worin er sich befand, hinaus zu kommen, um zu entfliehen, und spritzte aus den Blasen am After den darin enthaltenen ätzenden Saft hervor. Selbst nach Abschneiden des vorderen Theiles des Thorax, woran die beiden vorderen Beine befestigt sind, setzte der Rumpf mit den vier hinteren Beinen die scheinbar willkürlichen Bewegungen noch fort. Erst nachdem der Thorax noch weiter bis an die Wurzeln der beiden hinteren Beine abgeschnitten war, gingen diese Bewegungen in Zuckungen über.

Eine Bremse (*Tabanus bovinus*) machte, als ich sie nach Wegnahme des Kopfes auf den Rücken legte, Anstrengungen, wieder auf die Beine zu kommen, ergriff mit den Füssen eine Pincette, womit ich einen dieser Theile berührte, und kroch daran herauf. Uebereinstimmung und Zweckmässigkeit in den Bewegungen dauerten hier also nach dem Verluste des Kopfes fort.

Insecten, denen ich nur die rechte oder linke Hälfte des Kopfes wegnahm, liefen immer im Kreise nach der Seite der übrig gebliebenen Hälfte. Weitere Versuche aber beweisen, dass die Ursache nicht der Verlust der einen Hirnhälfte, sondern der Sinnesorgane der einen Seite war[2]).

[1]) G. R. Treviranus, Das organische Leben, neu dargestellt. Bremen 1831. Zweiter Band 1832. Erste Abtheilung, S. 192.

[2]) Auch Goeze (Belehrung über gemeinnützige Natur- und Lebenssachen) sah eine Hornisse, der er das zusammengesetzte Auge der einen Seite mit einem

Eine *Bombyx pudibunda*, der ich das linke Fühlhorn abgeschnitten hatte, lief ebenfalls immer im Kreise nach der rechten Seite. Das Drehen nach dieser Seite wurde noch lebhafter, nachdem ich die ganze linke Hälfte des Kopfes weggenommen hatte. Ich schnitt hierauf den Kopf ganz weg. Das Thier gerieth dann in heftige Agitation, flatterte unaufhörlich mit den Flügeln, lief fortwährend in Kreisen bald nach der rechten, bald nach der linken Seite und setzte diese Bewegungen ununterbrochen eine Viertelstunde fort. Die *Bombyx* lebte ohne Kopf drei Tage und fuhr bis zu ihrem Tode fort, von Zeit zu Zeit so heftige Bewegungen zu machen, dass sie sich an den Wänden der Schachtel, worin sie sich befand, die Flügel ganz zerschlug. Ihre Bewegungen waren also zunächst nicht mehr zweckmässig, nachdem sie die Theile verloren hatte, wodurch die Zweckmässigkeit derselben bestimmt werden konnte, die Sinneswerkzeuge; die Uebereinstimmung in den Bewegungen war aber nach dem Verluste des Kopfes nicht mehr aufgehoben.

Weniger Einfluss auf die Richtung der Bewegungen, als bei diesem Nachtfalter, hatte die Wegnahme des Fühlhornes der einen Seite bei einer Kellerassel (*Porcellio scaber*) und einer *Vespa parietum*. Die Assel schien zwar vorzugsweise nach der rechten Seite zu laufen, doch kroch sie auch oft in gerader Richtung und zuweilen nach der linken Seite. Die Wespe lief nach wie vor sowohl nach der rechten als nach der linken Seite. Eine *Aeschna forcipata* aber, der ich die untere Hälfte der Hornhaut des rechten Auges mit möglichster Schonung des Sehnerven weggeschnitten hatte, lief wieder stets nach der linken Seite. Sie lebte ohne Kopf vier Tage und gab fortwährend in der Zeit Excremente von sich. Sie setzte sich aber nur noch in Bewegung, wenn ich ihre Palpen am After mit einer Pincette zusammendrückte, und konnte sich ihrer Flügel nicht mehr bedienen.

Walckenaer erzählt von der *Cerceris ornata*, einer Art der Wespenfamilie, die einer einzeln in Löchern lebenden Biene, dem *Halictus Terebrator*, sehr nachstellt und immer in die Löcher derselben einzudringen sucht: „Er habe einer solchen Wespe in dem Augenblicke, wo sie eindringen wollte, den Kopf abgestossen und doch dieselbe nicht nur ihre Bewegungen mit unveränderter Geschwindigkeit fortsetzen, sondern auch, nachdem er sie nach der entgegengesetzten Seite umgedreht hatte, zu dem Loche umkehren und darin eindringen gesehen. Nach meinen eben angeführten Erfahrungen ist in dieser Beobachtung nichts Unwahrscheinliches.“

undurchsichtigen Firniss bestrichen hatte, immer nach der Seite des unbedeckten Auges fliegen.

Dass ein Insect seinen Lauf noch fortsetzt nach Abtragung des Kopfes, ist allmälig bei uns ein so sicherer wissenschaftlicher Erwerb geworden, wie die Thatsache, dass die einseitige Abtragung des Kopfes resp. des dorsalen Schlundganglions Kreisbewegung nach der unverletzten Seite hervorruft. Doch war es ein Irrthum, die Kreisbewegung von der Entfernung der Sinnesapparate derselben Seite ableiten zu wollen, wozu die Versuche selbst auch gar nicht berechtigen, da die Thiere meistentheils regellos nach allen Richtungen ihre Bewegungen fortsetzten.

Hier möchte ich einen eingewurzelten historischen Irrthum berichtigen: Es ist an dieser Stelle bei Treviranus (1832) das erste Mal, dass wir die Kreisbewegungen nach halbseitiger Abtragung des Kopfes antreffen, während die neuere Literatur die Entdeckung dieser Thatsache viele Jahre später den Arbeiten von Yersin und E. Faivre (1857) zuschreibt. Selbst die Richtung der Bewegung giebt Treviranus ganz zutreffend an. Wenn er auf die gleichartigen Bewegungen der Wirbelthiere nicht hinweist, wie es die beiden späteren Forscher gethan haben, so ändert das nichts an der Thatsache, dass eben er bei Wirbellosen die Kreisbewegung zuerst gesehen und richtig beschrieben hat. Aber es war, wie gesagt, ein Irrthum, die Kreisbewegungen von dem einseitigen Verluste der höheren Sinnesorgane abzuleiten. Joh. Müller (Physiologie 1844, Bd. I, S. 687) kennt die Versuche von Treviranus; spricht von denselben aber in dem Sinne, dass „die Insecten zeigen nach Wegnahme des Kopfes noch willkürliche Bewegungen, während Treviranus, wie wir oben sahen, sie nur scheinbar willkürliche Bewegungen nennt. Von den Kreisbewegungen der Insecten nach halbseitiger Abtragung des Kopfes nimmt Joh. Müller, soweit ich bei genauer Durchsicht habe sehen können, keine Notiz.

Es ist merkwürdig, dass die grossen Hirnphysiologen jener Zeit, die Rolando, Magendie, Desmoulins, Flourens u. A., an den Wirbellosen und dem Buche von Treviranus ganz achtlos vorbeigegangen sind; sie kennen das Nervensystem der Evertebraten nicht, wenigstens finden wir in ihren Schriften dieselben niemals erwähnt.

Nur Dugès macht im Jahre 1838 die Angabe[1]), dass eine Heuschrecke nach einseitiger Abtragung des Dorsalganglions und des Auges ungestört ihre normalen Bewegungen fortsetzte; eine Beobachtung, die sich in der Folge als unrichtig erwiesen hat. Es ist wahrscheinlich, dass die projectirte halbseitige Abtragung des Dorsalganglions eben nicht gemacht worden ist.

[1]) Ant. Dugès, Traité de physiologie comparée de l'homme et des animaux. Tom. I., Montpellier et Paris 1838, p. 73 et p. 336—340.

Es verflossen eine ansehnliche Reihe von Jahren, bis die nächsten Arbeiten erschienen: es sind die Versuche jener beiden Forscher, welche wir oben schon erwähnt haben, A. Yersin[1]) und E. Faivre[2]), bei denen eigentlich erst für die nachfolgenden Autoren die Geschichte der Evertebraten beginnt und die deshalb ausnahmslos erwähnt werden.

Faivre hat sich noch in den folgenden Jahren mit seinem *Dytiscus marginalis*, als Typus eines Insectes, fortlaufend beschäftigt, weshalb sein Name wohl bekannter geworden ist, als jener von Yersin, dessen erste Notiz in dem *Bulletin de la société vaudoise* etwas früher erschienen ist, als jene von Faivre, aber wegen des localen Publicationsortes wohl nicht bekannt geworden war, bis er eine Notiz über seine Versuche an die Pariser Akademie sandte, als er die Mittheilung der Faivre'schen Versuche las, welche auf S. 721 des 44. Bandes gedruckt war, während seine Notiz zwar in demselben Bande, aber erst auf S. 921 wiedergegeben ist. Die historische Gerechtigkeit aber zwingt uns, hier hervorzuheben, dass Faivre schon in seiner Mittheilung an die Akademie die Versuche von Yersin kennt, da er diesen Namen unter den ihm vorangehenden Autoren anführt.

Demgemäss beginnen wir mit den Versuchen von Yersin, die er an *Gryllus campestris* und *Blatta orientalis* ausgeführt hat. Nach Abtragung des Dorsalganglions bleibt die Locomotion erhalten sowohl bei der Heuschrecke, als bei der Küchenschabe. Nach einseitiger Abtragung dieses Ganglions folgen Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite.

Abtragung des Unterschlundganglions, die er so ausführt, dass er die Küchenschabe einfach köpft (dieses Ganglion liegt noch im Kopftheile), hebt die Ortsbewegung auch nicht auf; ja noch mehr: die Thiere, welche er vorher in ihren Gewohnheiten beobachtet hatte, fahren fort, in diesem verstümmelten Zustande Bewegungen zu induciren, welche denselben Leistungen, z. B. jener des Putzens ihres Körpers, dienen sollen. Auch eine Durchschneidung des Bauchstranges im Bereiche des Metathorax lässt den restirenden Theil noch Ortsbewegungen ausführen.

Ich will gleich hier einfügen, dass diese Resultate vollkommen richtig sind.

Faivre macht seine Versuche ausschliesslich am *Dytiscus margi-*

[1]) A. Yersin, Recherches s. les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. Bull. de la société vaudoise des scienc. natur., T. V, 1856—1857, Nr. 39, p. 119 u. Nr. 41, p. 185. Compt. rend., T. 44, 1857, p. 921—922.

[2]) E. Faivre, Du cerveau des Dytisques considéré dans ses rapports avec la locomotion. Compt. rend., T. 44, 1857, p. 721—722. Ann. de scienc. natur., 4 Sér., T. 8; Zoologie 1857, p. 245—274.

nalis, einem Schwimmkäfer, und findet, dass derselbe nach Abtragung des Dorsalganglions sowohl zu gehen als zu schwimmen vermag, doch ist der Gang schwieriger als das Schwimmen. Gewissermaassen immer nach derselben Richtung gezogen, stösst er unaufhörlich gegen die Wand des Gefässes an, in dem er sich befindet.

Kauen und Schlingen sind ungehindert, die Antennen aber völlig gelähmt.

Die Operation wurde 24 Stunden überlebt. Nach Abtragung der einen Hälfte dieses Ganglions läuft und schwimmt das Thier im Kreise herum, und zwar in der Richtung der gesunden Seite, wobei die Bewegungen der Beine der correspondirenden Seite geschwächt sein sollen. Die Antenne der verletzten Seite ist sensibel und motorisch gelähmt, die Antenne der anderen Seite bleibt functionstüchtig.

Dieser Art sind die Erscheinungen, welche die Thiere gleich nach der Operation zeigen, die um 3 Uhr Nachmittags ausgeführt worden ist. Um 8 Uhr Abends ist die Scene eine andere: die operirten Käfer schwimmen viel schwächer und nicht mehr nur in jenem ersten Kreise, sondern auch gerade aus und in der entgegengesetzten Richtung.

Die Durchschneidung der Dorsoventralcommissur der einen Seite hat denselben Effect, wie die einseitige Abtragung des Dorsalganglions: es folgt eine Rotation nach der unverletzten Seite, doch kommen auch Abweichungen darin vor, das operirte Thier geht gerade aus oder nach der anderen Seite.

Nach totaler Abtragung des Unterschlundganglions hört die progressive Bewegung zu Lande und zu Wasser auf, obgleich die Extremitäten theils auf Reiz, theils sogar spontan bewegt werden. Die einseitige Abtragung dieses Ganglions erzeugt eine Rotationsbewegung nach der gesunden Seite, welche aber einige Zeit nach der Operation in jedem Sinne erfolgen kann, schliesslich aber ganz aufhört, wie nach doppelseitiger Abtragung des Ganglions.

Wie man sieht, besteht bei Faivre in dem experimentellen Resultate (abgesehen von seiner Interpretation) gar kein Unterschied zwischen dem Ober- und Unterschlundganglion, was sicher unrichtig ist, und zwar sind es die Resultate am Unterschlundganglion, welche nicht zutreffen, worauf auch Yersin in seiner Mittheilung an die Akademie schon aufmerksam gemacht hat. Wie denn überhaupt die Versuche von Yersin denen von Faivre sich als überlegen erweisen. Mit Bezug auf Faivre ist noch besonders hervorzuheben, dass er jene Kreis- oder Rotationsbewegungen nicht als bleibende Erscheinung erkannt hat, sondern sie als vergänglich, als vorübergehend darstellt, womit sie an Werth erheblich verlieren müssen.

Schliesslich macht Faivre, um eine Kreuzung der Fasern der

einen Seite des Nervensystems zur anderen nachzuweisen, noch folgenden merkwürdigen Versuch, welcher erst in unseren Tagen verstanden werden kann: er trägt einem *Dytiscus* die linke Hälfte des Dorsalganglions ab und durchschneidet die rechte Dorsoventralcommissur; das Thier geht nach rechts im Kreise herum. Einem anderen *Dytiscus* trägt er das Dorsalganglion wiederum links ab und durchschneidet die Commissur derselben Seite; auch dieses Thier geht nach rechts im Kreise herum.

Faivre konnte diesen Versuch nicht analysiren; wir wollen es weiterhin an einer anderen Stelle thun.

Endlich lasse ich einige zusammenfassende Sätze folgen, gegen deren Richtigkeit schon Yersin seine Stimme erhoben hatte; Seite 272 heisst es: „*Un premier point bien établi c'est que les ganglions sus-et sous-oesophagiens, ainsi que les connectifs qui les lient, représentent une seule et même partie analogue à l'encéphale des animaux supérieurs. Ainsi il serait inexact de ne considérer comme tel que le ganglion sus-oesophagien . . . . . Le cerveau supérieur ou ganglion sus-oesophagien est le siége de la volition et de la direction des mouvements. Le cerveau inférieur ou ganglion sous-oesophagien est le siége de la cause excitatrice et de la puissance coordinatrice . . . . . Si on enlève le cerveau du Mammifère, il peut encore marcher, mais il n'a plus la volonté de le faire. Quand on enlève le cerveau de l'Insecte, il peut encore marcher, mais il ne se dirige plus. L'ablation du cervelet et la lésion de la moëlle allongée anéantissent les mouvements chez les Mammifères. L'ablation du ganglion sous-oesophagien détruit la locomotion des Insectes.*“

Ein Jahr darauf erscheinen die berühmten Vorlesungen über die Physiologie und Pathologie des Nervensystems von Claude Bernard, in denen am Schlusse des ersten Bandes von dem Nervensysteme der Evertebraten die Rede ist[1]). Cl. Bernard berichtet von den Versuchen von Faivre und zeigt selbst einen *Dytiscus*, dem er nach Faivre die eine Hälfte des Oberschlundganglions, das er *Cerveau supérieur* nennt, abgetragen hat. Er bestätigt die Rotation nach der entgegengesetzten Seite und fügt als neu hinzu, dass von irgend einer Schwächung der einen Seite nicht die Rede sein könne, wie Faivre gemeint hat; er sagt (S. 510): „*Et ici l'on ne peut pas voir, dans cette tendance à la rotation, le résultat de l'affaiblissement d'un côté du corps: la rotation est le résultat de mouvements d'ensemble, parfaitement coordonnés, et n'accuse pas du tout la prédominance d'une moitié du corps, ayant conservé son énergie, sur l'autre moitié qui serait paralysée.*“ Der Meister in der Be-

[1]) M. Claude Bernard, Leçons s. la Physiologie et la Pathologie du Système nerveux. Paris 1858, T. I, p. 505—515.

obachtung hat sofort das Richtige herausgefunden und betont, dass von einer peripheren Störung in der Function der Beine nicht die Rede sein könne, was stets ein cardinaler Punkt hätte bleiben müssen. Er wiederholt diesen Versuch noch in der Form, dass er der einseitigen Abtragung des *Cerveau supérieur* die Durchschneidung der Commissur derselben oder der anderen Seite zwischen Mesothorax und Metathorax hinzufügt; beide Male verhält sich das Thier in seiner Rotationsbewegung so, wie wenn nur das Oberschlundganglion einseitig abgetragen worden wäre (abgesehen von einer Differenz im Verhalten der Extremitäten, was hier nicht weiter interessirt). Daraufhin macht er folgenden Schluss (S. 511): „*Le cerveau supérieur des insectes agit donc sur la direction des mouvements.*“

Die totale Exstirpation des Unterschlundganglions hat Cl. Bernard nicht wiederholt.

Faivre kommt in den Jahren 1863, 1864 und 1875 nochmals auf seine ersten Versuche am *Dytiscus* zurück, ohne indess etwas principiell Neues zu diesem Thema zu bringen [1]).

Im Jahre 1858 erscheint Dugès' vergleichende Physiologie, in welcher wir lesen, dass die Durchschneidung der Bauchkette zwischen Pro- und Mesothorax weder in dem Vordertheile noch in dem Hintertheile des Thieres Paralyse erzeugt und dass die Sensibilität erhalten bleibt selbst in den Vorderfüsschen, auch wenn der prothoracische Ring, in welchem jene Beine wurzeln, sowohl von dem Kopfe als von dem Hintertheile des Körpers getrennt ist [2]).

Demnach genügen bei den Insecten die Prothoraxganglien, um die sensiblen Eindrücke der Peripherie aufzufassen und umzusetzen.

Dieses Prothoraxsegment, in der angegebenen Weise isolirt, lebte über eine Stunde weiter und schien keine seiner Fähigkeiten verloren zu haben, die es in normalem Zustande besass.

Einige Jahre darauf war das grosse Werk von Vulpian, „Die Vorlesungen über die allgemeine und vergleichende Physiologie des Nervensystems“ erschienen [3]), in welchem die Evertebraten einen breiteren Raum einnehmen, als es bisher irgendwo der Fall gewesen ist.

[1]) Recherches expérim. s. la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les différentes parties du système nerveux d'un insecte, le Dytiscus marginalis. Compt. rend., T. LVI, 1863, p. 472—475. Expérienc. s. le système nerveux des insectes. Ann. des scienc. natur., 5 Série, T. I, 1864, p. 89—104. Etudes expérim. sur les mouvements rotatoires de manège chez un insecte (le Dytiscus marginalis) et le rôle dans leur production, des centres nerveux encéphaliques. Ibid., T. LXXX, 1875, p. 1149—1153.

[2]) Dugès, Traité de physiologie comparée, T. I, p. 337. Paris 1858.

[3]) A. Vulpian, Leçons s. la Physiologie générale et comparée du système nerveux, Paris 1866, p. 733—799.

Obgleich Vulpian die Literatur ganz genau kennt und selbst den oben mitgetheilten Versuch von Treviranus gelesen hat, so hält er sich in seiner Darstellung im Wesentlichen an die Resultate von Faivre, und begeht selbst einen principiellen Irrthum, indem er nur Versuche an Krebsen macht und dieselben den Insecten von Faivre und Yersin an die Seite stellt, unter der Voraussetzung, dass diese beiden Gruppen der Articulaten, welche er unter diesem Titel zusammenfasst, sich gleich verhalten müssen, was in der That aber nicht zutreffend ist, wie wir später zeigen werden. Ueber diese Versuche an Krebsen werden wir an der passenden Stelle berichten; an Insecten hat Vulpian nicht experimentirt.

Dagegen tritt hier das natürliche und ich muss sagen logische Bedürfniss noch deutlicher hervor, die Frage zu discutiren, ob und inwiefern das Dorsalganglion der Articulaten dem Gehirn der Wirbelthiere gleich zu setzen ist. Einen Forscher, wie Vulpian, der sich seit Jahren so erfolgreich mit dem Gehirne der Wirbelthiere beschäftigt hat, musste diese Frage vor Allem interessiren und in ihm das Bestreben erhalten, dieselbe zur Entscheidung zu bringen; er fährt demnach auch folgendermaassen fort (S. 790): „*Il y aurait à rechercher dans ces expériences ce que devient l'instinct, celui de la préhension des aliments, par exemple; ce serait le seul moyen de décider d'une façon définitive jusqu'à quel point la masse ganglionaire cérébroïde représente le cerveau proprement dit des Vertébrés. Les expériences de Dugès sur la Mante religieuse ne sauraient résoudre la question; car, ainsi que je l'ai dit ailleurs, les mouvements qu'il observait dans le prothorax détaché du reste de l'animal peuvent être, à juste titre, rapprochés des réactions adaptés, défensives, qui se produisent chez les Vertébrés par l'intermédiaire de la moëlle épinière. Quant aux autres faits rapportés par Walckenaer par Dujardin et d'autres auteures, ils ne prouvent non plus en aucune manière que les Insectes conservent quelques traces des véritables facultés cérébrales, après l'ablation des ganglions sus-oesophagiens et sous-oesophagiens. Qu'une mouche s'envole, après qu'on lui à enlevé la tête; qu'elle se remette sur ses pattes (ce qu'elle ne fait pas toujours), lorsqu'on la renverse sur le dos; qu'elle frotte l'un contre l'autre les tarses de ses pattes; qu'elle nettoie ses ailes avec ses pattes postérieures; ce sont là des actes purement machinaux, tout à fait analogues à ceux qu'exécute une Poule à laquelle on a enlevé le cerveau proprement dit . . . . . Et l'on peut donner la même signification à tous les autres faits du même genre cités par différents auteurs.*“

Angesichts dieser Folgerungen, welche heute noch als richtig anerkannt werden müssen, gelingt es Vulpian auch nicht, das Dorsal-

ganglion, seine „*masse ganglionaire cérébroïde*“ dem Gehirne der Wirbelthiere, wie er sich ausdrückt, „*le cerveau proprement dit des Vertébrés*“ gleich zu setzen.

Als er weiterhin über Faivre's Versuche am suboesophagealen Ganglion berichtet, kommt er zu folgenden Ableitungen (S. 791): „*Donc, d'après M. Faivre, si l'on étudie les masses ganglionaires de la tête, relativement à leur influence sur la locomotion, les lobes cérébraux seraient le siége de la volonté et de la faculté de se diriger, et les ganglions sous-oesophagiens, le siége de la cause excitatrice et de la puissance des mouvements de locomotion. En outre le ganglion cérébroïde présiderait aux sensations spéciales, le ganglion sous-oesophagien à la préhension et à la mastication. Comme l'admettaient Newport et Siebold, on doit donc considérer, suivant M. Faivre, les ganglions sus- et sous-oesophagiens, avec les connectifs qui les unissent les uns aux autres comme une seule et même partie représentant l'encéphale des Vertébrés. J'ai déjà dit que l'on ne pouvait pas, en tout cas, assimiler sous tous les rapports le ganglion sus-oesophagien au cerveau proprement dit des Vertébrés à cause de son influence directe sur les mouvements des appendices mobiles de la tête et de son excitabilité.*“

Die letzten beiden Bemerkungen haben heute keine Gültigkeit mehr, weil wir mittlerweile die Hirnrinde der Wirbelthiere, welche Vulpian mit dieser Bemerkung gemeint hat, excitabel gefunden haben, und andererseits vom Gehirne aus Nerven, direct zu peripheren Apparaten verlaufen, wie jener Nerv, welcher bei den Articulaten vom Dorsalganglion zu der Antenne zieht und ihre Bewegungen hervorruft.

Aber charakteristisch bleibt das dringende Bestreben des Auffindens einer Analogie zwischen dem Gehirn der Wirbelthiere und den Kopfganglien der Articulaten. Vulpian hofft diese analogen Beziehungen im Aufsuchen der Instincte, wie er sich ausdrückt, z. B. in der spontanen Nahrungsaufnahme finden zu können, indess führt ihn auch dieser Weg nicht zum Ziele. Die Bemühungen Vulpian's scheitern wohl auch daran, dass er, wie mir scheint, die Leistungen des Gehirns und jene des Grosshirns nicht genügend aus einander hält.

Indem sich Vulpian weiter zu den Functionen der Thoracalganglien wendet, erwähnt er, dass sie nach Faivre nicht allein die Bewegungen der Extremitäten, sondern auch die Athembewegungen beeinflussen, und zwar ist es beim *Dytiscus* speciell das *Ganglion metathoracicum*, welches als Athmungscentrum zu gelten hat, ganz analog dem *Noeud vital* der Wirbelthiere.

Vulpian schliesst sich dieser Auffassung an, indem er einen entsprechenden Versuch bei einer Grille ausführt. Interessanter ist aber hierbei eine Erzählung über hierher gehörige Beobachtungen, die

ich ihres Interesses wegen textlich wiedergeben möchte (S. 793): „*Cette manière de considérer les ganglions thoraciques devient plus frappante encore, lorsqu'on connaît les observations de M. Dufour et de M. Fabre sur les Sphex, les Cerceris et les Ammophiles. Le premier de ces Insectes, pour assurer la nourriture de ses larves qui sont déposées dans un trou, et pour que l'aliment se conserve jusqu'au réveil des larves, renverse les Grillons sur le dos et les pique de son aiguillon dans les parties thoraciques des centres nerveux. En imitant le Sphex en piquant une Mouche, un Grillon ou un Charançon, ou avec une aiguille trempée dans un liquide irritant, l'ammoniaque par exemple, on obtient le même effet; et il ne se product pas lorsqu'on pique d'autres parties. Il suppose l'experience faite sur un Grillon: on observe alors une mort apparente; huit ou quinze jours après, quelquefois plus, il y a encore des manifestations de la vie; de temps en temps on voit une profonde pulsation de l'abdomen; quelquefois, par l'excitation, on détermine des mouvements des antennes, des filets abdominaux; parfois ces mouvements peuvent paraître spontanés; les pattes même peuvent se remuer et la défécation peut avoir lieu. M. Faivre a pu conserver pendant un mois et demi, dans des tubes où la dessiccation était lente, des Grillons ainsi plongés dans une sorte de léthargie*[1])".

Uebrigens glaubte Fabre (gegen Dufour), es liefe diese ganze geheimnissvolle Erscheinung darauf hinaus, dass die *Cerceris* als Beute diejenigen Insectenarten heraussucht, wo die Centralisation der Bauchganglien (Confluenz zu einem oder zwei Ganglien) am grössten ist. Er sagt: „*Ils choisissent les Buprestes dont les centres nerveux du mésothorax et du métathorax sont confondues en une seule et grosse masse etc.*"

Eine ansehnliche Reihe von Jahren nach Vulpian erscheint in dem grossen Sammelwerke von Milne-Edwards der elfte Band, welcher das Nervensystem der Wirbellosen behandelt[2]). In demselben fanden wir nichts, was hier nicht schon mitgetheilt worden wäre.

Im Jahre 1875 treffen wir wieder auf Faivre[3]), welcher gegen Baudelot das im metathoracischen Ganglion gelegene Athmungs-

[1]) Da Vulpian die Quellen nicht angiebt, will ich sie hier anschliessen. L. Dufour, Études anatom. et physiolog. sur les Insectes Diptères de la famille des Pupipares. Ann. des scienc. natur., 2 Série, T. III, 1843. Fabre, Observations s. les moeurs des Cerceris. Ann. des sciene. natur., 4 Série, T. IV, 1855.

[2]) Milne-Edwards, Leçons s. l'anatomie et la physiologie comparée. Paris 1874. T. XI, p. 401—408.

[3]) De l'influence du système nerveux sur la respiration chez un insecte. Compt. rend., T. LXXX, p. 735—741, 1875. Études expérim. sur les mouvements rotatoires de manège chez un insecte (le Dytiscus marginalis) et le rôle dans leur production, des centres nerveux encéphaliques. Ibid., T. LXXX, p. 1149—1153, 1875. Recherches s. les fonctions du ganglion frontal chez le Dytiscus marginalis. Ibid., T. LXXX, p. 1332—1335, 1875.

centrum vertheidigt, das letzterer in das erste Bauchganglion verlegt. Dasselbe Ganglion beherrscht auch die unteren Flügel und die Schwimmfüsse, deren Thätigkeit in naher Beziehung zu den Athembewegungen steht.

Hier wiederholt Faivre seine Versuche über Zwangsbewegungen und theilt noch mit, dass das *Ganglion frontale* (vor dem *Ganglion dorsale* gelegen und mit diesem durch Commissuren verbunden) automatisches und reflectorisches Centrum für die Schluckbewegungen ist.

In demselben Jahre beschäftigt sich Dönhoff[1]) mit der Biene, und zeigt an den geordneten Reflexen zerstückelter Thiere, dass die Bauchganglienkette eine fortlaufende Reihe von Reflexcentren darstellt, wie das Rückenmark der Wirbelthiere.

In dem gleichen Jahre 1875 finden wir noch eine ausgedehnte Untersuchung von J. Dietl[2]), welcher Käfer (*Blatta*, *Dytiscus*), Ameise, Biene, Fliege, Wanze und Schmetterlinge untersucht: mit einer Nadel sticht er durch ein Auge in das Gehirn und sieht alle die genannten Thiere in Kreisbewegungen gerathen, welche nach der gesunden Seite gerichtet sind. Von den Schmetterlingen sagt er: „ . . . . . Schmetterlinge, indem die bunten Falter in Schraubentouren aufwärts und dann in wirbelnden Kreisen davon fliegen.“ Eine ausführliche histologische Untersuchung des Arthropodengehirns begleitet diese Experimente.

Dönhoff[3]) kommt nochmals auf die Biene zurück und will aus seinen Versuchen den Schluss ziehen, dass das Athmungscentrum der Biene im Kopfe liegt, weil nach Abschneiden des Kopfes die dyspnoischen Athembewegungen aufhören, wenn man das Thier unter Wasser taucht. Dieser Schluss steht im Widerspruch mit der Ansicht von Faivre, doch erklärt sich die Divergenz vielleicht aus der Art der Operation und der besonderen Configuration des Bienennervensystems.

Die Arbeit von A. T. Bruce über Beobachtungen an Insecten u. s. w. ist mir leider weder im Original, noch in einem Referate zugänglich gewesen, so dass ich nur den Titel anführen kann[4]).

Wenn wir die Geschichte der Insecten zusammenfassen, so sehen wir, wie die beiden Sätze von Treviranus weiterhin bestätigt wurden, dass nach Abtragung ihres ganzen Kopfes die Insecten noch Orts-

---

[1]) Beiträge zur Physiologie. Coordinationscentra bei der Biene. Archiv für Anatomie und Physiologie 1875, S. 47.

[2]) J. M. Dietl, Insectennervensystem. Berichte d. naturw.-med. Vereins in Innsbruck, 5. Jahrg., 1875, S. 94 bis 115.

[3]) E. Dönhoff, Das Athmungscentrum der Honigbiene. Archiv für Physiologie von E. Dubois-Reymond 1882, S. 162 bis 163.

[4]) Observations on the nervous system of insects and spillers and some preliminary observations on Phrynus. Idhus Hopkins, Univ. Circulars VI, 54, 1887, p. 47.

bewegungen machen und dass sie nach einseitiger Abtragung des Kopfes resp. des Dorsalganglions im Kreise nach der unverletzten Seite hin laufen. Dagegen ist nicht mehr die Rede davon, dass diese Kreisbewegungen Folge einseitiger Abtragung der Sinnesorgane seien.

Claude Bernard fügt dann weiter die wichtige Beobachtung hinzu, dass bei diesen Kreisbewegungen eine periphere Störung nicht erkennbar ist, dass im Gegentheil die Bewegungen ganz coordinirt ablaufen.

Weiteres ist nicht festgestellt worden. Am wenigsten Klarheit herrschte über die Rolle, welche das Unterschlundganglion bei den Bewegungen spielt, so dass man zu einer einheitlichen Auffassung des Centralnervensystems überhaupt nicht hat kommen können. Freilich liegt in dem Nervensysteme der Insecten die Schwierigkeit vor, welche jede Erkenntniss verschleiert hat, dass sämmtliche Bauchmetameren scheinbar genau so wie die Kopfmetamere locomobil sind, man also vergeblich nach einer centralen Führung Umschau hielt.

§. 2.

Die Crustaceen.

In dem berühmten Werke von Milne-Edwards über die Kruster finde ich einen Versuch, der hierher gehört: Wenn man bei Squilla (Heuschreckenkrebs) den Schlundring von den rückwärts gelegenen Ganglien abtrennt, so findet man, dass auch der Hintertheil des Thieres noch empfindlich ist und auf Reize durch Bewegungen reagirt[1]).

Darauf folgt ein langes Intervall, und nicht früher, als in dem grossen Werke von Vulpian[2]), findet man weitere experimentelle Nachrichten über die Crustaceen resp. den Flusskrebs. Im Anschluss an die Versuche von Faivre bei Dytiscus verletzt Vulpian „*profondément*“ eine Hälfte des Oberschlundganglions und beobachtet danach eine deutliche Schwäche der Extremitäten derselben Seite, besonders der Scheere. Die Sensibilität ist erhalten mit Ausnahme jener in der Antenne derselben Seite.

Eine viel auffallendere Erscheinung ist die Tendenz des Krebses, sich um sein Hintertheil als Axe zu drehen, und zwar in der Richtung von der verletzten gegen die unverletzte Seite hin; weiter sah er bei der gleichen Läsion eine Rotation um die Längsaxe (d. h. Rollbewegungen) und schliesslich sogar die Tendenz zu einem Purzelbaum auf den Rücken: „*Une tendance à la culbute sur le dos.*“

[1]) H. Milne-Edwards, Histoire naturelle des Crustacés, T. I, p. 149. Paris 1849.

[2]) Vulpian, l. c.

Einen Versuch am Unterschlundganglion scheint Vulpian nicht ausgeführt zu haben, wenigstens habe ich trotz eifrigen Suchens einen solchen nicht finden können.

Weiter durchschneidet Vulpian die Ganglienkette quer im Niveau des Abdomens, wonach die Schwimmbewegungen definitiv verschwinden, da der Krebs seinen Schwanz nicht mehr rhythmisch in Bewegung setzen kann, wie es für die Schwimmbewegungen eben nothwendig ist. Aber die Abdominalfüsschen machen noch anscheinend spontane Bewegungen, die in der That aber doch maschinenförmig sind und durch den Contact des Wassers mit der Wunde hervorgerufen werden.

Vulpian macht darauf aufmerksam, dass jedes der Ganglien der Bauchkette ein unabhängiges Reflex- und Coordinationscentrum darstellt; eine Ansicht, welche vor ihm schon Moquin-Tandon, Dugès u. A. aufgestellt haben.

Schliesslich wird die Frage aufgeworfen, ob die Bahnen der beiden Seiten sich kreuzen. Swammerdamm hat eine solche Kreuzung für einen Kruster abgebildet, die er in das Unterschlundganglion verlegte. In Uebereinstimmung mit Andouin und Milne-Edwards, sowie mit Faivre (Insecten) stellt Vulpian eine solche Kreuzung für den Krebs in Abrede, denn die Lähmung, welche nach Läsion einer Seitenhälfte des Nervensystems stattfindet, ist immer eine directe. Trotzdem beobachtet er, dass nach einer einseitigen Durchschneidung einer Längscommissur in der Abdominalkette die Reizungen dieser (der verletzten) Seite unterhalb der Durchschneidungsstelle Effecte hervorrufen in Theilen, welche oberhalb der Durchschneidung liegen. Vulpian drückt sich folgendermaassen aus (S. 785): „*Bien qu'il n'y ait pas d'entrecroisement reconnaissable entre les deux moitiés des centres nerveux, la section d'un des connectifs de la chaîne abdominale n'empêche pas d'une façon absolue les irritations portant sur les parties situées du même côté et en arrière de se communiquer aux parties antérieurs, ni les excitations volontaires de mettre en mouvement les parties, qui reçoivent leurs nerfs de la moitié correspondante de la chaîne ganglionaire, en arrière du lieu de la section.*“ Dies scheint mir ein Irrthum, dessen Quelle ich später nachweisen werde.

Zwei Jahre nach der Ausgabe des Vulpian'schen Werkes kommt eine ausführliche Arbeit über den Krebs von V. Lémoine[1]), welche unter Vulpian's Augen angefertigt worden zu sein scheint. Der Autor macht auf die ausserordentlichen experimentellen Schwierigkeiten aufmerksam, welche darin liegen, dass man bei der Eröffnung

[1]) V. Lémoine, Recherches pour servir à l'histoire du système nerveux musculaire et glandulaire de l'écrevisse. Ann. des scienc. natur., 5 Série, T. IX, p. 99. 1868.

des Chitinpanzers stets eine beträchtliche Blutung erhält, welche das Resultat erheblich beeinträchtigt. Um diese Fehlerquelle zu umgehen, giebt er mehrere Methoden an, deren Schilderung wir hier unterlassen wollen, da es ihm trotz seiner Bemühungen nicht gelungen ist, seine operirten Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten. Nichtsdestoweniger hat er eine Anzahl brauchbarer Resultate erzielt und damit seinen Vorgängern gegenüber einen Fortschritt zu verzeichnen.

Er legt das Dorsalganglion frei und reizt die rechte Hälfte zunächst mit einer Nadel, dann mit der elektrischen Pincette, worauf er drei Formen von Bewegungen beobachtet: 1. Schmerzgefühl, welches durch den Eintritt allgemeiner Bewegungen sich kundthut; 2. der Krebs ist ein wenig schwach geworden, so dass nur Bewegungen der correspondirenden (d. h. der rechten) Seite eintreten; die Bewegung ist am deutlichsten im Auge und der äusseren Antenne der rechten Seite; 3. bei längerer Fortsetzung der Reizung werden die Bewegungen der Extremitäten der rechten Seite immer schwächer und es bleiben nur die Bewegungen der Augen und der äusseren Antenne der rechten Seite übrig.

In einem weiteren Versuche wird die linke Seite desselben Ganglions mit Hülfe einer Nadel zerstört. Ins Wasser zurückgebracht, flieht der Krebs rückwärts, bleibt dann aber unbeweglich. Das Auge und beide Antennen der linken Seite sind in ihren Bewegungen gelähmt, während die Anhänge der rechten Kopfseite auf Reizung normal reagiren. Wenn man diesen Krebs reizt, so setzt er sich in Bewegung mit etwas nach links gebeugtem Körper, und macht einige Umgänge (*mouvements de circumduction*) von links nach rechts. Legt man ihn auf den Rücken, so bleibt er in dieser Lage; die beiden Scheeren schliessen sich kräftig, wenn man einen Gegenstand zwischen die Arme bringt, aber die rechte lässt zuerst nach.

Bei einem anderen Krebse wird die Durchschneidung beider Dorsoventralcommissuren gemacht, welche zunächst von einem heftigen Spasmus aller Theile des Körpers begleitet ist. Ins Wasser gebracht, verharrt der Krebs in Ruhe, aber bei kräftiger Reizung erfolgen Versuche zur Progression mit Oscillationen des Körpers bald nach rechts, bald nach links. Sobald die Reizung aufhört, verfällt der Krebs wieder in seine Unbeweglichkeit. Auf den Rücken gelegt, bleibt er in Ruhe; die Augen und die Antennen scheinen weniger empfindlich und ihre Verletzung lässt das Thier unbeweglich. Die Scheeren sind auf Reiz thätig, ebenso die Abdominalfüsschen und die Kiemenäste der vorderen Oeffnung der Kiemenkammer. Das Herz schlägt normal.

Nach Durchschneidung der rechten Dorsoventralcommissur macht der Krebs auf Reizung Umgänge von rechts nach links, wobei die

rechten Beine zu agiren scheinen, indem sie stossen, die linken, indem sie anziehen (*les pattes droites semblant agir en poussant et les gauches en attirant*). Wenn man seine linke Seite reizt, so erhält man Bewegungen sämmtlicher Anhänge incl. des Schwanzes (derselben oder beider Seiten?); reizt man rechts, so reagirt nur das gereizte Glied.

Bei der eben angegebenen Durchschneidung beobachtet Lémoine in weiteren Versuchen auch Ortsbewegungen gerade nach vorn und nach der Seite der Verletzung, d. h. alle Bewegungsrichtungen sind möglich.

Was das Unterschlundganglion betrifft, so lähmt die Zerstörung desselben den ganzen Kieferapparat und die Kiemenanhänge. Seine Reizung erzeugt Bewegungen in der Gesammtheit der Ganglienkette (die einseitige Zerstörung dieses Ganglions ist nicht gemacht worden).

Nach Durchschneidung der Ganglienkette hinter dem Unterschlundganglion nimmt der Krebs eine ganz besondere Stellung ein: Die vordere Partie des Hinterleibes ist erhoben und bildet den höchsten Punkt des ganzen Körpers. Die Scheeren sind ausgebreitet, die übrigen Extremitäten sind zurückgebogen; die Extremitäten machen partielle Bewegungen, aber keine gemeinsame Bewegung, um eine Progression herbeizuführen. Oft stirbt der Krebs mitten in convulsiven Bewegungen. Im Ganzen sind die Lebensäusserungen dieses Krebses sehr reducirt und Reizungen der Extremitäten geben nur Reflexbewegungen in denselben Gliedern. Die Scheeren pflegen gar nicht oder nur wenig zu zwicken.

Durchschneidet man die Kette hinter dem Ganglion, das die Nerven für das erste Extremitätenpaar abgiebt, so nimmt der Krebs dieselbe besondere Stellung ein, wie wenn man die Section vor diesem Ganglion, wie oben, gemacht hat, und eine Progression findet nicht statt, aber die Scheeren zwicken ganz normal, und dieses Extremitätenpaar macht Anstrengungen, um eine Locomotion zu erzeugen. Die Augen und die Antennen sind im Gegensatz zu dem vorigen Versuche recht empfindlich.

Schliesslich bemerkt Lémoine, dass man eine einseitige Durchschneidung der Längencommissur da machen kann, wo die Sternalarterie durch die Kette tritt und die Längscommissuren aus einander drängt. Das geschieht zwischen dem dritten und vierten resp. vierten und fünften Ganglion. Wenn man diese Commissur links durchschneidet, so bemerkt man, dass die beiden hintersten Füsse nicht mehr coordinirt mit den anderen arbeiten, obgleich sie selbst nicht gelähmt sind. Reizt man das centrale Ende der durchschnittenen Commissur, so erhält man allgemeine Bewegungen; bei Reizung des peripheren Endes Bewegungen nur in der Hälfte des Körpers, welche unterhalb der Durchschneidung liegt.

Zusammenfassend bemerkt Lémoine, dass das Unterschlundganglion zu betrachten ist als das Centrum, in welchem die Coordination der Bewegungen zu Stande kommt; daneben beherrscht es direct den Kau- und den Kiemenapparat. Das Oberschlundganglion ist der Sitz des Willens, sowie der Empfindung, und steht in besonderer Beziehung zur Locomotion.

Er schliesst sich der Ansicht von Newport und Siebold an, dass der Schlundring analog ist dem Gehirn der Wirbelthiere, macht aber auch auf die von Vulpian geäusserten Bedenken aufmerksam.

E. Yung[1]), der mehrere Jahre später mit einer ausführlichen Arbeit erscheint, stellte seine Versuche auf der Zoologischen Station in Roscoff an Hummern, Langusten, Garnelen, Flusskrebsen und Krabben an. Auch er macht mit Recht auf die experimentellen Schwierigkeiten aufmerksam und hält es für geboten, die in dem Panzer gemachte Oeffnung wieder zu schliessen, damit weiterer Blutaustritt vermieden wird. Diesen Verschluss bewerkstelligt er mit etwas weich geknetetem Wachs. Den Palämon unter den Garnelen hat er gerade deshalb gewählt, weil man bei der relativen Transparenz des Panzers die Ganglien ohne Eröffnung sehen und mit einer Nadel direct treffen kann. Auf diesem Wege konnte Yung seine operirten Crustaceen etwas länger am Leben erhalten, als dies sonst der Fall zu sein pflegte; immerhin scheint das Ueberleben aber 24 Stunden nicht überschritten zu haben.

Zunächst findet er bei mechanischer und mechanisch-thermischer Reizung der angegebenen Crustaceen, z. B. Palämon und Hummer, dass das Dorsalganglion sensibel und motorisch ist. Es folgt die Zerstörung desselben Ganglions, wonach bei Palämon, bei Hummer und Krebs eine willkürliche Bewegung (wohl Ortsbewegung?) nicht mehr erfolgt, während alle Reflexbewegungen eintreten, besonders auch die Scheeren sich fest schliessen; nur die Antennen und Augen reagiren nicht mehr. Die Durchschneidung der linken dorsoventralen Commissur erzeugt zunächst unter dem Einflusse des mechanischen Reizes allgemeine Bewegungen als Ausdruck des Schmerzes. Ins Wasser zurückgebracht, fällt der Hummer auf die linke Seite; reizt man ihn, so macht er Anstrengungen, sich zu erheben, aber die Coordination der Bewegungen fehlt und das Thier fällt auf die rechte Seite, dann auf den Rücken. Dabei sieht man regelmässige Bewegungen der Extremitäten auf der rechten Seite, während linkerseits die Bewegungen uncoordinirt sind. Wenn man den Schwanz reizt, so zeigen sich allgemeine Bewegungen auf der rechten Seite, links nur nahe

[1]) Yung, Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les Crustacés décapodes. Archives de zoolog. expérim. par Lacaze-Duthiers, T. VII, p. 401—534, 1878.

der Reizstelle. Die Scheeren functioniren vollkommen, doch rechts kräftiger als links. Fleischstücke werden wegen der ungeordneten Bewegung des Kauapparates beider Seiten nicht genommen. Die Kopfanhänge, Antennen, Augen sind beiderseits intact. Bei Krebsen werden die gleichen Versuche mit demselben Erfolge ausgeführt, nur beobachtet er nach der Durchschneidung einer dorsoventralen Commissur, z. B. der rechten, einen Kreisgang von rechts nach links. Dieselbe Kreisbewegung kommt auch zur Beobachtung bei Läsion der einen Hälfte des Dorsalganglions. Doch giebt er an, dass diese Richtung nicht absolut gesetzmässig eingehalten wird.

Zu dem Unterschlundganglion übergehend, macht Yung ebenfalls auf die Schwierigkeiten aufmerksam, um hier zu zweifellosen Resultaten zu kommen, welche die Rolle erkennen lassen würden, die jenem Ganglion zukommt.

Die Zerstörung dieses Ganglions geschieht mit einer Nadel, welche in seine Masse eingeführt wird. Im Moment des Eindringens entstehen heftige allgemeine Bewegungen. Bringt man den Hummer ins Wasser, so erfolgt ein heftiger Stoss des Schwanzes, der Hummer steigt in die Tiefe, mit dem Kopfe voran, den Schwanz nach oben, in welcher Stellung er den Boden des Aquariums erreicht. Die Reflexbewegungen sind sämmtlich erhalten, nur die Kieferapparate sind gelähmt; ebenso die Kiemenapparate; endlich ist die Sensibilität des ganzen Körpers vollkommen erloschen, da man überall reizen kann, ohne das geringste Schmerzzeichen hervorzurufen. Hingegen sind die Bewegungen der Augen und Antennen ungestört. Die Scheeren schliessen sich um einen eingeklemmten Gegenstand, aber mit wenig Kraft (was diese Schmerzensäusserungen anbetrifft, so ist schwer zu übersehen, welche Zeichen der Autor dafür ansieht, da daneben von unversehrten Reflexbewegungen berichtet wird, und es sich im Grunde genommen bei Schmerzensäusserungen ebenfalls nur um Bewegungserscheinungen handeln kann. Wenn die Bewegungen der Antennen und Augen bei Reizung des Hintertheiles fehlen, so ist dieser Defect einfach auf die Unterbrechung der Leitungsbahn nach vorn zu setzen).

Auch die einseitige Zerstörung dieses Ganglions ist gelungen: Es war die rechte Seite, an welcher der Kieferapparat gelähmt war, während jener der anderen Seite intact blieb. Ebenso waren die Extremitäten der rechten Seite unterhalb der Verletzung in ihren Bewegungen alterirt, während die linke Seite unversehrt blieb. Hieraus resultirte ein Uebergewicht der linken Seite über die rechte und daraus eine Fortbewegung des Thieres in einer krummen Linie, deren Richtung leider nicht angegeben ist (nach meiner Vorstellung müsste die Kreisbewegung um die verletzte Seite herum erfolgen). Reizt man

einen Punkt unterhalb der Verletzung, so bekommt man Bewegungen nicht nur von dieser Seite, sondern auch von den Extremitäten der anderen Seite und selbst den Kopfanhängen.

Bei den Krabben (*Cancer maenas*, *Portunus puber* etc.) gestaltet sich dieser Versuch in analoger Weise.

Zu den übrigen Ganglien der Bauchkette übergehend, weist der Autor nach, dass dieselben ebenso wie die Längscommissuren sowohl motorisch als sensibel sind; zugleich ist jedes Ganglion für seinen localen Bezirk Reflexcentrum. Es lässt sich experimentell nicht nachweisen, dass motorische und sensible Theile gesondert neben einander liegen.

Im nächsten Jahre wird die Literatur durch eine Untersuchung von J. Ward[1]) am Flusskrebs bereichert, welche einen erheblichen Fortschritt darin aufweist, dass die operirten Thiere Wochen und Monate lebend erhalten wurden.

Er kratzt den Panzer bis auf eine ganz dünne Schicht ab und durchsticht diese mit einem feinen Haken, der zugleich den betreffenden Nerventheil erreicht, dessen Lage vorher genau bestimmt war. Diese Technik wird gewählt, um die so leicht eintretenden Blutungen zu vermeiden (die Schattenseite dieser Methode, Unsicherheit in der Bestimmung des lädirten Nerventheiles, liegt auf der Hand).

Nach Durchschneidung der einen Dorsoventralcommissur gehen die Krebse in einer Curve in der Richtung nach der unversehrten Seite; gehen diese Krebse rückwärts, so bewegen sie sich nach der verletzten Seite hin.

Giebt man einem solchen Krebse, während er auf dem Rücken liegt, ein kleines Stückchen Nahrung direct zwischen die Kiefer, so wird dasselbe verschlungen, wie von einem normalen Krebse. Gleichzeitig waren die Antenne und der Augenstiel auf der Seite der Verletzung erheblich geschädigt.

Nach Durchschneidung der beiden Dorsoventralcommissuren wurde ein Stückchen Nahrung, das man den Kieferfüssen übergab, gefasst, um geschluckt zu werden, kam aber bald wieder heraus; nur sehr selten wurde es thatsächlich geschluckt und nur dann, wenn es lang genug war, um zwischen die Kauwerkzeuge zu reichen.

Zugleich ist die Locomotion vernichtet, obgleich die Extremitäten beweglich bleiben; doch kommen Umkippungen des Leibes nach vorn und seitlich nicht selten vor.

Nach Durchschneidung der Längscommissuren zwischen dem ersten und zweiten Bauchganglion bleiben die Kiefer bewegungsfähig, die

[1]) J. Ward, Some notes on the physiology of the nervous system of the freshwater Crayfish (*Astacus fluviat.*). Journ. of phys., T. II, p. 214—227, 1879.

Thiere sterben aber gewöhnlich einen Tag nach der Operation. Eine Locomotion war unmöglich geworden. Auffallend schwach werden die Scheeren, welche nicht mehr ordentlich kneifen können. Ebenso verliert der Schwanz die Fähigkeit der rhythmischen Bewegung.

Endlich theilt er das Dorsalganglion der Länge nach und beobachtet danach Kreisbewegungen (ich weiss nicht, wie Ward das Dorsalganglion durchschnitten hat; ein solcher Versuch, exact angestellt, ist selbst bei unseren grossen Krebsen nicht gut ausführbar).

In demselben Jahre beschreibt Ch. Richet[1]), dass die Willkürbewegungen bei Krebsen im Wasser von 23 bis 26° C. aufhören, die Reflexbewegungen bei 26 bis 30°, bei 33 bis 37° sterben die Nerven und Muskeln.

In dem bekannten, wohl mehr populär geschriebenen Büchelchen von Th. Huxley, „Der Krebs“ (Leipzig 1882) sind hierher gehörige Daten kaum vorhanden.

Bei Krabben beobachtet L. Frédéricq[2]), dass das Abbrechen ihrer Füsse, wenn man sie anfasst, so dass man nur den Fuss in der Hand behält, während das Thier entflieht, nicht ein mechanisches Abreissen, sondern einen activen Vorgang, einen Reflex darstellt, dessen Centrum in der Bauchkette liegt.

Petit[3]), welcher Versuche an Krabben analog zu denen an Insecten und Krebsen vermisst (die Versuche von Yung an Krabben schienen ihm unbekannt zu sein), trägt bei *Carcinus maenas* das Oberschlundganglion halbseitig links ab und sieht Folgendes: „*L'animal décrit, en marchant de côté, une série de cercles dans le sens des aiguilles d'une montre, mais sa tête est dirigée tantôt en dehors du cercle, tantôt en dedans . . . . . En somme, il s'agit ici d'un mouvement en rayon de roue, comme on en observe chez les Mammifères, à la suite de lésions de l'encéphale; mais, dans ce dernier cas, la tête de l'animal est toujours opposée à l'axe de rotation; chez le Crabe, la tête peut prendre, par rapport à cet axe, deux directions inverses, le sens de la rotation demeurant constamment le même.*“ Die rechtsseitige Abtragung erzeugt die gleiche Bewegungserscheinung in umgekehrtem Sinne. Stiche in das Ganglion oder die Durchschneidung einer dorsoventralen Commissur erzeugen die gleichen Phänomene.

---

[1]) Contribution à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrivisse. Archiv. de physiologie nom. et pathologie 1879, p. 262—294.

[2]) Amputation des pattes par mouvement réflexe chez le crabe. Archiv. de biologie, T. III, p. 235—240, 1882.

[3]) Effets de la lésion des ganglions sus-oesophagiens chez le Crabe (*Carcinus maenas*). Compt. rend. de l'Académie de Paris, T. CVII, p. 278, 1888.

J. Demoor[1]) experimentirt an einem Palämon mit durchsichtigem Panzer, um den Vortheil zu benutzen, die Verletzung ohne Eröffnung durch die durchsichtige Umhüllung mit der Nadel machen zu können. Er kennt vier Formen von Zwangsbewegungen, die er durch verschieden localisirte Verletzungen des Dorsalganglions zu erzeugen vermag, die aber alle in dem Punkte zusammentreffen, dass die hervorgerufene Zwangsbewegung von der verletzten nach der unverletzten Seite gerichtet ist. Wie er daraus schliessen kann, dass, wie er es thut, eine functionelle Kreuzung im Centralnervensysteme nicht besteht, ist mir nicht recht verständlich. Auch die anatomische Untersuchung konnte eine solche Kreuzung nicht aufdecken.

Stiche in die Ganglien der Ventralkette führen zu dem allgemeinen Ergebnisse, dass sie Centren darstellen. Nach Reizung der Bauchkette bleiben die Augen, die grossen und kleinen Antennen ungestört. Das vorderste Bauchganglion besitzt keine specifische Function.

Versuche an Krabben (*Carcinus maenas, Portunus puber*) ergeben die gleichen Resultate.

Durchmustern wir jetzt die Reihe der Versuche an den Krebsen, so sehen wir, wie bei diesen die Abtragung des Dorsalganglions im Allgemeinen den Ausfall der Ortsbewegung im Gefolge hat, doch erscheint dies Resultat nicht immer klar zu Tage zu treten. Gewiss ist hingegen die Kreisbewegung nach einseitiger Zerstörung jenes Ganglions. Hingegen kehrt dabei der alte Irrthum wieder, der namentlich von Vulpian ausgeht, dass nach dieser Operation die correspondirende Seite schwächer sei, während der Sachverhalt genau der gleiche ist, wie bei den Insecten.

Ein anderes Resultat, das bei den Insecten nicht genügend hervorgehoben worden ist, das auch bei den Krebsen deutlicher auftritt, ist dies, dass nach einseitiger Abtragung des Dorsalganglions die Richtung der Bewegung noch variabel sein könnte; gewiss ein Irrthum. Endlich mag hier noch bemerkt werden, dass die Mehrzahl der angeführten Autoren, insbesondere Vulpian und Lémoine bei den Krebsen, sowie Faivre bei den Insecten, vergeblich bemüht gewesen sind, einen functionellen Unterschied zwischen den Wurzeln der Bauchganglien aufzufinden: eine solche Analogie zu den Rückenmarkswurzeln der Wirbelthiere besteht nicht, obgleich Newport und Valentin sie gefunden haben wollen.

---

[1]) J. Demoor, Études des manifestations motrices des Crustacés au point de vue des fonctions nerveuses. Archiv. de Zoologie expériment. et général., T. IX, p. 191, 1891.

§. 3.

Die Würmer.

Neben grossen morphologischen Arbeiten giebt es über diesen Gegenstand nur wenige experimentelle Untersuchungen. Selbst die berühmte Monographie von Moquin-Tandon über die Hirudineen, die ich eingesehen habe, enthält nichts, was für uns in Betracht käme[1]).

Die älteste experimentelle Angabe finde ich in Joh. Müller's Physiologie (Bd. I, S. 687, 1844), wo es heisst: „Ein in zwei Hälften getheilter Wurm zeigt in beiden Nervensträngen noch Bewegungen, welche den willkürlichen ähnlich sind."

Danach treffen wir auf Lockhart-Clarke[2]), bei dem neben einer anatomischen Beschreibung von *Lumbricus terrestris* einige Versuche enthalten sind, wonach die Schlundganglien unabhängig von den übrigen Nervencentren, jedoch ihrem Einflusse unterworfen sind; sie beherrschen die Bewegungen des Schlundes und Mundes und scheinen Reflexcentra zu sein.

Im Jahre 1865 erscheint ein grösseres Werk über die Anneliden von Quatrefages[3]), in dem experimentell indess nur wenig enthalten ist.

Das im nächsten Jahre erscheinende grosse Werk von Vulpian enthält nichts über das Nervensystem der Würmer.

Im Jahre 1887 folgen meine ersten Mittheilungen über den Regenwurm und den Blutegel.

Im nächsten Jahre finden wir eine Arbeit, die sich mit dem Kriechen des Regenwurmes beschäftigt[4]): Nach Friedländer kriecht der Regenwurm, indem eine Contractionswelle im Längsmuskelschlauch seines Körpers von vorn nach hinten abläuft. Die Borsten der Körperoberfläche verhindern ein Zurückgezerrtwerden seines Körpers, so dass die Contraction einen Leibesring nach dem anderen nach vorn schiebt, dieser, da festgehalten, als Stützpunkt für die nächsten Leibesringe dient u. s. w. Schneidet man einem Regenwurme den Kopf ab, so macht er keine spontanen Bewegungen mehr, und bedarf äusserer Reize, um zu Bewegungen angeregt zu werden. Schneidet man das Schwanzende ab, so ändert sich in seinen Bewegungen nichts Wesentliches.

---

[1]) Moquin-Tandon, Monographie des Hirudinées. Paris 1827.

[2]) Lockhart-Clarke, On the nervous system of Lumbricus terrestris. Ann. of natural history 1857, p. 250.

[3]) Quatrefages, Historie naturelle des Annelés, T. I, p. 87, 1865.

[4]) D. Friedländer, Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biologisches Centralblatt, Bd. VIII, S. 363, 1888.

Schnitt Friedländer aus der Mitte eines normalen Thieres etwa ein Stück des Bauchstranges von 0,5 bis 1 cm Länge heraus, so kroch das Thier wie vorher und die Contractionswelle setzte sich durch die nervenlose Strecke fort; nur dass diese Segmente schmäler wurden und eine ringförmige Einschnürung des Körpers bildeten, sobald die Contractionswelle sie erreichte.

Die Contractionswelle pflanzte sich oft auch dann fort, wenn der in zwei Theile zerschnittene Regenwurm durch einen Faden so zusammengeheftet wurde, dass zwischen beiden Theilen etwa 1 cm Faden stand.

Loeb[1]) schneidet *Thysanozoon Brocchii* (eine elliptisch geformte Seeplanarie von etwa 3 cm Länge und eben solcher Breite) in zwei Hälften, und sieht danach, wie nur das orale Stück, welches das Gehirn enthält, weiter kriecht, während die aborale Hälfte wie eine todte Masse auf den Boden fällt und dort in Ruhe verharrt. Der Versuch führt zu dem gleichen Resultate, wenn man nur das winzige Stück am vorderen Ende abträgt, welches gerade das Gehirn enthält. Legt man das hirnlose Thier auf den Rücken, so dreht es sich wieder zurück, nur etwas langsamer als das normale Thier.

Durchschneidet man nur die Längsnerven, so dass Substanzverbindungen zwischen vorn und hinten bestehen bleiben, so bewegt sich das orale Stück vom Platze, während das Hinterstück, dem Zuge folgend, in ganz coordinirter Weise an der Progressivbewegung theilnimmt. Kommt letzteres hierbei zufällig in die Rückenlage, so dreht es sich sofort in seine natürliche Lage um.

Eine einseitige Zerstörung des Gehirns führt niemals zu Kreisbewegungen.

Nach Köpfung der *Planaria torva*, einer Süsswasserplanarie, machen beide Stücke Progressivbewegungen, und zwar erfolgen die Bewegungen mit dem oralen Ende voran.

Unter den Nemertinen wurde *Cerebratulus marginatus* gewählt: Exemplare von etwa 0,5 m Länge. Nach Köpfung fährt das Kopfstück fort, sich in den Sand einzubohren, während der Rumpf nicht einmal den Versuch macht, sich im Sande zu verbergen.

Schneidet man Nereis (Annelid) in mehrere Stücke, so hat nur das orale Stück die Fähigkeit, sich in den Sand einzubohren; ebenso machte nur dieses Stück Progressivbewegungen, dagegen genügten schwache Reize, z. B. die Erschütterung des Aquariums, um auch bei dem hinteren Stücke Progressivbewegungen auszulösen. Die Rückenlage lässt sich keines dieser Stücke gefallen.

[1]) Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflüger's Archiv, Bd. LVI, S. 247 bis 269, 1894.

Wenn man einen Blutegel in zwei Theile schneidet, so machen beide Theile Progressivbewegungen und kehren stets in die Normallage zurück, wenn man sie auf den Rücken gelegt hat. Die beiden Stücke verhalten sich aber verschieden insofern, als der vordere Theil häufig an den senkrechten Glaswänden haftend gefunden wurde, das hintere Stück heftet sich nur am Boden an.

§. 4.

Die Mollusken.

Auf Seite 759 seines Werkes schreibt Vulpian mit Bezug auf die Mollusken: *„La physiologie du système nerveux des Mollusques se réduit encore presque exclusivement à des inductions fondée sur l'anatomie.“* In der That kenne ich keine Arbeit über diesen Gegenstand, welche über Vulpian hinausreicht, wenn nicht etwa in einer Arbeit von Bonnet aus dem Jahre 1781, welche uns nicht zugänglich war, die eine oder andere Notiz enthalten ist [1]).

Vulpian zweifelt nicht daran, dass die Mollusken Instincte, z. B. den der Ernährung, der Fortpflanzung, besitzen, einige haben sogar specielle Instincte, wie die Pholaden, welche Löcher in die Felsen bohren, um darin zu wohnen. Man schliesst aus der Analogie, dass diese Instincte im Dorsalganglion ihren Sitz haben, aber man weiss es nicht.

Vulpian hat wiederholt den Versuch gemacht (sowohl bei Limax als bei der Weinbergschnecke), das *Ganglion dorsale* zu entfernen, was ihm auch soweit gelungen ist, doch war die Restitution niemals eine solche, um eine Beobachtung anschliessen zu können. Nur einen Unterschied sah er, je nachdem er das Ober- oder Unterschlundganglion entfernt hatte: im ersten Falle lebt das Thier, aber ohne je eine Ortsbewegung gemacht zu haben, vier bis fünf Wochen; im letzteren Falle nur einen Tag. Die Ursache dieser Differenz liegt nach seiner Meinung in der Thatsache, dass im Unterschlundganglion Nerven für das vegetative Leben wurzeln, in dem anderen Ganglion nicht.

Die elektrische Reizung des Oberschlundganglions erzeugt nur sehr schwache Effecte, während die Reizung des anderen Ganglions eine sehr heftige und weit ausgebreitete Muskelthätigkeit hervorruft.

Ueber die Beziehungen des Nervensystems zu den Herz- und Athembewegungen konnte Vulpian zur Einsicht nicht kommen.

[1]) Ch. Bonnet, Expériences sur la régénération de la tête du Limaçon terrestre, l. c. 1781, p. 246—283.

Chéron[1]) und Colasanti[2]) beschäftigen sich nur mit einzelnen Theilen des Nervensystems; Versuche, die für uns hier ohne Interesse sind. Ein eingehenderes Studium widmet erst L. Frédéricq[3]) unserem Gegenstande, und zwar sind es Versuche an *Octopus vulgaris*, einem Thiere, das sowohl wegen seiner Intelligenz als wegen seiner Widerstandsfähigkeit gute Resultate erwarten lässt. Er beschreibt dieselben in folgender Weise: „*En ce qui concerne le système nerveux central, l'anneau oesophagien, je rappelerai que les masses sous-oesophagiennes contiennent les centres des mouvements respiratoires, et ceux des mouvements des muscles des chromatophores, enfin des centres réflexes pour les mouvements des différents muscles du corps, tandis que les masses sus-oesophagiennes sont le siège des processus psychiques et doivent être comparés aux hémisphères cérébraux des Vertébrés. Le poulpe, privé de son ganglion sus-oesophagien se comporte à peu près comme un Pigeon à qui l'on a exstirpé les hémisphères cérébraux. Il n'est nullement paralysé: la respiration, la circulation et la plupart des fonctions continuent à s'exercer normalement. Il réagit encore aux impressions du dehors, mais ses mouvements sont tous ou bien automatiques ou réflexes. C'est devenu un être complètement passif, incapable de mouvements spontanés ou volontaires, restant immobile tant qu'une impression venue du dehors ne vient l'arracher à sa torpeur.*“ Die von Frédéricq gegebene Beschreibung ist leicht zu bestätigen: Paul Bert, *a signalé le même fait chez la Seiche* (Mémoire sur la Physiologie de la Seiche). Siehe die Nachträge.

Weiter beschreibt Frédéricq die Leistungen eines abgeschnittenen Octopodenarmes, die derselbe auf Reize Schutz- und Abwehrbewegungen macht; er identificirt dieselben den Reflexen eines geköpften Wirbelthieres, z. B. des Frosches. Die directe Reizung des Nervenstammes dieses Armes ruft in gleicher Weise Bewegungen der Saugnäpfe, wie der Muskeln und Ausdehnung der Chromatophoren hervor.

Bei seinen zahlreichen Giftversuchen an Wirbellosen fiel Krukenberg[4]) besonders die pendelartige Bewegung des Fusses der *Carinaria mediterranea* auf, einer sehr zierlichen, der Cymbulia ähnlichen Molluske aus der Gruppe der Heteropoden: der in eine Flosse umgebildete Fuss macht 30 bis 36 Pendulationen, wie Krukenberg sich

[1]) J. Chéron, Des nerfs corrélatif dit antagonistes et du noeud vital dans un groupe d'invertébrés. Compt. rend., T. LXVI, p. 1163—1167, 1868.

[2]) G. Colasanti, Anatom. u. physiolog. Untersuchungen über den Arm der Cephalopoden. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1876, S. 480 bis 500.

[3]) L. Frédéricq, Recherches sur la Physiologie du Poulpe commun. (*Octop. vulgaris*). Archives de Lacaze-Duthiers, T. VII, p. 535—583, 1878.

[4]) C. Fr. W. Krukenberg, Vergl. physiologische Studien, 3. Abtheilung, S. 177 bis 181, 1880.

ausdrückt, in der Minute. Dieselben hörten sofort auf, wenn er den Basalansatz der Flosse abschnitt; jene Stelle, wo das Pedalganglion liegt. Wie wir später sehen werden, ist die Beobachtung ganz richtig.

L. Petit[1]) verletzt bei einer Schnecke das Unterschlundganglion und sieht, wenn die Wunde nach drei bis vier Wochen verheilt war, das Thier viel langsamer als ein normales kriechen und dabei Manègebewegung von der gesunden gegen die verletzte Seite machen. Nach Durchschneidung der Verbindung zwischen dem Kopf- und Fussganglion, sowie nach Durchtrennung der Commissur zwischen den Kopfganglien machen die Thiere ebenfalls Manègebewegungen (diese letzteren Versuche sind gewiss nicht richtig).

Yung's[2]) Monographie der Schnecke enthält keine definitiven Resultate über die Rolle, welche das Oberschlundganglion bei den Bewegungen spielt; er scheiterte trotz vieler Bemühungen an den technischen Schwierigkeiten.

§. 5.

Die Echinodermen.

Wie ich aus den Schriften von Krukenberg ersehe, reicht die erste Beobachtung an Seesternen in das vorige Jahrhundert zurück: Bernard de Jussieu und Guettard[3]) sahen, dass bei mehreren Asteriden ein abgelöster Arm im Stande ist, die ganze Mittelscheibe nebst den vier übrigen Armen zu reproduciren.

Im Jahre 1811 machte Fr. Tiedemann am Adriatischen Meere Versuche an dem pomeranzenfarbenen Seesterne (*Asterias aurantiaca* L.) und stellte fest[4]), dass Berührung des extendirten Saugfüsschens eine Retraction desselben hervorruft.

Die Beobachtungen von Jussieu und Guettard wurden über 100 Jahre später von Dujardin und Hupe bestätigt[5]).

Um dieselbe Zeit hatte auch Vulpian[6]) für die Seesterne gefunden, dass sie ganz wie die Vertebraten und andere Evertebraten

[1]) L. Petit, Sur les mouvements de rotation provoqués par la lésion des ganglions sous-oesophagiens chez l'escargot. Compt. rend., T. CVI, p. 1809, 1888.

[2]) E. Yung, Contributions à l'histoire physiologique de l'escargot (*Helix pomatia*). Bruxelles 1887.

[3]) Vergl. Réaumur, Histoire naturelle des Insectes, T. VI, p. 61, 1742.

[4]) Fr. Tiedemann, Beobachtungen über das Nervensystem und die sensiblen Erscheinungen der Seesterne, Deutsches Archiv f. Physiologie, Bd. I, S. 161 bis 175, 1815.

[5]) Dujardin et Hupe, Histoire naturelle des Zoophytes échinodermes 1862, p. 20.

[6]) Vulpian, Compt. rend. de la Société de Biologie de Paris, 1861 u. 1862.

das Bestreben haben und ausführen, sich in ihre natürliche Bauchlage zurückzuwenden, wenn man sie in die ihnen fremde Rückenlage gebracht hat. Der Vorgang ist von ihren zahlreichen Augen unabhängig, da man dieselben zerstören kann, ohne jene Erscheinung aufzuheben. Vielmehr handelt es sich hierbei um einen inneren Mechanismus des Nervensystems. In ähnlicher Weise dreht sich ein isolirter Arm des Seesternes wieder um, vorausgesetzt, dass man den isolirenden Schnitt beiderseits schräg bis zur Mundöffnung verlaufen lässt; wird der Arm aber einfach quer an seiner Basis abgeschnitten, so führt derselbe ungeordnete Bewegungen aus, dreht sich wohl um, vermag indess seine Normalstellung nicht zu behaupten und fällt auch wieder auf den Rücken. Isolirt man den einen Strahl so, dass die beiden schrägen Schnitte nur die Hälfte der Scheibe durchsetzen, so kehrt sich der ganze Seestern wohl um, aber mit viel Mühe, da der isolirte Arm aus der harmonischen Thätigkeit ausgeschieden ist und durch seine isolirten Bemühungen die Harmonie der anderen Arme stört. Werden mehrere Einschnitte in die Scheibe gemacht und so mehrere Arme von einander getrennt, so erfolgt in Folge der Disharmonie die Umdrehung in die Normallage überhaupt nicht mehr, also aus mechanischen Gründen.

Unabhängig von Vulpian hatte ich dieses Bestreben des Seesternes, seine Normallage wieder einzunehmen, selbständig aufgefunden und festgestellt, dass dasselbe nach Injection von genügenden Dosen Curare aufgehoben wird [1]).

Diese Beobachtungen werden in dem grossen, nun schon mehrfach genannten Werke von Vulpian im Jahre 1866 wiederholt.

Zehn Jahre später veröffentlicht L. Frédéricq Versuche an Echiniden, die ich aus dem oben angegebenen Grunde später ausführlicher wiedergeben werde.

Romanes und Ewert machen einige Jahre darauf Mittheilungen über Versuche an Seesternen [2]), die ich erst durch die Publication von Preyer kennen gelernt habe; ihr Inhalt deckt sich grossentheils gegenseitig.

Krukenberg, welcher das Jahr darauf Vulpian's Versuche an Seesternen wiederholt, bedauert zunächst, dass Jener seine Seesternenart nicht namhaft angeführt hat, weil, wie er findet, die Seesterne der verschiedenen Arten sich mit Bezug auf ihre isolirten Arme verschieden verhalten.

---

[1]) J. Steiner, Ueber die Wirkung des amerikanischen Pfeilgiftes Curare. Archiv f. Anatomie u. Physiologie 1875, S. 168.

[2]) G. J. Romanes and J. C. Ewert, Observations on the locomotor system of Echinodermata. Proceed. Roy. Soc., T. XXXII, p. 1—11, 1881.

Krukenberg[1]) giebt an, dass, wenn man einen *Asterocanthion glacialis* in eine für seinen Bestand unzureichende Wassermenge bringt, derselbe nach wenigen Stunden oder auch wohl erst nach Tagen in der Weise zerfällt, dass die isolirten Arme Theile der Mittelscheibe behalten, die bis zur Mundöffnung reichen, genau wie in dem ersten Schnittversuche von Vulpian. Die einzelnen Arme bewegen sich Tage lang, klammern sich fest und finden ihre Normallage wieder, wenn man sie aus derselben entfernt hat. Dasselbe thut (im Gegensatze zu Vulpian) der glatt an der Basis abgeschnittene Arm von *Asterocanthion glacialis*.

Ganz anders sollen sich aber die einzelnen losgelösten Arme von *Asteropecten aurantiacus*, *pentacanthus* und *bispinosus* verhalten, die Krukenberg in ihre Normallage nicht zurückkehren sah, mochten sie auf die eine oder andere Weise abgeschnitten worden sein.

Wieder anders gestaltet sich der Versuch bei den Schlangensternen *in specie* bei *Ophioderma longicauda*: Wird der eine Arm mit dem Basalstück amputirt, so weiss derselbe seine Normallage zu finden und festzuhalten; erfolgt die Amputation ohne das Basalstück, so macht der Arm nur wenige Krümmungen, um bald darauf gegen alle Reize unempfindlich zu sein.

Eine sehr eingehende Untersuchung über die Seesterne hat W. Preyer im Winter 1885/86 in Neapel angestellt, aus der ich eine Anzahl von Versuchen in dankenswerther Weise im Frühjahr 1886 habe mit ansehen können. Ihre Darstellung soll der meinigen im experimentellen Theile als Grundlage dienen.

§. 6.

Die Cölenteraten.

Die ersten zielbewussten Versuche bei den Cölenteraten scheinen von Th. Eimer gemacht worden zu sein.

Hieran reihen sich die Arbeiten von Romanes über denselben Gegenstand.

Hierauf folgen die Gebr. Hertwig mit ihrer grossen Monographie über die Medusen, die zunächst zwar morphologischen Inhaltes sein sollte, indess so sehr der Physiologie zur Basis dient und mit ihr verschmolzen ist, dass wir sie hier selbst unserer späteren Darstellung zu Grunde gelegt haben.

Diese drei Arbeiten werden in dem experimentellen Theile zur Darstellung kommen, während hier zunächst über eine Arbeit berichtet werden soll, die Krukenberg an *Beroë ovatus* gemacht hat[2]).

[1]) Vergl. physiologische Studien. Zweite Reihe 1882, S. 76 bis 82.

[2]) Der Schlag der Schwingplättchen bei *Beroë ovatus*. Vergl. physiologische Studien etc. Dritte Abtheilung, S. 1 bis 23. Heidelberg 1880.

Zur Erläuterung bemerke ich, dass dieses Thier entlang seiner Eiform eine grössere Anzahl von Rippen, Kämmen oder Radien besitzt, welche vom oralen zum aboralen Pole verlaufen und welche von schwingenden Plättchen (Schwing-, Ruder-, Flimmer-, Kammplättchen) besetzt sind, denen die Ortsbewegung anvertraut ist. Man unterscheidet weiter den Mund (oralen Pol) und den After (aboralen Pol). Wenn man die eiförmige *Beroë* in quere Scheiben zerlegt, so stehen die Schwingplättchen zunächst still, um ihr rhythmisches Spiel nach Secunden oder Minuten wieder zu beginnen bei derjenigen Scheibe, welche mit dem Afterpole in Verbindung geblieben ist. Die Plättchen an den anderen Scheiben gerathen erst sehr viel später in Bewegung, welche häufig sehr ungeregelt ist; an anderen Rippen beginnt das Spiel noch später oder bleibt auch ganz aus.

Krukenberg schliesst daraus, dass an dem Afterpole nervöse Centren liegen, welche einen Einfluss auf die Bewegungen der Ruderplättchen ausüben, wie ihn kein anderes Element im Beroëkörper besitzt. Weiterhin muss aber angenommen werden, dass auch die Rippentheile selbst eine gewisse nervöse Selbständigkeit besitzen, welche sie befähigt, die Schwingplättchen in Bewegung zu erhalten selbst ohne das Centrum am Afterpole.

Die sich anschliessenden Giftversuche an *Beroë* gehören nicht hierher.

Endlich sei noch der interessanten Untersuchung von M. Nussbaum an *Hydra* (Süsswasserpolypen) gedacht[1]). Einer eingehenden anatomischen Beschreibung folgen Versuche über die Regenerationsfähigkeit zerschnittener Polypen: Wenn man den Leib des Polypen in Querstücke oder in Längsstücke zerlegt, so pflegen sich die Theilstücke sämmtlich wieder zu ganzen Polypen zu regeneriren (*Hydra grisea*). Hingegen finden an Tentakelstücken solche Regenerationen nicht statt.

Bei Wiederholung des berühmten Trembley'schen Versuches der Umstülpung eines ganzen Polypen, wodurch die Lebensthätigkeit nicht beeinträchtigt wird, findet Nussbaum, dass der Versuch zwar gelingt, dass aber von einem Uebergange des Entoderm in Ectoderm und umgekehrt, wie Trembley gemeint hat, nicht die Rede sein könne, sondern dass nur eine Umlagerung der Theile eintrete: Entoderm und Ectoderm sind anatomisch und physiologisch definitiv von einander differenzirt.

[1]) M. Nussbaum, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. II. Mittheilung: Beiträge zur Naturgeschichte des Genus *Hydra*. Archiv f. mikroskopische Anatomie, Bd. XXIX, S. 317, 1887.

Zweite Abtheilung.

Experimenteller Theil.

Erstes Capitel.

Die Crustaceen.

Unter den Crustaceen ist unserem Versuche am bequemsten zugänglich der Flusskrebs (*Astacus fluviatilis*), den wir deshalb als Typus der Gruppe (*Macrura*) aufstellen und zum Object unseres besonderen Studiums gemacht haben. Dazu kommen Versuche an den sogenannten Taschenkrebsen oder Krabben (*Brachyura*), unter denen mir in Neapel die Bogenkrabbe (*Carcinus maenas*) und die Dreieckskrabbe (*Maja verrucosa*) am häufigsten zu Gebote standen. Wie wir später sehen werden, sind diese letzteren Krebse für unsere theoretischen Folgerungen von weit höherem Interesse, als es die Morphologie wissen konnte. Von niederen Krebsen wurden die Isopoden untersucht.

Da das Centralnervensystem aller Arthropoden im Wesentlichen gleich gebaut ist, so wollen wir zunächst dasselbe allgemein schildern.

§. 1.

Anatomie des Centralnervensystems der Gliederthiere[1]).

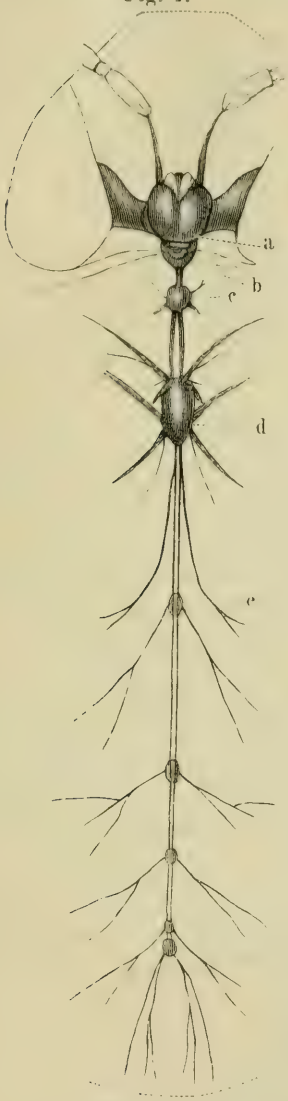
Um Wiederholungen zu vermeiden, geben wir gleich die Beschreibung des Centralnervensystems der Arthropoden, welches im Wesentlichen den gleichen Bau hat.

Das Centralnervensystem der Arthropoden, zu denen die Crustaceen, die Arachnoiden, die Myriopoden und die Hexapoden (Insecten) gezählt werden, besteht aus dem Cerebralganglion, welches am Vorderende dorsal auf dem Oesophagus liegt, und der Bauchganglienkette, welche unter dem Speisecanal, also ventral gelegen ist. Das Cerebralganglion ist mit der Bauchganglienkette durch Commissuren verbunden, welche, den Oesophagus seitlich umfassend, in das erste

[1]) Leçons s. la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux par H. Milne-Edwards, T. XI, p. 169, 1874.

Ganglion der Bauchkette eintreten, welch letzteres entsprechend seiner Lage auch das Unterschlundganglion (auch infra- oder subösophageale Ganglion) heisst. Cerebralganglion, auch Oberschlundganglion (auch

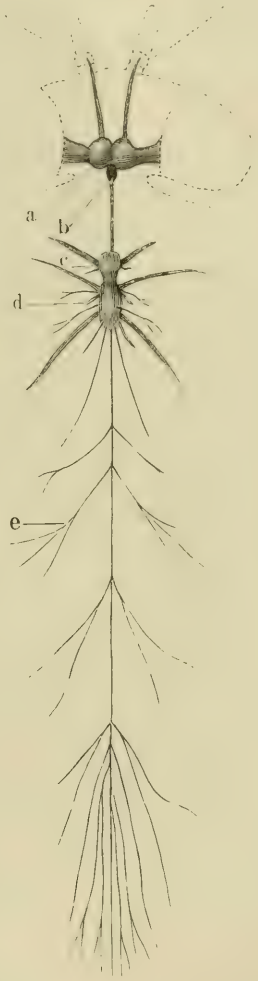
Fig. 1.



Nervensystem der Honigbiene (*Apis mellifica*).

a Dorsalganglion, *b* Unterschlundganglion, *c*, *d*, *e* u. flge. weitere Bauchganglien.

Fig. 2.



Nervensystem der Stubenfliege (*Musca vomitoria*).

a Dorsalganglion, *b* Unterschlundganglion, *c*, *d* Ganglien des Bauchstranges.

Supraösophagealganglion) genannt, die beiderseitigen Commissuren und das Unterschlundganglion schliessen einen Kreis, welcher der

Schlundring genannt wird. Die Commissuren des Schlundringes sind am kürzesten, wenn die beiden Ganglien desselben genau senkrecht über einander liegen, was nur selten der Fall ist; sie sind um so länger, je weiter das untere Ganglion von dem oberen ab und nach hinten rückt. Man bezeichnet sie auch als Dorsoventralcommissuren.

Die Bauchganglienkette ist in den primitiven Formen so angeordnet, dass jedem Segmente des Rumpfes (Thorax und Abdomen) ein Ganglienpaar zukommt, welches, in der Mittellinie gelegen, durch sehr kurze Quercommissuren mit einander verbunden wird oder völlig mit einander zu einem Ganglion verschmilzt. Die hinter einander gelegenen Ganglien stehen durch längere oder kürzere Längscommissuren mit einander in Verbindung

Wie die Ganglien des Schlundringes die Gebilde des Kopfes, so versorgen die Ganglien der Bauchkette die Gebilde der übrigen Segmente sensibel und motorisch.

Diese ursprüngliche Disposition in der Zusammensetzung der Bauchganglienkette erfährt in den einzelnen Gruppen Veränderungen durch vielfache Concentration oder Verschmelzung in der Anzahl der Ganglien, welche im äussersten Falle sogar zu einem einzigen, dem Brustganglion, verschmelzen können.

Als Beispiel präsentiren wir dem Leser das Nervensystem der Honigbiene mit zahlreichen, und jenes der Stubenfliege mit wenigen Bauchganglien (s. Fig. 1 u. 2), sowie die Bauchkette des Taschenkrebses mit einem Ganglion (s. Fig. 5).

Es ist ein durchgreifender Unterschied zwischen dem Centralnervensysteme der Wirbelthiere und jenem der Wirbellosen, zunächst der Arthropoden, dass letzteres (mit Ausnahme des Cerebralganglions) auf der Bauchseite des Körpers gelegen ist, woher auch die Bezeichnung „Bauchganglienkette“ rührt.

Der Vollständigkeit wegen sei bemerkt, dass neben diesem, dem cerebrospinalen Nervensysteme der Wirbelthiere vergleichbaren Systeme, den höher entwickelten Arthropoden ein besonderes Eingeweidenervensystem zukommt, von dem wir indess in der Folge nicht mehr reden werden, da es für uns kein Interesse hat.

§. 2.

Nervensystem des Krebses [1]) und der Krabbe [2]).

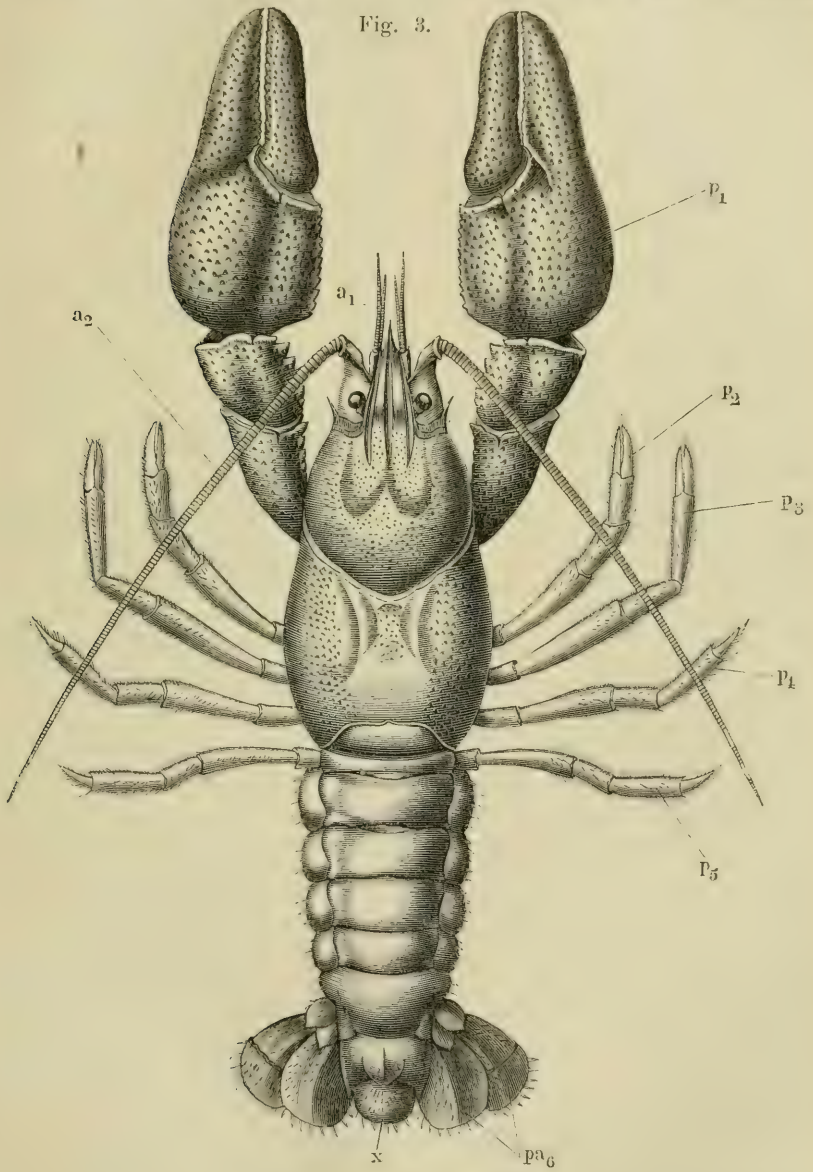
In Fig. 3 ist der Flusskrebs in natürlicher Grösse abgebildet; in Fig. 4 sein Nervensystem. Das Cerebralganglion *cbg* liegt im Kopfe;

[1]) T. H. Huxley, Der Krebs. Leipzig 1882.

[2]) Andouin et H. Milne-Edwards, Ann. des scienc. natur., 1 Série, 1828.

von ihm entspringen 1) der Sehnerv, 2) der Nerv für den Muskel des Augenstiels, 3) der Nerv zu den inneren Antennen resp. dem Gehör- und dem Geruchsorgane, 4) der Nerv der äusseren Antennen und 5) der Nerv, welcher sich in dem Integument des Kopfes verbreitet.

Fig. 3.

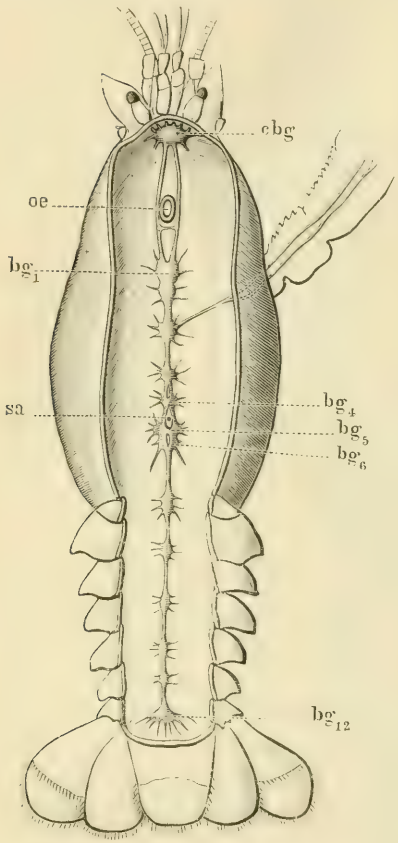


Flusskrebs (*Astacus fluviatilis*).

a_1 innere, a_2 äussere Antenne, $p_1 \ldots p_5$ die fünf Brustbeine, $p\,a_6$ letztes Hinterleibsbein mit dem Aftersegment die Schwanzflosse bildend.

Das untere Schlundganglion bg_1, welches Nerven zu den Mundorganen abgiebt, ist etwas nach hinten gerückt und schliesst sich unmittelbar der aus 11 Ganglien zusammengesetzten Bauchkette an.

Fig. 4.



Nervensystem des Flusskrebses.
cbg Gehirnganglion, *oe* Oesophagus, $bg_1 \ldots bg_{12}$ Ganglion der Bauchkette, *sa* Sternalarterie.

Bei dem Taschenkrebse ist die Lage des Cerebralganglions dieselbe, wie beim Flusskrebse, aber die Reihe sämmtlicher übrigen Ganglien ist zu einem einzigen Ganglion, dem Brustganglion, vereinigt, wie die Fig. 5 (S. 42) zeigt.

§. 3.

Die Versuche.

Schon einige frühere Autoren, wie V. Lémoine, E. Yung und Ward, machen auf die Schwierigkeiten aufmerksam, welche die Operationen an den Krebsen dem Experimentator bieten: Wo man den Panzer öffnet, fliesst Blut, häufig so stark, dass die Thiere sich verbluten. Dazu kommt, dass dieses Blut wasserklar ist und man oft während des Experimentes gar keine Uebersicht über die Grösse des Blutverlustes hat.

Um diesen Schwierigkeiten zu begegnen, sind mancherlei Wege angegeben worden, aber die Thiere pflegten die Operationen nur kurze Zeit zu überleben, so dass sie dem Beobachter ein mangelhaftes Bild des Ausfalles an Functionen boten. Dadurch ist naturgemäss der Werth jener Versuche erheblich beeinträchtigt worden. Nur Ward hat seine Thiere genügende Zeit (Wochen und Monate) am Leben erhalten, doch zerstörte er die Nerventheile, ohne sie zu sehen, von aussen her. Diese Methode ist nach meinen Erfahrungen nicht zweckmässig, weil man niemals sicher weiss, was man zerstört hat; eine Reihe von Versuchen neben einander stellt, die nicht vergleichbar sind und etwaige Vergleichsmöglichkeiten erst durch die nachfolgende Necropsie bekommt.

Ich halte es durchaus für nöthig, dass man während des Operirens genau sieht, was man thut, resp. genau den Theil verletzt oder abträgt, den man eben treffen will.

Und wie bei den Wirbelthieren, müssen wir im Allgemeinen auch für die Wirbellosen verlangen, dass die operirten Thiere möglichst lange am Leben erhalten werden, wodurch allein eine Gewähr dafür geboten ist, dass alle wirklichen Ausfallerscheinungen zur Beobachtung kommen, während die Functionen sich wieder herstellen, die nur als mittelbare Folge der Operation ausgefallen waren. So selbstverständlich eine solche Voraussetzung ist, so kann doch nicht eindringlich genug darauf hingewiesen werden.

Dieses Ziel kann bei den Krebsen so gut erreicht werden, wie wir es bei den Wirbelthieren erreicht haben, wenn man den folgenden Weg einschlägt. Um das Oberschlundganglion des Krebses abzutragen, bindet man zunächst mit einfachem Faden die Scheerenarme zusammen, um sie unschädlich zu machen. Darauf wickelt man den ganzen Krebs in ein leinenes Tuch und lässt nur den Kopf frei, damit man während der Thätigkeit nicht durch die Bewegungen der Extremitäten und des Schwanzes belästigt wird. Mit einer festen Pincette hebt man die beiden inneren Antennen an ihrer Wurzel aus der Vertiefung des Panzers, in welche sie eingefügt sind. Eine kleine Knochenzange dient dazu, um die eine Grube zu durchbrechen und nunmehr das Panzerstück, welches zwischen den beiden Gruben liegt, herauszuheben. Das ausfliessende Blut tupft man mit kleinen Schwämmchen auf und späht scharf nach dem Ganglion, das an seiner weisslichgrauen Farbe erkennbar durch Schnitte einer kleinen Scheere aus seiner Umgebung herausgehoben und entfernt werden kann. Hierbei sieht man lebhafte Bewegungen der Augen und äusseren Antennen, während man zugleich heftige Bewegungen der Extremitäten und des Schwanzes fühlt. Nachdem man so weit gekommen ist, implantirt man das herausgehobene Panzerstückchen wieder an seine Stelle und tropft auf die Wunde warme Gelatine, deren Festwerden man noch kurze Zeit abwartet.

Auf diese Weise ist die Wunde vollkommen verschlossen und man bringt den Krebs nunmehr in seinen Wasserbehälter zurück, ohne ihn vorläufig schon zu prüfen. Man wartet am besten bis zum nächsten Tage, obgleich man auch schon nach einer Stunde seine Neugierde befriedigen kann, ohne den Operirten zu schädigen.

Ich halte es für wesentlich, dass man die Krebse in kühlem Wasser hat und dieses in Circulation erhält, was auf verschiedene Weise zum Theil mit sehr einfachen Mitteln geschehen kann.

So operirte Krebse habe ich sechs Wochen lang beobachtet, worauf

die Beobachtung abgebrochen wurde, da die Erscheinungen schon seit Wochen ganz stabil geblieben waren. Diese Krebse noch viel längere Zeit am Leben zu erhalten, hat gar keine Schwierigkeiten.

Bei einiger Uebung hat man bei dieser Operation nur sehr wenige Verluste.

Hat man auf diese Weise das Dorsalganglion entfernt, so zeigt sich, dass nunmehr die äusseren Antennen (jedenfalls auch die inneren, die aber während der Operation entfernt werden mussten) und die Augenstiele gelähmt sind. Die wesentlichste Erscheinung ist aber folgende: Die Locomotion ist definitiv vernichtet, obgleich sämmtliche Extremitäten ungelähmt sind. Die letzteren, insbesondere die vier Gehfusspaare, sind sogar in fortwährender Bewegung begriffen, und auch das vorderste Extremitätenpaar, die Scheeren, machen Bewegungen, aber alle Bewegung geschieht ohne Coordination und eine Ortsbewegung erfolgt in keinem Falle.

Hierbei ist zu bemerken, dass der Krebs, wie alle seine nächsten Verwandten (Hummer u. s. w.), eine doppelte Form der Ortsbewegung zeigt, nämlich die Kriech- und die Schwimmbewegung. Die erstere ist eine einfache Locomotion mit Hülfe der vier Gehfusspaare, die als Hebel durch abwechselnde Verwendung in coordinirter Thätigkeit den Körper nach vorwärts schieben. Die Scheeren und der Schwanz sind bei dieser Form der Ortsbewegung nicht nennenswerth betheiligt. Die Schwimmbewegung geschieht im Gegentheil durch ausschliessliche Benutzung des Schwanzes, der kräftige rhythmische Contractionen macht, wodurch der Körper des Thieres in Stössen nach rückwärts geschleudert wird. Obgleich die Extremitäten hierbei mechanisch unbetheiligt zu sein scheinen, so sieht man doch, worauf für gewöhnlich gar nicht geachtet wird, wie die Extremitäten bei den Schwimmbewegungen sämmtlich flach und parallel nach vorn an den Leib gelegt werden, um sich von demselben wieder abzuheben, sobald die Schwimmbewegung aufgehört hat. Am deutlichsten sieht man diese neue Lage der Extremitäten an dem längsten, dem ersten Extremitätenpaare, den Scheeren. Auf diese Weise bekommt der ganze Krebs die Form eines Pfeiles, und die Erscheinung erfüllt zweifellos den mechanischen Effect, den Widerstand, den das Wasser der Bewegung bietet, möglichst zu verkleinern.

Man ersieht hieraus, dass die Schwimmbewegung des Krebses eine coordinirte Thätigkeit des Schwanzes und der Extremitäten verlangt, die ihrerseits wieder auf einen complicirten inneren Mechanismus hinweist.

Ist das dorsale Schlundganglion abgetragen, so ist auch diese zweite Form der Ortsbewegung, die Schwimmbewegung, definitiv vernichtet. Reizt man den Schwanz mechanisch, durch Druck zum Bei-

spiel, namentlich wenn man den Reiz auf der Bauchseite anbringt, so kommt es zu einer einmaligen langsamen Krümmung desselben, die allmälig wieder nachlässt, aber niemals zu wiederholten rhythmischen Contractionen, wie beim normalen Krebse, wo sie die Vorbedingung für die Schwimmbewegung bilden. Obgleich der Schwanz also nicht gelähmt ist, so erzeugt doch eine Reizung desselben jetzt einen anderen Effect, als bei Anwesenheit des Dorsalganglions.

Dass die Extremitäten nicht gelähmt sind, ist oben schon bemerkt worden. Wie wenig davon die Rede sein kann, sieht man am besten an den Scheeren, wenn man irgend einen festen Gegenstand zwischen ihre Arme klemmt; derselbe wird in gleicher Weise festgehalten, wie vor der Operation, und ich würde der Scheere des Operirten meinen Finger so wenig anvertrauen, wie dem normalen Thiere.

Ebenso unversehrt ist der ganze Kiefer- und Kiemenapparat, welche beide man vielfach in Thätigkeit sieht, auch ohne dass man sie reizt.

Es ist unter diesen Umständen wohl selbstverständlich, dass die mechanische Reizung irgend eines rückwärts vom Kopfe gelegenen Punktes der Körperoberfläche mit lebhafter Bewegung der Körperanhänge (Extremitäten) beantwortet wird, mit Ausnahme der gelähmten Kopfanhänge. Bemerkenswerth ist hierbei die öfter beobachtete ausserordentlich hohe Erregbarkeit des Schwanzes, der sich auf leichte Berührungen schon krümmt.

Bevor wir in der Schilderung fortschreiten, muss ich auf eine mögliche Fehlerquelle der Beobachtung aufmerksam machen.

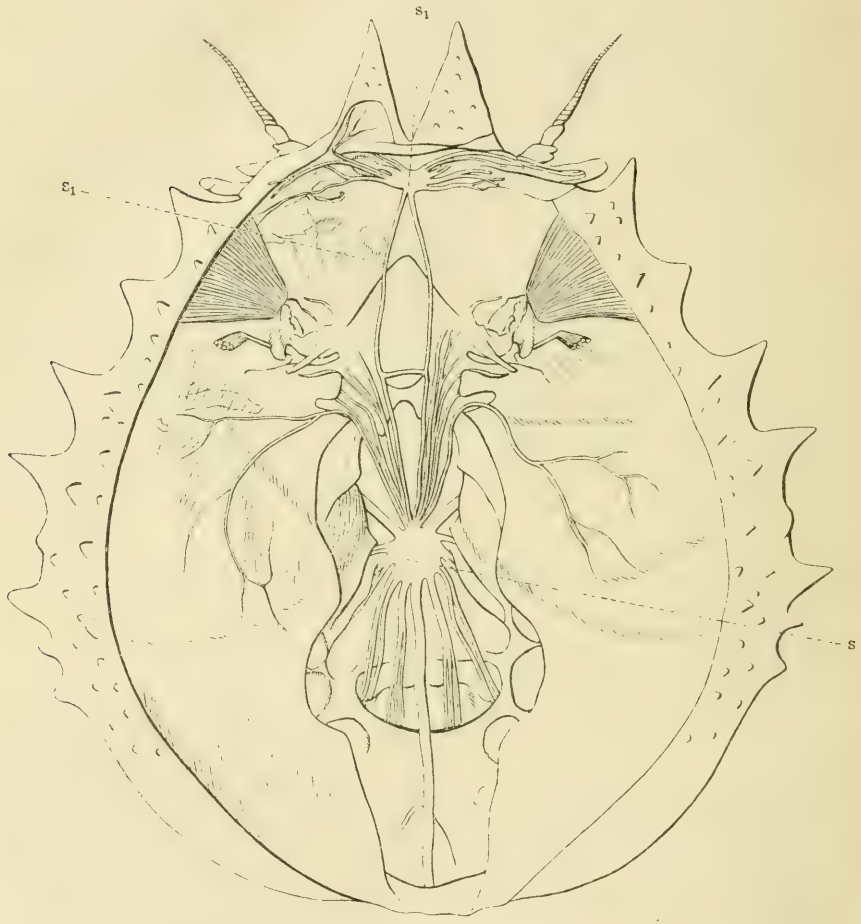
Wie schon eben bemerkt, werden die Beine unseres operirten Krebses vielfach regellos hin und her bewegt. Hierbei kann es vorkommen, dass einmal die sämmtlichen Beine der einen Seite zugleich in ihren Gelenken gestreckt werden, wodurch die betreffende Seite hoch erhoben und der ganze Krebs eventuell nach der Seite, also vom Platze gehebelt werden kann. Oefter auch kippt er auf den Rücken um und bleibt in dieser Lage hülflos liegen. Man begreift, dass unerfahrene Beobachtung glauben könnte, vor einer Locomotion zu stehen, während dieselbe nach jener Operation für immer vernichtet ist.

Legt man den Krebs auf den Rücken, so sieht man die Extremitäten in lebhafter Bewegung, welche durch Berührung resp. Reizung noch verstärkt wird, aber in die Normallage, die Bauchlage, zurückzukehren, ist unser Krebs nicht im Stande.

Wenn ich meinen unversehrten Krebsen feine Streifen von Schinken in ihren Behälter warf, so konnte ich direct beobachten, wie sie auf dieselben zugingen, davon einen Streifen mit dem vorderen Gehfusse

fassten und nach der Mundöffnung stopften, wo sofort eine lebhafte Thätigkeit des Kieferapparates begann, die allmälig den Schinkenstreifen nach der Magenhöhle hin verschwinden machte. Da der operirte Krebs den Schinkenstreifen nicht holen kann, so legte ich denselben un-

Fig. 5.



Nervensystem des Taschenkrebses (*Maja verrucosa*).
sp Cerebralganglion, *s* Brustganglion, s_1 Dorsoventralcommissur.

mittelbar unter die Mundöffnung, wo er in der Regel liegen blieb. Ich habe niemals gesehen, dass ein solcher Streifen regelrecht erfasst und zum Munde geführt wurde. Man macht diesen ganzen Versuch auch besser in folgender Weise: Der Krebs wird auf dem Tische auf den Rücken gelegt und mit einer Pincette bringt man den Schinken-

streifen zwischen die Kieferfüsse; sogleich beginnt eine lebhafte Thätigkeit des ganzen Kieferapparates, und selbst das vorderste Gehfusspaar betheiligt sich hierbei, indem es den Streifen mit mehr oder weniger Geschick nachzuschieben sucht. Nach kurzer Zeit aber gelangt der Streifen wieder nach oben und fällt aus den Kiefern heraus — ausnahmslos, d. h. der Greif- und Kauapparat tritt jedesmal, wenn er durch eingeführte Stückchen angeregt wird, in Thätigkeit, aber eine wirkliche Weiterbeförderung nach dem Magen, also eine Ernährung ist auf diese Weise unmöglich. Soll der Schinkenstreifen dem Thiere wirklich zu Gute kommen, so muss derselbe mit der Pincette durch die Kiefer hindurch in die Tiefe versenkt werden, von wo er nicht mehr wiederkehrt.

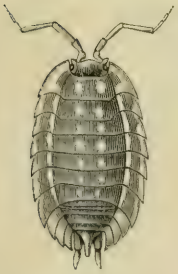
Die Beobachtungen erstreckten sich über sechs Wochen.

Beim Taschenkrebse (*Carcinus maenas*, *Maja verrucosa*, s. Fig. 5), wo die Abtragung des Dorsalganglions genau in der nämlichen Weise ausgeführt wird, wie beim Flusskrebse, sind die Folgen die gleichen: Die Locomotion ist definitiv aufgehoben, die Extremitäten sind sämmtlich in lebhafter Bewegung begriffen, also ungelähmt. Mechanische Reizung der Extremitäten vermehrt ihre Bewegungen, die sich aber niemals mehr zu einer Locomotion coordiniren. Auf den Rücken gelegt sind sie nicht im Stande, die Bauchlage wieder einzunehmen, obgleich die Extremitäten sich lebhaft bewegen.

So operirte Thiere sind zwei bis drei Wochen beobachtet worden, ohne dass die beschriebenen Erscheinungen sich verändert hätten.

Die Durchschneidung der beiden Dorsoventralcommissuren musste für den Krebs und die Krabbe natürlich dieselben Folgen haben, wie die Abtragung des Dorsalganglions selbst, nur mit dem einen Unterschiede, dass die Augen und die Antennen ungelähmt waren und sich zeitweise bewegten, aber niemals auf Reizung des Leibes, d. h. aller der Körpertheile, welche unterhalb des Dorsalganglions liegen — wie ja selbstverständlich ist, da die Verbindung zwischen dem Kopfe und dem Rumpfe unterbrochen ist.

Fig. 6.



Mauerassel (*Oniscus murarius*).

Für die Durchschneidung der Commissuren ist die Methode des Operirens genau die gleiche, wie für die Abtragung des Ganglions, nur hat man die Wunde im Thorax etwas nach unten zu erweitern und genau zu beobachten, wo die Commissuren das Dorsalganglion verlassen, weil man sie nur auf diese Weise mit Sicherheit auffinden kann, da sie sich, selbst grau, von ihrer grauen Umgebung nicht hinreichend abheben.

Sehr überraschend ist das Resultat der Abtragung des Dorsalganglions bei den Isopoden.

Zur Untersuchung kamen die gewöhnlichen Mauerasseln (*Oniscus murarius*), wie eine solche in der Fig. 6 (a. v. S.) dargestellt ist. Die Abtragung des Dorsalganglions geschieht in der einfachsten und zweckmässigsten Weise so, dass man den Kopf abträgt: Ein so geköpftes Thier setzt, im Gegensatz zu den oben geschilderten Krebsen, seine Ortsbewegung fort, wie im normalen Zustande.

§. 4.

Analyse der Versuche.

Da, wie die Versuche gezeigt haben, nach Abtragung des dorsalen Schlundganglions jedwede Locomotion (sowohl Kriech- wie Schwimmbewegung) definitiv aufgehoben ist, so folgt daraus unmittelbar, dass in jenem Ganglion das allgemeine Bewegungscentrum für Krebse und Krabben enthalten ist. Es folgt aber weiter aus der Beobachtung der Gliedmaassen, die nicht gelähmt sind, dass dieselben ihr erstes oder primäres Centrum in den correspondirenden Ganglien der Bauchkette oder in dem Brustganglion (Krabben) haben, welches die Ganglienkette vertritt; d. h. die Verhältnisse sind demnach hier dieselben, wie bei den Wirbelthieren, wo die Skelettmuskeln ihr primäres Centrum im Rückenmarke finden. In beiden Thiergruppen werden Lähmungen der Körpermuskeln nur dann auftreten können, wenn man Rückenmark oder Elemente der Bauchkette selbst zerstört. Doch tritt bei unseren Wirbellosen dieses Verhältniss viel klarer zu Tage, wo die Träger der centralen Function, die Ganglien, deutlich von den Leitungsbahnen, den Commissuren, geschieden sind.

Die Abtragung des dorsalen Schlundganglions zerstört, indem es die Ortsbewegung aufhebt, die Beweglichkeit des Thieres als eines einheitlichen Organismus, aber es beeinträchtigt niemals die isolirte Thätigkeit der einzelnen Gliedmaassen, die zwar willkürlich nicht mehr bewegt werden können, aber auf dem Wege des einfachen Reflexes in Bewegung gerathen.

Wenn der Krebs nach Abtragung seines Cerebralganglions aus der ihm aufgezwungenen Rückenlage nicht mehr in seine natürliche Bauchlage zurückzukehren vermag, so kann ihm entweder das Gefühl für das Gleichgewicht der Lage verloren gegangen sein oder aber seine natürlichen mechanischen Mittel sind nunmehr unzureichend geworden (in Folge einer mangelhaften Coordination derselben). Dass die Empfindung für das Gleichgewicht der Lage nicht verloren gegangen ist, ersieht man daraus, dass die Bewegungen des auf den Rücken

gelegten Thieres ausnahmslos und sofort sehr viel lebhafter werden; auch bemerkt man zweifellos das Bestreben zur Rückkehr in die Normallage an einzelnen Stellungen der Beine, aber die Art und Weise, wie die Bewegungen der Extremitäten geleitet werden, zeugt von einer schweren Schädigung der Coordination: Die Extremitäten bewegen sich ziellos nach allen Richtungen, während das unversehrte Thier zielbewusst sich mit seinen Extremitäten gegen die Unterlage stemmt und auf diese Weise aus der Rückenlage befreit wird.

Nebenbei möchte ich bemerken, dass die Rückkehr aus der Rücken- in die Bauchlage schon für den normalen Krebs eine schwierige Aufgabe ist, die er im Wasser sehr gern dadurch umgeht, dass er zu Schwimmbewegungen übergeht, während welcher die Rückkehr in die Bauchlage sich viel leichter vollzieht.

Abweichend von den bisher untersuchten Crustaceen verhalten sich die Isopoden insofern, als sie nach Abtragung des Dorsalganglions ihre Locomotion fortsetzen und dadurch es fraglich erscheinen lassen, ob sie im Dorsalganglion ein allgemeines Bewegungscentrum besitzen.

Wenn sich diese Gruppe thatsächlich nach Abtragung jenes Ganglions anders verhält, als die Fluss- und Taschenkrebse, so ist damit noch nicht bewiesen, dass ihnen das allgemeine Bewegungscentrum fehlt; eine Frage, die wir später durch andere Versuche zur Entscheidung bringen werden.

Was den Vorgang der Nahrungsaufnahme bei den Thieren ohne Dorsalganglion anbetrifft, so ist zunächst gewiss, dass eine spontane Nahrungsaufnahme ausgeschlossen ist. Wenn die Nahrung, welche man zwischen die Kiefer schiebt, zunächst erfasst und in der normalen Richtung vorgeschoben wird, um aber bald wieder zurückzukehren, so handelt es sich wohl um eine Störung in der Coordination der nothwendigen Bewegungen. Ob es sich hierbei um ungenügende Schluckbewegungen handelt, vermag ich nicht zu entscheiden. Erst wenn man die Nahrung über diese schwierige Stelle hinweggebracht hat, wird sie behalten.

Der Vorgang gleicht dem bei den Wirbelthieren.

Zweites Capitel.

Die Insecten.

Die Untersuchung dieser Abtheilung wird hauptsächlich ausgeführt an der Schabe (*Blatta orientalis*) und dem Goldkäfer (*Carabus auratus*),

deren Abbildungen in natürlicher Grösse ich zur Orientirung für den Leser hier nebenbei habe aufnehmen lassen (Fig. 7 a, 7 b, 8), ebenso wie weiterhin das Nervensystem des letzteren.

Neben diesen Insecten wurden zur Untersuchung herangezogen der Todtenkäfer (*Blaps mortisaga*), der Rosskäfer (*Geotrupes vernalis*)

Fig. 7 a. Fig. 7 b. Fig. 8.

♂ ♀

Küchenschabe (*Blatta orientalis*). Goldkäfer (*Carabus auratus*).

und manche andere, die mir der Zufall in den Weg führte. Von den Fliegen die Stubenfliege (*Musca domestica*), die Wespe (*Vespa vulgaris*), die Heuschrecke (*Locusta viridissima*), und von den Schmetterlingen die Weisslinge (*Pieris brassicae*) und der Schwalbenschwanz (*Papilio Machaon*).

§. 1.

Anatomische Bemerkungen.

In Fig. 9 (a. f. S.) sehen wir das Nervensystem von *Carabus*, entsprechend vergrössert, dargestellt.

Das Cerebralganglion der Insecten ist im Allgemeinen grösser und entwickelter, als bei den übrigen Articulaten, sowohl absolut als im Vergleich zu den übrigen Ganglien und zu ihrer Körpergrösse, wie wir es auch hier an dem Typus sehen können.

Von dem Dorsalganglion gehen aus der Sehnerv, der Nerv für die Antennen und Nerven für die Oberlippe. Das Unterschlundganglion ist sehr klein, liegt direct unter dem oberen und daher stets noch im Kopfe. Dasselbe versorgt die Mundorgane, wie Mandibeln u. s. w. An dasselbe schliessen sich an drei grössere Ganglien für den Pro-, Meso- und Metathorax, sowie acht oft sieben kleine Ganglien für den Hinterleib (Abdomen), bei denen eine Zusammenziehung in der Weise stattfinden kann, dass mit Ausnahme des Unterschlundganglions die ganze

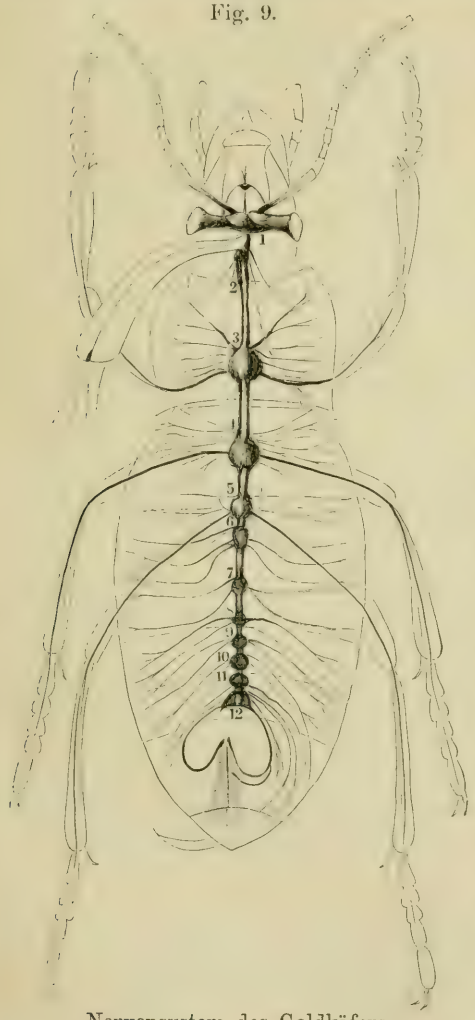
Bauchkette auf wenige Ganglien zusammenschmilzt, wie bei der Stubenfliege im Allgemeinen oben bemerkt worden ist (vgl. Fig. 2).

§. 2.

Die Versuche.

Man nimmt den Käfer in die linke Hand und fixirt sicher den Kopf. Wenn man mit einem spitzen Messerchen das Stück der Chitindecke des Kopfes gerade zwischen den Augen abhebt, so trifft man auf das Hirnganglion, welches man mit einer spitzen Scheere herausschneidet oder mit glühender Nadel zerstört.

Fig. 9.



Nervensystem des Goldkäfers.
1 Cerebralganglion, 2 Unterschlundganglion, 3...12 Ganglien der Bauchkette.

Setzt man den Käfer wieder auf den Tisch, so macht er ganz regelmässige Locomotionen, wie im normalen Zustande. Dass er überall anstösst und seine Antennen nicht mehr zur Orientirung benutzt, ist nach den anatomischen Vorbemerkungen selbstverständlich. Uns interessirt vorwiegend die Thatsache vollkommen regelmässiger Ortsbewegung auch nach Abtragung des Cerebralganglions. Da es eine alte Erfahrung ist, dass Insecten ohne Kopf laufen können, das Unterschlundganglion also für die Locomotion ohne Bedeutung ist, so erscheint es mir einfacher, sich von der fortbestehenden Ortsbewegung trotz Zerstörung des Cerebralganglions in der Weise zu überzeugen, dass man den Käfer durch einen Scheerenschnitt, welchen man hinter die Augen legt, köpft. Diese

Methode sieht zwar etwas roh aus, aber worauf Alles bei einer Methode ankommt, sie ist sehr zweckentsprechend und schont die Beweglichkeit des Thieres weit mehr, als es bei dem ersten Verfahren möglich ist. Dieses Letztere ist um so gerechtfertigter, als es uns auf längere Erhaltung des Operirten gar nicht ankommt. Der geköpfte Käfer läuft ganz lebhaft, und das ist uns vollkommen genügend, da hiermit die wesentliche Frage vorläufig beantwortet ist.

Die Köpfung hindert die Stubenfliege ebenso wenig an ganz regelmässiger Ortsbewegung; auch vermag sie noch zu fliegen, aber doch nur in der Weise, dass sie z. B. von der Hand oder der Tischplatte in regelmässigem Fluge auf den Boden gelangt. Dagegen wieder den Weg zurück vom Boden auf den Tisch habe ich sie nicht machen sehen; sie erhebt sich nur sehr wenig und für kurze Zeit vom Boden. Ebenso verhält es sich mit den Schmetterlingen, von denen ich einige zwei bis drei Tage ohne Kopf lebend erhalten habe. Dieselben können ihre Beine zum Kriechen sehr gut benutzen, aber die Flügel etwas mangelhaft, ähnlich wie eben bei der Stubenfliege geschildert. Dieselben Beobachtungen wiederholen sich für die geköpfte Wespe und die Heuschrecke.

Während also überall nach Abtragung des Dorsalganglions die Locomotion mit Hülfe der Füsse tadellos erhalten ist, scheint das Flugvermögen, wenn es auch da ist, etwas reducirt zu sein. Hierbei ist indess nicht zu übersehen, dass die Verhältnisse nach der Operation für die Thiere recht ungünstige sind: man kann nicht widerlegen, dass unter günstigen allgemeinen Restitutionsbedingungen ein vollkommener Flug sich einstellen könnte.

Das Alles erscheint hier ohne Belang gegenüber der Thatsache, dass das Flugvermögen nach Abtragung des Dorsalganglions nicht vernichtet, sondern thatsächlich doch noch vorhanden ist.

Legt man einen geköpften Käfer (*Carabus auratus*) auf den Rücken, so kehrt er rasch in die normale Bauchlage zurück; dasselbe Verhalten zeigt *Blatta*.

Von anderen Insecten waren unter den Käfern noch geprüft worden *Geotrupes vernalis* (Rosskäfer) und *Blaps mortisaga* (Todtenkäfer), welche nach Abtragung des Kopfes regelmässig ihre Spaziergänge fortsetzen.

Es ist endlich von Interesse, dass auch die Raupen, zunächst jene des Weisslings, nach Abtragung des Kopfsegmentes regelmässige Ortsbewegungen ausführen.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Haben unsere Insecten ein allgemeines Bewegungscentrum?

Da wir gesehen haben, dass nach Abtragung des dorsalen Schlundganglions, also auch ohne dasselbe, die Ortsbewegung erhalten ist, so würde daraus direct die obige Frage zu verneinen sein. Indess mussten wir schon früher beim Haifische dieselbe Erfahrung machen, dass trotz der Abtragung des Gehirns und erhaltener Ortsbewegung doch ein allgemeines Bewegungscentrum vorhanden war, welches sich erst durch weitere Prüfung offenbarte. Wir wollen deshalb auch hier unser Urtheil einer späteren Untersuchung vorbehalten.

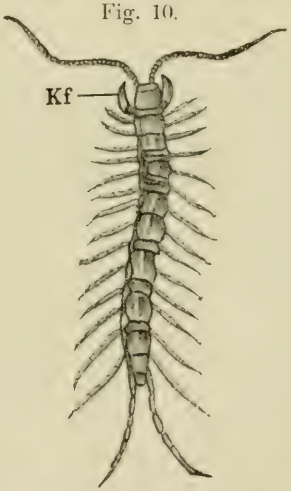
Drittes Capitel.

Die Myriopoden.

Diese Gruppe ist an Arten arm; ihre Individuen sind sehr klein und sie selbst dem vivisectorischen Eingriffe gegenüber wenig resistent. Trotzdem ist es gelungen, auch hier zu ganz sicheren Resultaten zu gelangen. Untersucht wurden *Geophilus*, *Lithobius forficatus* und *Julus terrestris*, von denen die beiden letzteren in den Figuren 10 und 11 dargestellt sind.

Da die hiesigen *Julus* sehr klein sind, so sandte mir mein Freund Professor B. Grassi in Rom, seiner Zeit in Catania, in dankenswerther Weise eine reiche Sendung von den viel grösseren dortigen *Julus*, die mich über alle technischen Schwierigkeiten hinwegbrachten.

Fig. 10.



Lithobius forficatus. *Kf* Kieferfuss.

Fig. 11.

Julus terrestris.

§. 1.

Anatomische Bemerkungen.

Neben dem Dorsalganglion ist eine Bauchkette vorhanden, welche sehr lang gestreckt ist, indem in jedem der zahlreichen Segmente, aus denen der Körper dieser Thiere besteht, ein Ganglion enthalten ist, also bei *Lithobius* etwa 16, bei *Julus* sogar etwa 55 Ganglien.

§. 2.

Die Versuche.

Während *Lithobius* und *Geophilus* die rasche und leichte Gangart schnell laufender Käfer haben, zeigt *Julus* die vornehm ruhige Bewegung der Raupen.

Die Entfernung des Dorsalganglions geschah bei allen drei Thieren durch Abtragung des Kopfsegmentes, welches deutlich gegen den übrigen Körper abgegrenzt ist.

In allen drei Fällen wird die Ortsbewegung durch die Entfernung des Kopfsegmentes nicht unterbrochen [1]).

§. 3.

Analyse der Versuche.

Indem die Thiere nach Abtragung des Kopfes locomobil bleiben, lassen sie uns damit im Zweifel über den Besitz eines allgemeinen Bewegungscentrums; ein Zustand der Unsicherheit, welcher erst später gelöst werden kann [2]).

Viertes Capitel.

Die Anneliden.

Obgleich die Gruppe der einheimischen Anneliden zahlreiche Arten umfasst, so sind doch nur wenige derselben für den physiologischen

---

[1]) Nicht unerwähnt will ich lassen, dass meine Hände bei dem wiederholten Anfassen der *Julus* deutlich nach Blausäure rochen. In der That besitzen diese Thiere, wie um die nämliche Zeit von anderer Seite mitgetheilt wurde (M. Weber, Ueber eine Cyanwasserstoff bereitende Drüse. Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 21), in ihrer Haut Drüschen, welche jene Substanz absondern.

[2]) Von den Arachniden weiss ich nichts zu berichten, da unsere Hausspinnen die Operation niemals überlebt haben. Vielleicht sind grosse exotische Spinnen resistenter, doch standen mir keine solche zu Gebote.

Steiner, Centralnervensystem. III.

Verlag von Friedr. Vieweg & Sohn in Braunschweig.

1. Nephthys scolopendroides. — 2. Cerebratulus marginatus. — 3. Planaria neapolitana, Stylochus pilidium (Lang).

Versuch zu verwenden. Vollkommen durchführbar ist das geplante Experiment nur beim Blutegel (*Hirudo medicinalis*), welcher uns demnach als Typus dienen wird (siehe Fig. 12). Daneben wurde auch der Regenwurm geprüft.

Die Untersuchung gewann eine breitere Basis, als ich die zahlreichen Arten von Meeranneliden in Neapel untersuchen konnte: es waren dies *Ophelia*, *Eunice*, *Diopatra neapolitana* und *Nephthys scolopendroides*; letztere ist auf der Tafel als Fig. 1 in natürlicher Farbe und Grösse dargestellt.

§. 1.

Anatomische Bemerkungen.

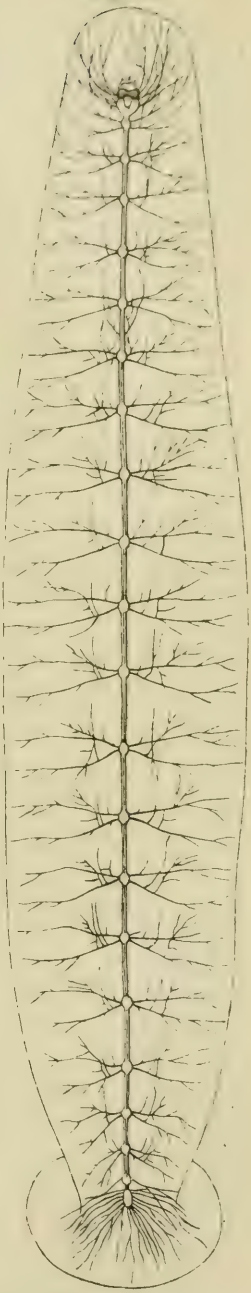
Das Centralnervensystem der Anneliden gleicht im Allgemeinen jenem der Articulaten, insofern auch hier ein Dorsalganglion und eine Bauchganglienkette vorhanden ist. Doch unterscheidet es sich von jenem dadurch, dass bei der reichen Segmentirung des Leibes der Anneliden die Anzahl der Bauchganglien eine sehr zahlreiche ist, worin sie den Myriopoden am nächsten stehen.

Als typisch mag das Nervensystem des Blutegels hier aufgeführt werden, welches ein ansehnliches Dorsalganglion besitzt (siehe Fig. 13), das durch kurze Commissuren mit dem unteren Schlundganglion in Verbindung steht (Schlundring). Darauf folgen 23 sehr kleine, den einzelnen Segmenten entsprechende Ganglienpaare der Bauchkette, welche in der Mitte zusammenfliessen, und endlich ein grösseres

Fig. 12.

Blutegel (*Hirudo medicin.*).

Fig. 13.



Nervensystem des Blutegels.

End- oder Schwanzganglion, welches mehrere kleine Ganglien in sich zu vereinigen scheint.

Die vom Dorsalganglion austretenden Nerven versorgen die Sinnesorgane (eine grössere Anzahl von einfachen Augen, sowie etwa 60 becherförmige Organe, welche wahrscheinlich der Geschmacksempfindung dienen); ferner die Muskeln und die Haut der Kopfscheibe; die Nerven der Bauchkette vertheilen sich auf die zugehörigen Segmente, die des Endganglions an der ventralen Saugscheibe (Claus).

Gleichen Bau zeigt das Nervensystem der Meeranneliden; beim Regenwurm ist das Dorsalganglion auffallend klein.

§. 2.

Die Versuche.

Die Abtragung des Dorsalganglions beim Blutegel hat seine grossen Schwierigkeiten, einmal wegen der Kleinheit des Objectes, noch mehr aber wegen des Widerstandes, welchen der Egel dem Experimente durch die energische Contraction seines Leibes entgegensetzt, wobei zugleich eine solche Verschiebung der Gewebe stattfindet, dass man das Ganglion nur schwer auffindet. Man überwindet diese Schwierigkeiten, wenn man zunächst das Kopfende mit einer starken Nadel feststeckt, mit einer zweiten Nadel das Hinterende fasst, damit den ganzen Leib so weit als möglich lang zieht und schliesslich das Hinterende ebenfalls befestigt. Mit einem scharfen Messerchen eröffnet man vorn am Kopfe den Muskelschlauch, sucht das Dorsalganglion und schneidet es heraus.

Zur Ausführung dieser Operation ist es nützlich, Vorübungen an eben getödteten Exemplaren anzustellen. Man macht den Versuch unter wenig Wasser, das eben den Egel bedeckt, und in den auf den zoologischen Laboratorien gebräuchlichen, mit Wachs ausgegossenen Schalen.

Der Erfolg der Abtragung des Dorsalganglions ist ein durchaus negativer: Der Blutegel macht, in ein grösseres Glasgefäss ins Wasser gesetzt, seine Ortsbewegungen, wenigstens so weit man beobachten kann, gerade wie im normalen Zustande. Zerschneidet man ihn nunmehr in zwei Theile, so macht auch das hintere Stück vollkommene Ortsbewegungen, die im Allgemeinen mit dem Kopfende vorangehen. Dasselbe wiederholt sich, wenn man ihn in drei oder mehrere Stücke zertheilt.

Dass man den Regenwurm in einzelne Theile zerschneiden kann, ohne dass dieselben, so lange sie nicht zu klein sind, die Fähigkeit der Ortsbewegung verlieren, ist allgemein bekannt. Ich möchte nur

hinzufügen, dass die Bewegung der einzelnen Theile auch hier mit dem Kopfende voran zu gehen pflegt.

Die oben genannten Meeranneliden bewegen sich nach Abtragung des Kopfes resp. des Dorsalganglions in gleicher Weise, wie bisher: Die Versuche sind interessanter, weil die Ortsbewegungen hier ausgiebiger und charakteristischer sind, als bei den einheimischen Anneliden (nebenbei möchte ich hier die wunderbare Regenerationskraft erwähnen, welche *Diopatra neapolitana* besitzt: der abgetragene Kopf regenerirt sich in kurzer Zeit, ebenso die ganze vordere Hälfte).

§. 3.

Analyse der Versuche.

Man würde diesen Versuchen durchaus gerecht werden, wenn man jedem Metamer der Anneliden ein eigenes Bewegungscentrum zusprechen und für das Dorsalganglion jede Herrschaft über diese Centren leugnen wollte. Da wir indess noch nicht alle uns zu Gebote stehenden Hülfsmittel zur Prüfung dieser Frage erschöpft haben, so müssen wir die Entscheidung hierüber vertagen bis zu dem Momente, wo diese Prüfung stattgefunden haben wird.

Fünftes Capitel.

Die unsegmentirten Würmer (Turbellarien und Nemertinen).

§. 1.

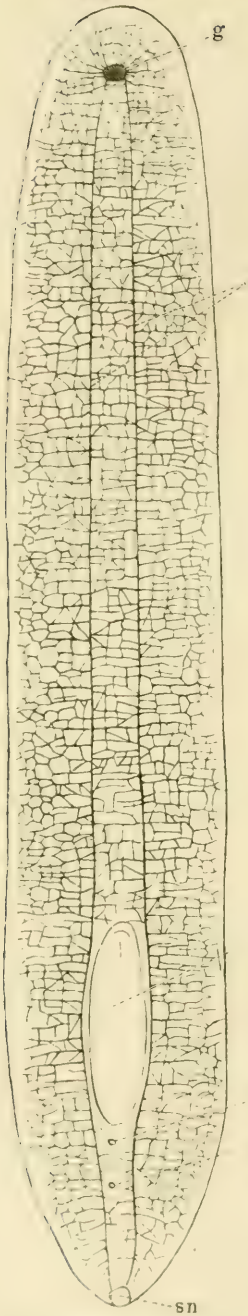
Anatomische Bemerkungen.

Unter den Nemertinen wählte ich *Cerebratulus marginatus*, von den Turbellarien eine Planarie, nämlich *Planaria neapolitana* (*Stylochus pilidium*), welche auf der Tafel in natürlicher Farbe und Grösse abgebildet sind (Fig. 2 und 3).

Ihr Nervensystem ist von grossem Interesse, weil es nur aus einem einzigen, am Vorderende des Thieres gelegenen Ganglienpaare besteht, von dem aus zwei lange Seitennerven den Körper entlang nach hinten ziehen.

Als Typus eines solchen Nervensystems mag hier das einer anderen Planarie, der *Cestoplana faraglionensis* aufgeführt werden, wo man bei *g* das besagte Ganglion und in *ln* die beiden Seitennerven sieht (Fig. 14). Die folgende Fig. 15 giebt jenes Ganglion mit den davon ausstrahlenden

Fig. 14.



Nervensystem von *Cestoplana fuaglionensis*.
g Gehirn, *ln* Längsnerven.

Nerven bei starker Vergrösserung wieder (es ist der Kopf einer weiteren Planarie, der *Planocera Graffii*).

§. 2.

Die Versuche.

Wir wenden uns zunächst zu den Nemertinen, und zwar zu der häufig vorkommenden Art *Cerebratulus marginatus*; die Exemplare pflegen etwa $^1/_2$ m lang zu sein.

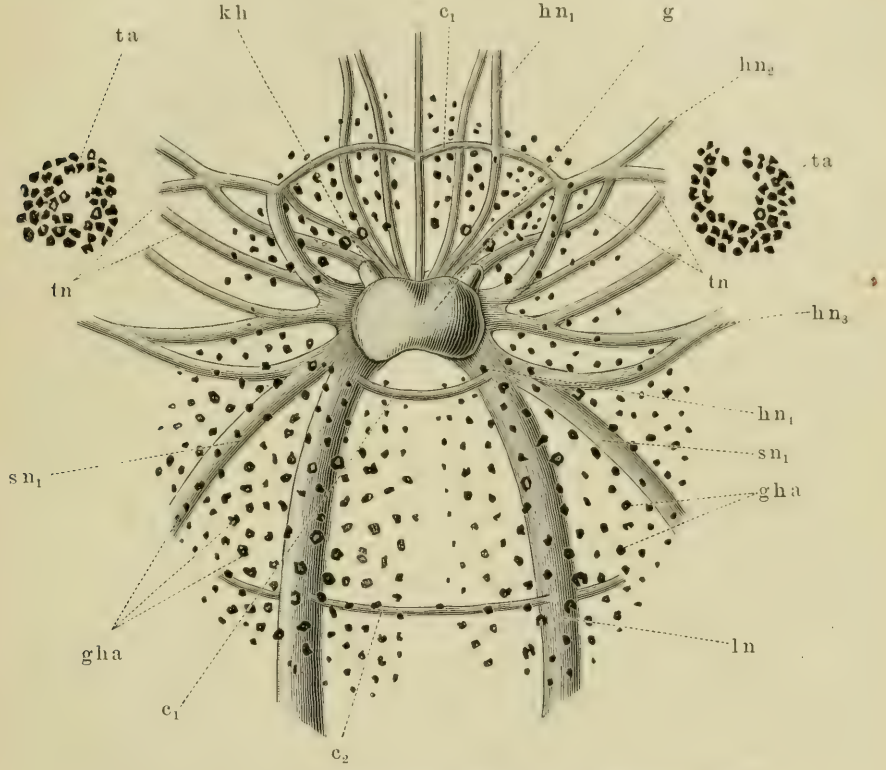
Von einer isolirten Abtragung des Ganglions habe ich aus technischen Gründen abgesehen; doch kann man es mit Sicherheit entfernen, wenn man den vordersten Theil des Kopfes in gewisser Ausdehnung abträgt. Die Grenze dieser Abtragung ist genau gegeben durch Augenflecken, welche äusserlich leicht erkennbar sind. Legt man den Schnitt reichlich hinter diese Augenflecken, so hat man zweifellos das Hirnganglion abgetragen, wie man deutlich aus Fig. 15 ersehen kann, wo die Verhältnisse ganz gleich liegen.

Der Erfolg dieses Versuches war der, dass die geköpfte Nemertine nach einiger Zeit der Erholung Locomotion machte, wie das unversehrte Thier. Man kann die Durchschneidungsstelle noch weiter nach hinten verlegen, ohne an dem Resultate etwas zu ändern. Erst wenn man das hinterste Drittel des Thieres erreicht, zeigt sich, dass dieses Schwanzstück keine Locomotion macht, sondern trotz aller Reize sich nur einringelt.

Die geköpfte Planarie macht nach einiger Erholung ebenfalls noch Ortsbewegungen, so dass die Verhältnisse hier die gleichen zu sein scheinen, wie bei den Nemertinen. Weitere Durchschneidungen wurden bei der Planarie wegen ihrer Kleinheit und weil dieselben kein weiteres Interesse boten, nicht gemacht.

Ich möchte endlich noch einer besonderen Beobachtung Erwähnung thun: Bei den wiederholten Durchschneidungen, die ich bei den Nemertinen *in specie* bei *Cerebratulus marginatus* zu machen hatte, kam es wiederholt vor, dass das Thier, wenn es angefasst wurde, irgendwo mitten in seiner Länge abbrach. Es scheint, dass es in der Organisation dieser Thiere so zu sagen natürliche Bruchstellen giebt,

Fig. 15.



Gehirn mit davon ausstrahlenden Nerven von *Planocera Graffii* (stärker vergrössert).

g Gehirnganglion, *ln* Längsnervenstämme, hn_1, hn_2, hn_3, hn_4 Hauptnervenstämme, c_1, c_2 Commissuren zwischen den Nervenstämmen, *gha* Gehirnhofaugen, *ta* Tentakelhofaugen, *tn* Tentakelnerven.

d. h. Stellen, welche beim Anfassen des Thieres leicht durchbrechen; vielleicht auch mit viel geringerer Schädigung, als wenn andere Stellen des Leibes getrennt werden.

Solche natürliche Bruchstellen scheinen nur zwei vorhanden zu sein, deren Lage ich indess nicht näher bestimmt habe.

Die ganze Erscheinung erinnert an das leichte Abbrechen des

Schwanzes der Eidechsen, wie jenes der Extremitäten der Crustaceen und der Arme von Seesternen (L. Frédéricq, W. Preyer).

Das hier vorgetragene Resultat über die Bewegungen des geköpften *Cerebratulus marginatus* scheint erheblich von jenem, das Loeb erhalten hat, abzuweichen. Soweit ich aus der Darstellung von Loeb ersehe, handelt es sich indess um zwei verschiedene Beobachtungen, die sehr wohl neben einander bestehen können: Loeb fragt nämlich, ob der geköpfte *Cerebratulus* sich noch in den Sand einbohrt, wie es das Kopfstück that, was verneint wird. In meinen Versuchen wird nur gefragt, ob das geköpfte Thier Locomotionen macht, was ich bejaht habe. Es kann demnach sehr wohl sein, dass diese beiden Beobachtungen neben einander zu Recht bestehen, wobei man zugleich leicht einsehen wird an der Hand meiner früheren und späteren Erläuterungen, dass das Kopfstück, da es im Besitz besonderer Sinnesnerven ist, höherer psychischer Leistungen fähig sein mag, als das derselben entbehrende Rumpfstück.

Zur Ergänzung meiner Versuche sei es gestattet, hier noch den Versuch von Loeb anzuführen, dass das geköpfte Thier stets wieder in die natürliche Bauchlage zurückkehrt, wenn man es auf den Rücken gelegt hat.

§. 3.

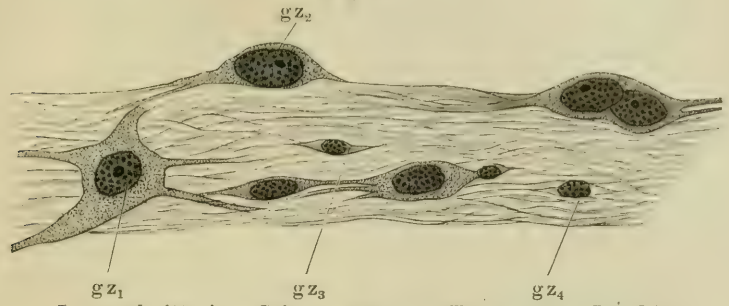
Analyse der Versuche.

Unter der Voraussetzung, dass rhythmische Bewegungen in der Thierwelt, selbst bei diesen tiefstehenden Organisationen, an das Vorhandensein von Ganglienzellen geknüpft sei, lehrt jener einfache Versuch, dass in der kopflosen Planarie und Nemertine Ganglienzellen vorhanden sein müssen, welche die Locomotion dieses Thieres vermitteln. In der That heisst es in neueren anatomischen Beschreibungen[1]): „Die Nervenstämme enthalten nicht nur Nervenfasern, sondern einen oberflächlichen Belag von Ganglienzellen, welche an den Abgangsstellen von Nervenästen ganglienähnliche Anschwellungen veranlassen können.“ Vom *Cerebratulus marginatus* schreibt Bürger auf S. 327 seines citirten Werkes: „Die Seitenstämme stellen ein Paar sehr starke, vom Ganglienzellenbelag begleitete Nerven dar, welche sich allmälig nach hinten verjüngen u. s. w.“, und auf der folgenden Seite heisst es: „Der Ganglienzellenbelag des Seitenstammes besteht nur aus Zellen des zweiten, dritten und vierten Zelltypus.“ Die Fig. 16 zeigt ein Stück des Seitennerven von *Thysanozoon Brochii* mit Ganglienzellen.

[1]) Lang, Die Polycladen des Golfs von Neapel 1884. Bürger, Die Nemertinen des Golfs von Neapel etc. 1895.

Unter diesen Umständen stehen, was die hier untersuchten Functionen betrifft, die unsegmentirten Würmer durchaus auf gleicher Stufe mit den Ringelwürmern, selbst zarte Queranastomosen können zwischen den beiden Seitennerven in regelmässigen Abständen auftreten, wodurch die Aehnlichkeit noch erhöht wird (s. Fig. 15).

Fig. 16.



Längsschnitt eines Seitennerven von *Thysanozoon Brochii*.
$gz_1 gz_2 gz_3 gz_4$ Ganglienzellen (Vergrösserung 700).

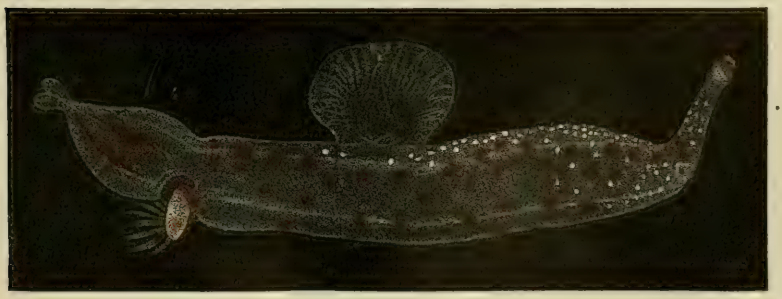
Das, was wir bei den unsegmentirten Würmern eigentlich gesucht haben, finden wir erst realisirt bei den Würmern vom Typus der Dystomeen, z. B. dem Leberegel (*Distoma hepaticum*). Einige Versuche, die ich hier machte, fielen entsprechend unserer Voraussetzung aus: Nach Entfernung des Hirnganglions verschwand jede Ortsbewegung.

Sechstes Capitel.

Die Mollusken.

Unter den einheimischen Mollusken sollten die hier häufigen und hinreichend grossen nackten Schnecken (*Arion*, *Limax ater*) dem Ex-

Fig. 17.



Pterotrachea mutica.

perimente gute Dienste leisten können. Indess ist das ein Irrthum, denn die kräftige Zusammenziehung des ganzen Körpers, wenn man denselben anschneidet, macht es unmöglich, das Nervensystem frei zu legen. Ich habe deshalb von vornherein auf Experimente an diesen Mollusken verzichtet und mich zu den viel handlicheren Seemollusken gewendet, von welchen mir die zoologische Station eine reiche Auswahl bot.

Fig. 18.

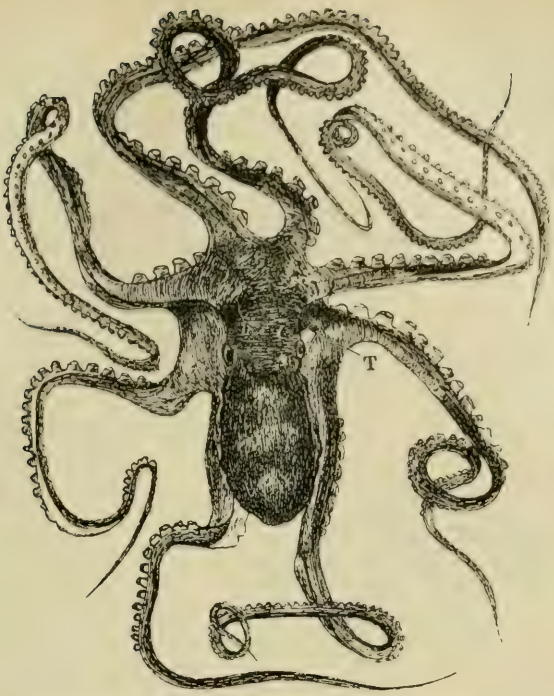
Cymbulia Peronii.

Es waren dies *Sepia officinalis* und *Octopus vulgaris*; ferner die reizenden pelagischen Formen von *Pterotrachaea mutica* und *coronata*, sowie *Cymbulia Peronii*, deren Abbildungen ich dem Leser vorlege. Später glückten auch Versuche an *Aplysia* und *Pleurobranchaea Meckelii*.

Das Bewegungsorgan der Mollusken ist im Allgemeinen ihr Fuss, der indess sehr verschiedene Formen annehmen kann: so z. B. bildet sich derselbe bei *Pterotrachaea* zu einer Flosse um, bei *Cymbulia* zu zwei symmetrisch gelegenen Schmetterlingsflügeln; bei *Octopus* und *Sepia* zu den mit Saugnäpfen bewaffneten Armen und zum Trichter, wie wir sie in der beistehenden Fig. 19 sehen.

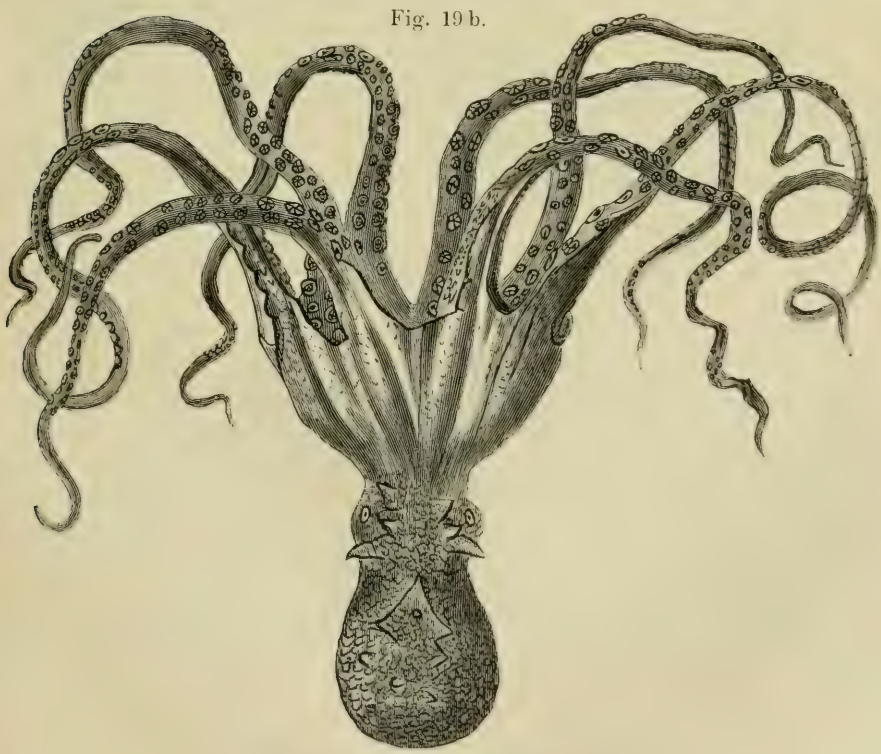
Neben der durch den Fuss oder seinen Aequivalenten erzeugten Bewegung können noch andere Vorrichtungen für die Locomotion des Thieres vorhanden sein, so dass ein solches Thier über zwei Formen von Ortsbewegung verfügt. So macht der Muskelschlauch, welcher den Leib der *Pterotrachaea* umgiebt, peristaltische Bewegungen, durch welche das Thier viel kräftiger und energischer fortbewegt wird, als durch seine Fussflosse. Die Octopoden kriechen auf ihren Fangarmen auf dem Boden und an festen Objecten umher, durchqueren aber kräftig und stossweise die Fluth, wenn sie periodische plötzliche Wasserentleerungen aus ihrem Athmungstrichter eintreten lassen.

Fig. 19 a.



Octopus vulgaris (kriechend). *T* Trichteröffnung.

Fig. 19 b.



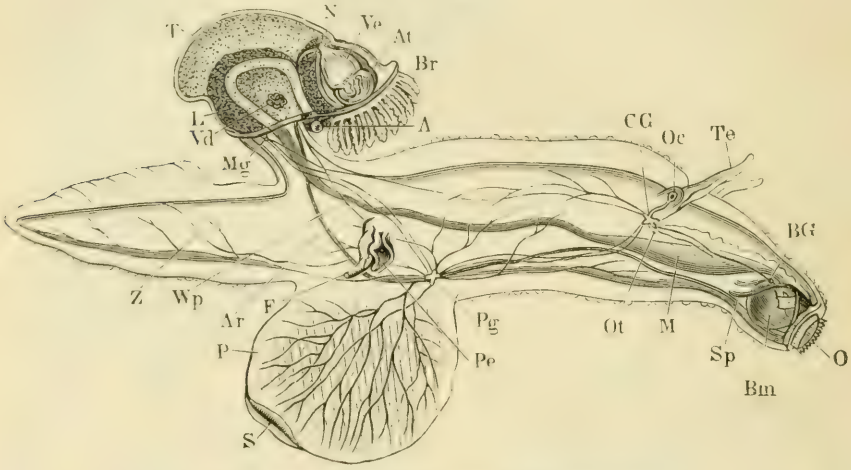
Octopus vulgaris (schwimmbereit).

§. 1.

Das Nervensystem der Mollusken.

Das Nervensystem der Mollusken besteht im Allgemeinen aus dem dorsalen Schlundganglion, und einem mit jenem verbundenen, unter dem Oesophagus gelegenen Ganglion, welches in der Regel zum Pedalganglion wird, weil es die Nerven für die Muskeln des Fusses abgiebt. Die Commissuren, durch welche die beiden Ganglien mit einander verbunden werden, sind kürzer oder länger, je nach der Entfernung, in welcher der Fuss vom Hirnganglion liegt. Dazu treten Visceral-, Pleural- und Parietalganglien, von denen wir vor der Hand absehen

Fig. 20.



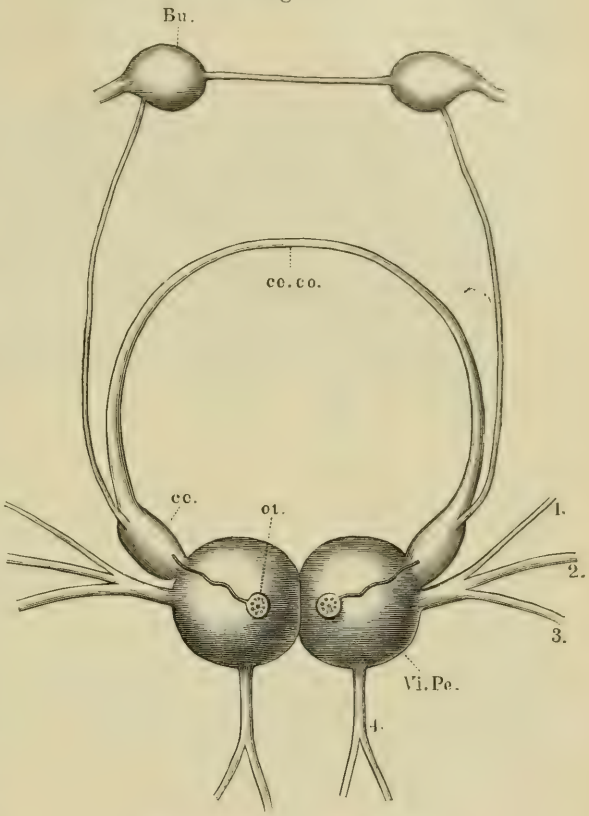
Nervensystem von *Carinaria mediterranea*.

CG Cerebralganglion, *Pg* Pedalganglion, *Oc* Augen, *Ot* Otocysten, *Te* Tentakel, *Br* Kiemen, *P* Fuss.

können. Das Nervensystem von *Pterotrachaea* gleicht dem von *Carinaria mediterranea*, das in Fig. 20 dargestellt ist. Das Dorsalganglion giebt ab Nerven für das Auge, für das Ohr etc.; die Commissuren, welche Dorsal- und Pedalganglien mit einander verbinden, sind so lang, als die Entfernung von Auge und Fuss (resp. Flosse) beträgt. Bei *Cymbulia* ist das Nervensystem das gleiche, nur fehlen ihr Augen; in Folge dessen ist das Dorsalganglion sehr verkümmert und weiterhin entlang der Commissur zu dem Pedalganglion herabgeglitten, dem es direct aufliegt. Der Theil des Nervensystems, welcher uns interessirt, besteht demnach eigentlich aus einer bogenförmigen, supraoesophagealen Commissur und einem Fussganglion (vergl. Fig. 21).

Bei *Octopus* und *Sepia* finden wir ebenfalls ein Dorsalganglion, von dem aus sichtbar nur die Nerven für die Buccalganglien ausgehen. Nach den Angaben der Zoologie entsendet dieses Ganglion auch die Nerven für Auge, Ohr und Geruchsorgan (vergl. Claus, Zoologie 1885, S. 553); direct zu sehen ist dieses Verhalten nicht. Wie es sich in Wirklichkeit gestaltet, darüber werden wir später noch verhandeln. Senkrecht unter dem Dorsalganglion liegt eine grosse Ganglienmasse, welche in ihrer Gesammtheit als Pedalganglienmasse aufzufassen wäre. Thatsächlich aber ist der hintere Theil Visceralganglion, von dem aus eine grosse Anzahl von Nerven zu dem Mantel, den Eingeweiden und den Kiemen gehen. Der vordere Theil ist das Pedalganglion, besteht indess aus dem nach vorn gelegenen Brachial- und dem dahinter liegenden eigentlichen Pedalganglion. Aus dieser Masse gehen zunächst nach vorn die Nerven für die Fangarme ab; weiter zu beiden Seiten ein kurzer dicker N. opticus mit einem grossen Sehganglion, und endlich nach hinten Nerven für die Gehörblasen; vergl. die Figuren 22 und 23; namentlich die ausführliche Figurenbezeichnung.

Fig. 21.



Nervensystem von *Cymbulia*.

cc. co. Cerebralcommissur, *cc.* Cerebralganglion, *Vi. Pe.* Visceropedalganglienmasse, *ot.* Otocyste, *Bu.* Buccalganglion.

Der hohen Entwickelung dieser Thiere entspricht die sehr merkwürdige Erscheinung, dass das Centralnervensystem der Octopoden und Tintenfische in einer starken Knorpelkapsel eingeschlossen und von den übrigen Organen getrennt liegt, was bei keinem anderen

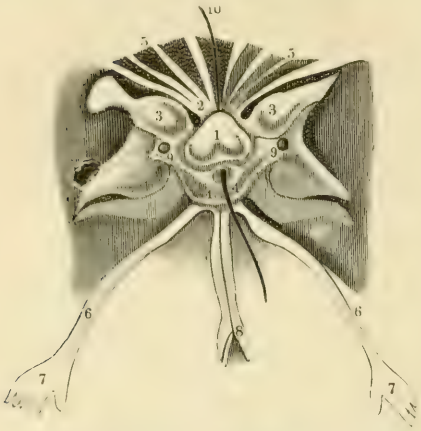
Wirbellosen der Fall ist, aber zweifellos keine Homologie zu der knöchernen Gehirn- und Rückenmarkskapsel der Wirbelthiere bietet.

§. 2.

Die Versuche.

Wie schon bemerkt, sind *Pterotrachaea* und *Cymbulia* pelagische Thiere und als solche vollkommen wasserklar und durchsichtig. Letzteres in dem Maasse, dass man die angegebenen Ganglien, sowie ihre Commissuren ganz direct am unversehrten Thiere ohne jede Präpara-

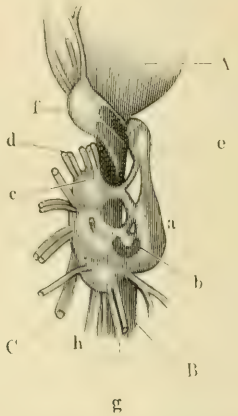
Fig. 22.



Nervensystem von *Octopus vulgaris*, von oben gesehen.

1. Ganglion supraoesophageum; 2. Ganglion suboesophag. anterius; 3. Ganglion opticum, 4. Ganglion suboesophag. posterius, von dem ausgehen die Nerven für den Mantel (8.) und jene für die Eingeweide (6.); 5. Nerven für die Arme; 7. Ganglion stellatum; 9. Riechlamelle; 10. Eine Borste, welche den Oesophagus markirt.

Fig. 23.



Nervensystem von *Octopus vulgaris*, bei seitlicher Betrachtung.

A Buccalmasse; *B* Oesophagus; *C* Aorta; *a* Ganglion supraoesophageum; *b* Ganglion opticum; *c* Ganglion brachiale; *d* Nerven für die Arme; *e* Ganglion buccale; *f* Ganglion labiale; *g* Mantelnerven; *h* Visceralnerven; zwischen *c* und *h* liegt die übrige suboesophageale Ganglienmasse.

tion sehen kann, wenn man sie gegen das Licht hält oder einfach auf dunklere Unterlage bringt. Es ist dem entsprechend auch sehr leicht, jene Ganglien zu zerstören.

Wenn man also hierin keine Schwierigkeit findet, so dürfte man sie in der augenscheinlichen Zartheit dieser wunderbaren transparenten Wesen zu erwarten haben. Das mag für viele und vielleicht die meisten pelagischen Thiere zutreffen, aber keineswegs für *Cymbulia* und noch weit weniger für *Pterotrachaea*, die geradezu resistent genannt werden müssen. Denn man kann sie relativ lange Zeit ausserhalb des Wassers unter der Zeiss'schen Lupe betrachten, ohne dass sie

an Beweglichkeit verloren hätten, wenn man sie wieder ins Wasser bringt.

Die Fig. 24 zeigt uns nochmals die *Pterotrachaea* in natürlicher Grösse auf schwarzen Untergrund gezeichnet, da der Körper vollkommen glashell und durchsichtig ist: Vorn der Rüssel, welcher im stumpfen Winkel gegen den Körper steht, auf dessen proximalem Ende und an dessen unterer Seite zwei schwarze Punkte, die beiden Augen, leicht zu bemerken sind. Zwischen diesen liegt das ebenfalls leicht

Fig. 24.

Pterotrachea mutica.

und deutlich wahrnehmbare Dorsalganglion. Etwa in der Mitte des Körpers sehen wir den nach oben gerichteten, zu einer Flosse umgebildeten Fuss. Das büschelförmige Gebilde am hinteren Ende des Körpers stellt die Kiemen dar; die zahlreichen rothen und weissen Punkte sind Pigmentflecke.

Hält man das Thier nur einigermaassen in günstiger Beleuchtung, so sieht man ohne jede Präparation das Dorsal- wie das Pedalganglion und die verbindenden Commissuren aufs Deutlichste.

Indem wir nun zu den Versuchen selbst übergehen, haben wir zunächst vor, das Dorsalganglion zu zerstören; ein Experiment, das uns in etwas unreiner, aber hinreichend lehrreicher Form nicht selten der Zufall selbst anstellt. Wenn nämlich im März und April täglich eine grössere Anzahl von Pterotracheen von den Fischern zur Station gebracht werden, so findet man ab und zu darunter Exemplare, welche Rüssel und Kopf verloren haben: trotzdem aber schwimmen sie umher, und zwar in beiden Formen der Locomotion, wie normale Thiere. Ich mache nun selbständig das Experiment, indem ich mit einer guten Scheere den Kopf unmittelbar hinter den Augen amputire, oder man schneide das Dorsalganglion zwischen den Augen heraus oder zerstöre es mit einer glühenden Nadel: das Resultat ist stets das gleiche, dass wir keinen Ausfall in der Bewegungssphäre wahrnehmen. Dass die

Thiere die Sinnesempfindungen, welche in jenem Ganglion wurzeln, verloren haben, ist selbstverständlich; offenbart sich dem Beobachter nunmehr durch irgend einen Ausfall an Leistungen gerade so wenig, wie ehedem ihre Anwesenheit positive wahrnehmbare Leistungen aufzuweisen hatte.

Wir gehen an das Pedalganglion. Dasselbe bemerkt man leicht, wenn man mit dem Auge, dem oberen Rande der Flosse folgend, in die Tiefe des Körpers eindringt. Eine Täuschung resp. Verwechslung ist unmöglich, weil man von demselben deutlich die Nerven nach oben und unten abgehen sieht. Man kann sich helfen, indem man das Thier gegen das helle Fenster hält. Sticht man mit einer glühenden Nadel auf dasselbe ein, so steht die Flosse für immer still; ebenso verschwinden die peristaltischen Bewegungen des Leibes.

Man könnte vermuthen, dass bei den immerhin zarten Thieren allein die Verletzung des Körpers die Unfähigkeit zu jeder Locomotion erzeugt. Wenn man indess mit der glühenden Nadel genau wie oben, aber neben das Pedalganglion sticht, so erzeugt man im Gegentheil die energischsten Bewegungen, und das Thier ist von seinen unversehrten Genossen nicht zu unterscheiden.

Es ist demnach bewiesen, dass das Pedalganglion beiden Formen der Locomotion vorsteht und dass seine Zerstörung auch jene Bewegungen aufhebt.

Durchschneidet man eine *Pterotrachaea* quer, so dass der Schnitt vor die Flosse fällt, so macht der flossentragende Theil seine beiden Bewegungen, wie vorher. Der Vordertheil macht auch noch Bewegungen, aber dieselben sind nur wenig ausgiebig, und wenn man genau zusieht, sind es Bewegungen des Rüssels, durch welche eine Verschiebung bewerkstelligt wird. Der Rüssel aber hat sein eigenes Ganglion (Buccalganglion) und die ganze Erscheinung hat mit der Locomotion des Gesammtthieres nichts zu thun.

Legt man einen Schnitt hinter das Pedalganglion, so verliert das Schwanzstück seine Bewegungsfähigkeit für immer.

Octopus und *Sepia* sind für den Vivisector schwer zu handhabende Thiere. Aber eine geeignete Quantität Chloralhydrat, dem Wasser des Glases zugesetzt, in dem sich eines dieser Thiere befindet, zähmt die wilden Leidenschaften auch dieser Geschöpfe: Wenn der Sturm im Glase sich gelegt hat, welches fest bedeckt gehalten werden muss, da der *Octopus* in voller Intelligenz ganz energische Fluchtversuche macht, wird er aus dem Glase herausgeholt, und der noch immer sich mit den Armen wehrende von dem Assistenten auf dem Operationstische festgehalten. Zwischen den Augen wird die Haut gespalten und vorsichtig nach Durchschneidung des Hirnknorpels in die Hirnhöhle ein-

gedrungen. Hat man die Eröffnung richtig geleitet, so stösst man sogleich auf das durch seine gelbliche Farbe von der Umgebung, namentlich dem weissfarbigen Oesophagus abstechende Dorsalganglion. Dasselbe wird am besten mit dem früher angegebenen Meisselmesser[1]) abgetragen, soweit als es auf resp. über dem Oesophagus liegt; nichts mehr von den Massen, welche ihre Lage seitlich vom Oesophagus haben. Darauf wird die Wunde durch Nähen der Haut wieder verschlossen und der *Octopus* in das Bassin gesetzt.

Der Tintenfisch pflegt die Operation nur eine halbe bis eine Stunde zu überleben, doch liess sich in dieser Zeit mit aller Sicherheit feststellen, dass auf mechanischen Reiz alle Formen der Locomotion eintreten konnten.

Viel glücklicher gestaltet sich der Versuch beim *Octopus*, welcher viele Tage — wir begnügten uns mit achttägiger Beobachtung — die Operation überlebt. Es sei nochmals hervorgehoben, dass auch der *Octopus* über zwei Locomotionsformen verfügt: einmal macht er kriechende Bewegungen nach vorwärts mittelst seiner Tentakel oder mit Saugnäpfen ausgerüsteten Arme und zweitens rückwärts durch den Rückstoss, welcher dadurch erzeugt wird, dass das Athemwasser, welches durch die Mantelspalte zu den Kiemen in die Mantelhöhle gelangt, mittelst kräftiger Contractionen des Mantels stossweise durch den Trichter entleert wird, wobei zugleich die Arme völlig coordinirt sich sämmtlich lang ausgestreckt nach vorn legen.

Zunächst ist leicht festzustellen, dass unser *Octopus*, obgleich seines Dorsalganglions beraubt, wenn man ihn mechanisch reizt, sowohl weiter kriecht als in gewaltigem Stosse rückwärts durch das Bassin schiesst. Seine Bewegungssphäre ist also unversehrt, wie bei *Sepia* und *Pterotrachaea*. Es scheint, dass er mit der Abtragung seines Dorsalganglions nichts von seiner Beweglichkeit eingebüsst hat. Ja noch mehr; es lässt sich nachweisen, dass er ohne jenes Ganglion sieht und diese Gesichtseindrücke zweckmässig verwerthet: Geht man auf das Auge des ruhig Dasitzenden vorsichtig mit einem Stabe los, natürlich ohne das Auge zu erreichen, so schliesst er die Augenlider und weicht zurück. Um jedem Zweifel in dieser Richtung zu begegnen, bemerke ich, es gelingt derselbe Versuch auch dann noch, wenn man von aussen her auf das Auge des *Octopus* mit dem Stabe losgeht, wenn er unmittelbar hinter der Glaswand des Bassins sitzt, so dass zwischen Auge und Stab die trennende Glaswand steht; hier ist jede andere Erregung, als jene, welche durch das Bild des auf der Retina des Thieres sich abbildenden Stabes entsteht, ausgeschlossen. Der

[1]) J. Steiner, Nervensystem der Fische, S. 17.

Octopus reagirt demnach mit Abwehrbewegungen noch auf Gesichtseindrücke, auch ohne das Dorsalganglion.

Wir können noch mehr feststellen. Kleine Krebse und Krabben, die in das Octopusbassin gesetzt wurden, werden von einem gesunden *Octopus*, namentlich über Nacht, regelmässig verspeist. Die Chitinschalen findet man reinlich gesäubert und geputzt als Reste dieser Mahlzeit am Morgen über den Boden des Bassins verstreut. Bei unserem *Octopus* fanden wir eines Morgens ebenfalls einen kleinen Heuschreckenkrebs (*Squilla mantis*) oder einen anderen kleinen Krebs (*Gebia littoralis*) in seinen Armen, aber er that ihnen nichts zu Leide, obgleich man sie dort mehrere Tage beliess, denn sie hatten sich so zu sagen nur in den Saugnäpfen des *Octopus* gefangen. Dort würden sie bleiben, wenn man sie nicht befreite, da sie selbst zu schwach sind, um sich der umstrickenden Macht der Saugnäpfe zu entwinden.

Nach Entfernung des Dorsalganglions nimmt der *Octopus* spontan keine Nahrung mehr; er rührt selbst seine Lieblingsbeute (Krebse) nicht mehr an, auch wenn sie innerhalb der Saugnäpfe rettungslos seiner Macht anheimgegeben ist.

Ebenso hält er den ihm einmal angewiesenen Platz fest und nimmt, wie es scheint, willkürlich keine Ortsveränderung vor, obgleich er die Umgebung sieht resp. obgleich die Umgebung auf sein Auge einwirken muss, wie der obige Versuch lehrt, in welchem er dem ihn bedrohenden Stabe auszuweichen sucht.

Schliesslich konnte noch folgende interessante Beobachtung gemacht werden: Es sitzt ein unversehrter *Octopus* in der Ecke seines Bassins; wir legen in seine Nähe, aber immerhin etwa 20 bis 30 cm entfernt von ihm, eine der classischen, auf dem Meeresboden gefischten Urnen von Thon. Nicht lange und wir sehen, wie er seine Arme nach der Urne ausstreckt und sie allmälig so vor sich hin postirt, dass er sich dahinter zu verstecken glaubt. Wir bringen die Urne wiederholt an ihren alten Platz und wiederholt schleppt er sie wieder zu sich hin. Derselbe *Octopus* wird nunmehr seines Dorsalganglions beraubt und die Sympathie für den classischen Topf ist geschwunden; er kümmert ihn nicht mehr, obgleich er ihn nach dem obigen Versuche doch sehen muss.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Ob in dem Dorsalganglion das allgemeine Bewegungscentrum für den Leib der Mollusken enthalten ist, erscheint durch die mitgetheilten Versuche nicht bewiesen, aber ebenso wenig widerlegt. Wir werden die Frage späterhin mit voller Klarheit entscheiden, ebenso uns über

den Werth der einzelnen Abtheilungen dieses Nervensystems aussprechen.

Eine andere Frage lässt sich dagegen hier definitiv beantworten. Oben schon (S. 54) bemerkte ich, dass die Zoologie lehrt, es ginge von diesem Dorsalganglion auch bei den Octopoden, wie bei den anderen Mollusken, der Sehnerv ab, d. h. das Sehcentrum wurzele in diesem Ganglion. An derselben Stelle hob ich hervor, dass man diesen Austritt des Sehnerven direct nicht sehen könne. Nichtsdestoweniger könnte die Annahme der Zoologie richtig sein, dass der Nerv in der Masse des Ganglions verlaufe und in diesen Massen zum Opticusganglion gelange. Diese Annahme widerlegt unser Versuch insofern ganz eindeutig, als der *Octopus* nach Abtragung des sogenannten Cerebralganglions nicht blind wird, sondern nachweisbar sehend bleibt, was niemals der Fall sein dürfte, wenn die Wurzel des Sehnerven in dieses Ganglion eingebettet wäre.

Den gleichen Nachweis werden wir später auch für den letzten Ursprung des Gehörnerven führen, der ebenso wenig in dem Dorsalganglion wurzelt. Dieselbe Frage für den Geruchsnerven zu entscheiden, erschien nicht ausführbar.

Siebentes Capitel.

Die Appendicularien (*Copelatae*).

Die grössten Appendicularien, welche uns erreichbar sind, besitzen eine Länge von wenigen Centimetern[1]); das sind Thiere, die einem vivisectorischen Eingriffe kaum zugänglich sind. Um so weniger schien hier ein Versuch möglich, als Appendicularien der angegebenen Grösse nur in Messina zu finden sind, wohin mir die eben ausgebrochene Cholera (Frühling 1887) den Eintritt verwehrte. Ich musste mich deshalb mit den kleineren Appendicularien begnügen, welche im Golf von Neapel vorkommen; das ist vor Allem *Oicopleura cophocerca*, welche nur 11 mm lang ist; davon kommen 3 mm auf den Rumpf (bei 0,8 mm Breite) und 8 mm auf den Schwanz (bei 1,5 mm Breite).

Die Appendicularien sind bekanntlich deshalb von so grossem Interesse, weil man in dem Schwanze derselben ein Organ gefunden

[1]) H. Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messina. Mémoir. Soc. de phys. et d'hist. nat. de Genève, T. XXI, 1872.

hat, welches mit der Chorda der Wirbelthiere die grösste Uebereinstimmung zeigt, womit diese Thiere in die nächste Verwandtschaft zu den Wirbelthieren treten.

Wie die Fig. 25 lehrt, besteht eine Appendicularie aus dem Leibe und dem Schwanze, der in der Regel den Rumpf an Länge um Vieles übertrifft. Indem ich bezüglich des Baues dieser Thiere auf die Lehrbücher der Zoologie verweise[1]), bemerke ich, dass das Nervensystem aus einem Hirnganglion besteht, welches im Rumpfe liegt. Von diesem geht ein Nervenstamm nach hinten, welcher den Schwanz seiner ganzen Länge nach durchzieht. An der Basis des Schwanzes ist in dem Verlaufe dieses Nerven ein ansehnliches Ganglion (Schwanzganglion) eingeschaltet, an das sich weiterhin noch einige kleinere Ganglien anreihen. Der Schwanz zeigt Metamerenbildung, die indess in neuerer Zeit bezweifelt wird (Seeliger).

Fig. 25.

M Muskel, *N* Nerv, *X* Chorda.

Die Thiere bewegen sich sehr rasch im Wasser durch peitschende Schwingungen ihres Schwanzes.

Es kann und soll an der Appendicularie nur ein einziger Versuch gemacht werden: es soll nämlich festgestellt werden, ob der Schwanz, wenn er vom Rumpfe getrennt wird, noch Bewegungen macht, wie während seiner Verbindung mit dem Rumpfe, oder ob er in diesem Falle seine Bewegungen einstellt.

Der Versuch ist in Folge der Kleinheit des Objectes und der raschen Bewegung desselben nicht ohne Schwierigkeit. Ich nehme eine Appendicularie in eine kleine mit Wasser gefüllte Glasschale und suche während der Bewegung mit Hülfe einer guten feinen Scheere den Schwanz zu amputiren. Beharrlichkeit führt auch hier zum Ziele. Erfolgt die Amputation etwas entfernter von der Basis, so ist das Schwanzstück bewegungslos; gelingt die Amputation unmittelbar an der Basis des Schwanzes, so macht der Schwanz Locomotionen, wie im normalen Zustande. In letzterem Falle war die Amputation oberhalb, im anderen Falle unterhalb des Schwanzganglions geschehen.

Es folgt daraus, dass das Schwanzganglion das primäre Centrum für die Muskeln des Schwanzes, und dass dieses Centrum locomobil ist. Aber es ist damit nicht bewiesen, dass dieses Centrum zugleich das allgemeine Bewegungscentrum ist. Von dem im Rumpfe gelegenen

[1]) Claus, Lehrbuch der Zoologie 1885, S. 580 u. flgde.

Hirnganglion können wir nichts aussagen, da es für den Versuch nicht erreichbar ist.

Ueber dieses Resultat werden wir auch in der Folge nicht hinauskommen.

Achtes Capitel.

Die Echinodermen.

A. Die Seesterne.

Die nebenstehende Figur 26 zeigt einen Seestern mit fünf Armen resp. Radien. Das Nervensystem besteht aus fünf zu den Strahlen verlaufenden Hauptstämmen, von denen feine Nervenfädchen zu den ver-

Fig. 26.

Seestern (*Echinaster sentus*), von der Oralfläche dargestellt.
O Mund, *Af* Ambulacralfüsschen.

schiedenen Geweben (Blutgefässe, Muskeln u. s. w.) hinziehen. Die Stämme theilen sich um den Mund in gleiche Hälften, welche sich zur Bildung eines Ganglienzellen enthaltenden Nervenringes (Nerven-

pentagon) vereinigen, wie wir es in Fig. 27 sehen. Neuere Untersuchungen lehren, dass das Nervensystem der Echinodermen resp. der Seesterne viel complicirter gebaut und aus drei völlig selbständigen Systemen zusammengesetzt ist (A. Lang, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, 4. Abth., 1894, S. 1045), nämlich 1. dem oberflächlichen, oralen Nervensysteme, welches die Haut, die Ambulacralanhänge und den Darmcanal innervirt; 2. dem tiefliegenden, oralen Nervensysteme, welches das oberflächlich orale an seiner inneren Seite begleitet; es innervirt die in der Oralseite der Leibeswand verlaufenden Muskeln; 3. das aborale Nervensystem, welches auf der aboralen Seite in den Armen einzelne Nervenstränge besitzt, die sich im Centrum vereinigen; dieses Nervensystem innervirt die dorsalen Armmuskeln.

Fig. 27.

Nervensystem eines Seesternes. *N* Nervenring.

Die hier mitgetheilten Versuche von Preyer an Seesternen sind auf Grund der alten Lehre des Nervensystems ausgeführt, so dass angesichts des neuen Standes der Kenntnisse des Nervensystems auch eine experimentelle Neubearbeitung der Seesterne wünschenswerth wäre.

Die Bewegungen der echten Seesterne geschehen mit Hülfe der Ambulacralfüsschen, welche in der Richtung der Reizwirkung vorgestreckt werden und an den Boden sich anheften, worauf der Körper nachgezogen und dann die Einziehung der Füsschen bewerkstelligt wird. Sogleich aber werden dieselben wieder extendirt, um das Spiel von Neuem zu wiederholen.

Die Schlangensterne besitzen Ambulacralfüsschen, welche rudimentär oder zurückgebildet worden sind. Bei ihnen erfolgt die Ortsbewegung mit Hülfe der Strahlen selbst, welche alternirend links und rechts von der Locomotion einen Radius vorschieben, wozu in Folge der Lage der Radien eine erhebliche Beugung derselben nothwendig ist. Die Pedicellen sind wahrscheinlich Sinnesorgane ohne locomotorische Function.

Ich entnehme die folgenden experimentellen Daten der schon oben erwähnten Arbeit von W. Preyer (Ueber die Bewegungen der Seesterne. Eine vergleichend physiologisch-psychologische Untersuchung. Mittheil. a. d. zoolog. Station zu Neapel. Bd. VII, S. 1 bis 127, 1886, S. 191 bis 233, 1887).

§. 1.

Die Versuche.

Wenn man bei einem Seesterne (*Asterias glacialis*) einen Strahl resp. Radius glatt an der Basis, da, wo er mit der Centralscheibe zusammenhängt, abschneidet, so macht derselbe ganz correcte Locomotion, doch sind die Bewegungen ziellos. Bei Astropecten sieht man das gleiche Resultat, nur braucht der abgeschnittene Arm etwas mehr Zeit, um sich zu erholen und die Locomotion zu beginnen.

Im Ganzen beobachtet man aber bei diesen Versuchen, die man selbst auf einzelne Armstücke ausdehnen kann, einen gewissen Mangel der Coordination und eine gewisse Trägheit. Die Locomotion der abgetrennten Arme besteht tagelang fort.

Nach Ablösung aller Radien (*Asterias glacialis*) macht die Centralscheibe Ortsbewegungen, wie das unversehrte Thier.

Es ist demnach selbstverständlich, dass ein mit dem zugehörigen Centralscheibenstück abgelöster Arm vollkommen normale Ortsbewegungen ausführt — und zielbewusst, wenigstens muss man dieses Zielbewusstsein voraussetzen, da der an der Basis abgesetzte Arm ziellos kriecht.

Anders verhalten sich die Schlangensterne: Ein glatt abgesetzter Arm macht überhaupt keine Ortsbewegung mehr, sondern windet sich nur schlangenförmig, aber uncoordinirt und stirbt sehr bald ab. Wenn man dem Arme aber den zugehörigen Theil seiner Centralscheibe mitgiebt, so vermag derselbe sich während längerer Zeit von der Stelle zu bewegen, also Ortsbewegungen zu machen.

In dieser Beziehung besteht demnach ein principieller Unterschied zwischen den echten Seesternen und den Schlangensternen. Alle Locomotion, wie überhaupt alle coordinirten Bewegungen, erlöschen bei Ophiuren (Schlangensterne) sofort, wenn man mit der Nadel, ohne Verletzung des dorsalen Integumentes, die fünf Ecken des centralen Nervenfünfeckes, also die Anfangspunkte der fünf Radialstränge, durchsticht, indem man die Nadel ventral gerade da einführt, wo die fünf Ecken der Mundöffnung auslaufen. Ich habe nicht finden können, dass derselbe Versuch bei den echten Seesternen ausgeführt worden ist, was gewiss sehr interessant wäre, obgleich sich mit aller Sicherheit voraussagen lässt, dass ein so „enthirnter“ Seestern (um mit Preyer zu reden) Ortsbewegungen machen muss, da jeder Strahl dieser Bewegung fähig ist, aber es wird vom Zufall abhängen, ob im gegebenen Augenblicke genügende locomotorische Kräfte in der gleichen Richtung thätig werden, da die einzelnen Arme so gestellt sind, dass eine Ortsbewegung nach allen Richtungen erfolgen kann.

Wir werden übrigens an einer anderen Versuchsreihe genügend Gelegenheit haben, diese Voraussetzung zu verificiren.

Wenn man einen gesunden Seestern auf den Rücken legt, so pflegt sich derselbe, nach schon im Alterthum bekannter Beobachtung, ebenso wie es andere Thiere, z. B. Frosch, Fisch, Insect, machen, immer wieder in seine normale Bauchlage umzuwenden (abgesehen von einigen Ausnahmen, die unter speciellen Bedingungen auftreten und die hier nicht weiter interessiren). Prüft man in derselben Richtung basal abgeschnittene Arme oder deren Theile von echten Seesternen, z. B. *Asterias glacialis*, so ergiebt sich, dass alle diese Fragmente die Rückkehr in die Normallage bewerkstelligen, aber ungleich rasch, je nach ihrer Länge und je nachdem man ihnen mehr oder weniger die Centralscheibe belassen hat.

Die Schlangensterne verhalten sich auch hierin anders, denn ein basal abgesetzter Ophiurenarm wendet sich nicht mehr; um dies zu können, muss man ihn mit dem zugehörigen Theile der Centralscheibe in Verbindung lassen.

Es wiederholt sich demnach hier genau das Gleiche, was wir bei der Ortsbewegung gesehen haben.

Wenn man bei einem Astropecten vom Munde aus den Nervenring fünfmal durchschneidet, so dass die einzelnen Arme in ihrem centralnervösen Zusammenhange von einander getrennt werden, so vollzieht sich trotzdem die Selbstwendung, aber langsamer als normal und weniger sicher.

Dies Resultat musste ebenso vorausgesagt werden können, wie die Erhaltung der Locomotion bei der gleichen Verletzung, da jedem Arm für sich das Selbstwendungsvermögen zukommt.

Macht man den gleichen Versuch bei einem Schlangenstern (*Ophioderma*), so bleibt die Selbstwendung aus, wie nach den Erfahrungen an den isolirten Armen ebenfalls vorausgesagt werden konnte.

Endlich wurde untersucht, ob die einzelnen Radien für die Locomotion des ganzen Thieres gleichwerthig sind, oder ob einer oder mehrere einen gewissen Vorzug geniessen. Entsprechende Beobachtungen haben ergeben, dass es sich nicht um eine Majorisirung mehrerer Strahlen zu Gunsten eines besonderen handelt, sondern dass höchst wahrscheinlich die Locomotion jedesmal durch einen coordinatorischen Majoritätsbeschluss bestimmt wird.

B. Die Seeigel.

Die Form der Seeigel ist abzuleiten von einer Seesternform, deren Arme ganz in den gemeinsamen Körper übergehen. Das Nervensystem gleicht im Wesentlichen jenem des Seesternes mit seinem centralen Nervenpentagon und den fünf Ambulacralradien.

Wir folgen hier der Darstellung von L. Frédéricq (*Expériences physiologiques sur les fonctions du système nerveux des Echinides. Compt. rend. de l'Académie des sciences, T. 83, p. 908—910. Paris 1876*).

§. 2.

Die Versuche.

Wenn man mit einer feinen Scheere bei einem Seeigel (*Toxopneustes lividus*) fünf Einschnitte in die Buccalmembran in der Weise macht, dass man damit die Nervenstämme der fünf Ambulacralradien durchschneidet, ganz nahe ihrem Ursprunge von dem Nervenpentagon (*le collier*), so sieht man, dass die Ambulacralfüsschen zwar nicht gelähmt sind, das Thier selbst aber keine Ortsbewegung mehr macht; es vermag seinen Platz nicht mehr zu wechseln, während seine unversehrten Genossen normal auf dem Boden des Aquariums umher spazieren.

Legt man einen so operirten Seeigel auf den Rücken, d. h. wendet man ihn so um, dass der orale Pol nach oben zu liegen kommt, so verharrt er in der Lage, ist nicht im Stande, in seine Normallage zurückzukehren, was jeder normale Seeigel mit der grössten Regelmässigkeit thut, wie übrigens auch alle anderen Thiere.

Wenn man einen umschriebenen Punkt der äusseren Körperbedeckung reizt, so sieht man sofort, wie die Ambulacralfüsschen aus gewissen Bezirken sich gegen den gereizten Punkt senken, offenbar nur zur Abwehr. Der Versuch gelingt in gleicher Weise mit Segmenten, welche vollkommen vom Thiere abgelöst werden. Es liegt also in der äusseren Hautbekleidung die Bahn, welche die Uebertragung des Reizes auf die Muskeln vermittelt, was man deutlich daran sehen kann, dass, wenn man mit einem feinen Scalpell lineare Einschnitte in die Haut macht, man auf diese Weise die Ausbreitung des Feldes begrenzen kann, welches an den Abwehrbewegungen theilnimmt.

Neuntes Capitel.

Die Coelenteraten.

Wir behandeln ausschliesslich die Medusen, deren Nervensystem man so weit erforscht hat, dass es unserer Darstellung zugänglich ist. Zugleich liegen für diese Gruppe eine Reihe von physiologischen Versuchen vor, welche mit den anatomischen Daten gut übereinstimmen.

§. 1.

Die Anatomie.

In der Anatomie folgen wir der Arbeit von O. und R. Hertwig[1]), welche nach Gegenbaur die Medusen in die beiden Gruppen

1. *Craspedota*,
2. *Acraspeda*

eintheilen (je nachdem der Schirm oder die Glocke einen ausgebildeten muskulösen Randsaum, Velum, besitzt oder nicht).

Um dem Leser diese Thiere ins Gedächtniss zurückzurufen, setze ich daneben eine der im Mittelmeer häufigsten Medusen, die Wurzelqualle, *Rhizostoma Cuvieri*, Fig. 28, und daneben einen schematischen Querschnitt (Fig. 29), der das grob Anatomische wiedergiebt.

Fig. 28.

Rhizostoma Cuvieri.

Das Nervensystem der beiden Gruppen ist so grundsätzlich von einander verschieden, dass es gesondert dargestellt werden muss.

Das Nervensystem der Craspedoten besteht regelmässig aus einer centralen und einer peripheren Abtheilung (centrales und peripheres Nervensystem). Das erstere befindet sich ausschliesslich an der Peripherie der Schwimmglocke, wo es einen vollkommen geschlossenen Ring bildet, der um die Peripherie der Schwimmglocke herumzieht und durch den Ursprung des Velum in einen oberen und einen unteren Ring getheilt wird, die beide aus Nervenfasern und Ganglienzellen bestehen, sowie durch einzelne quere Nervenfibrillen mit einander communiciren. Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dient Fig. 30.

Das periphere Nervensystem der Craspedoten, welches in der Subumbrella liegt, besteht aus einem Plexus von Nervenfasern und Ganglienzellen, die mit dem unteren Ringe in Verbindung stehen.

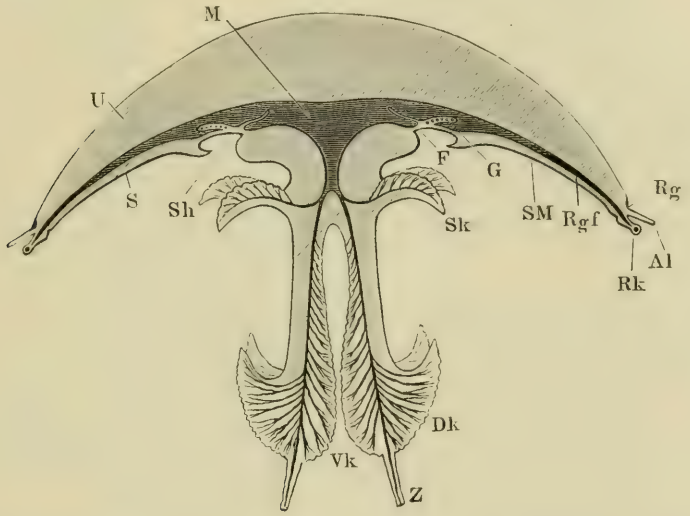
Bei den Acraspeden setzt sich der centrale Theil aus einer Anzahl getrennter Abschnitte zusammen, welche mit einander durch Com-

[1]) Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Medusen. Leipzig 1878. Vgl. auch A. Lang, a. a. O. 1. Abth., S. 91, 1888.

missuren nicht in Verbindung stehen (ausgenommen sind die Cubomedusen, wo ein Ringnerv besteht). Die einzelnen Nervencentren sind am Schirmrande entwickelt, wo sie die Basis der Sinneskörper (eigenthümliche Sinnesorgane) einnehmen, welche in den Einkerbungen des Schirmrandes zwischen zwei Sinneslappen liegen und meist zu 8 bis 16 vorkommen. Sie sind Ektodermverdickungen und bestehen, histologisch betrachtet, aus Sinneszellen und einer dicken Schicht feinster Nervenfibrillen, neben Ganglienzellen.

Ein peripheres Nervensystem ist bei den Aeraspeden ebenso vorhanden, wie bei den Craspedoten, und zwar ebenfalls in der Subumbrella als ein Plexus von Nervenzellen und Fasern.

Fig. 29.



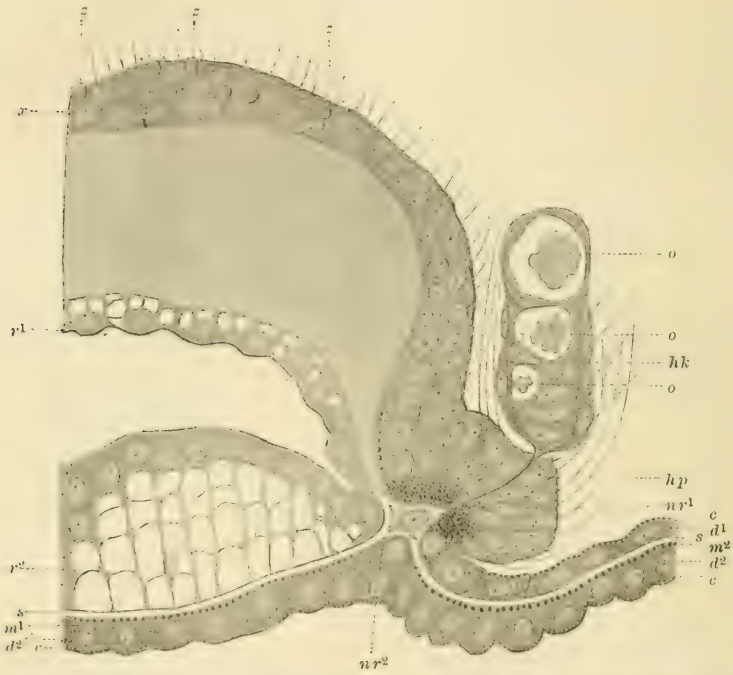
U Umbrella, *M* Magenraum, *S* Subumbrella, *SM* subumbrale Muskulatur, *Rgf* Radialgefässe, *Rk* Randkörper (Sinneskörper), *Rg* Riechgrube, *Al* Augenläppchen.

Wie wir bei den Coelenteraten resp. Medusen zum ersten Male in der Thierreihe auf ein Nervensystem stossen, das, wie bei allen übrigen Thieren, aus dem Ektoderm hervorgeht, so treffen wir hier ebenfalls die ersten resp. primitivsten Sinnesorgane, welche alle dem Ektoderm angehören. Allgemein sind es modificirte Epithelzellen, welche als die Endigungen sensibler Nervenfibrillen nachgewiesen werden können. Von anderen nicht sensiblen Zellen des Ektoderms unterscheiden sie sich anatomisch nur dadurch, dass sie auf ihrem peripheren Ende ein Sinneshaar tragen und an ihrer Basis in eine oder mehrere Nervenfibrillen übergehen. Das sind indifferente Sinneszellen, welche, streckenweise vorkommend, als Sinnesepithel auftreten, das eine besondere

Reizbarkeit und Empfindlichkeit besitzt, durch welches wahrscheinlich Eindrücke unbestimmter und allgemeiner Natur dem Organismus übermittelt werden.

Diese Sinneszellen sind deshalb in morphologischer wie physiologischer Beziehung für die primitivsten Sinneselemente zu halten und sie bilden die Grundlage, aus welcher sich die specifischen Sinnesorgane allmälig hervorgebildet haben.

Fig. 30.



Querschnitt durch den Schirmrand an der Ursprungsstelle des Gehörorgans (*Cuurna lativentris*).

o Otolith, *hk* Hörkölbchen, nr^1 oberer Nervenring, nr^2 unterer Nervenring, *i* Tasthaare.

Aus dem indifferenten Sinnesepithel haben sich bei den Medusen dreierlei verschiedene Sinnesorgane herausgebildet: Tast-, Seh- und Gehörorgane.

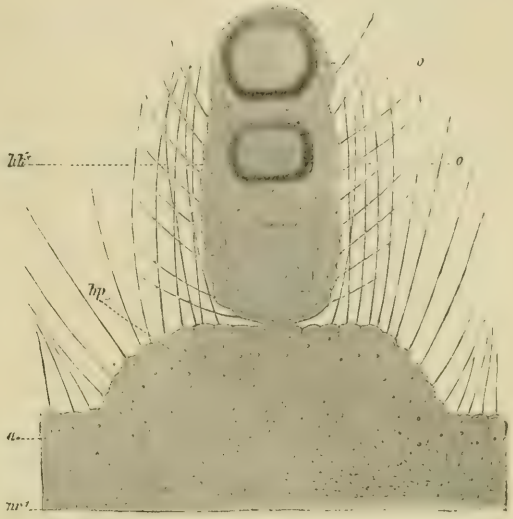
Als Tastorgane werden Sinneszellen bezeichnet, die mit langen, steifen, über die Oberfläche hervorragenden Borsten versehen sind. Solche Tastorgane kommen bei verschiedenen Gruppen der Craspedoten am Scheibenrande sitzend vor, wo sie fast unmittelbar mit dem oberen Nervenringe verbunden sind. Besonders auffallende Tastorgane sind die Tentakel, welche von denselben Sinneszellen bedeckt sind.

Ein zweites specifisches Sinnesorgan der Medusen sind die Ocellen (Sehorgan), in denen die Sinneszellen von Pigment eingescheidet sind und die vor sich lichtbrechende Medien (Linse) haben. Die Figur 31 zeigt

Fig. 31.

Ocellus von *Lizzia Koellikeri*, von der Seite gesehen.
oc Ocellus, *l* Linse.

Fig. 32.



Ansicht des Gehörorgans nach Behandlung mit dünner Osmiumsäure, die Concretion nach einem frischen Präparate eingezeichnet.
o Otolithen, *hk* Hörkölbchen, *hp* Hörpolster, *a* Sinneszellen, Sinnesepithel, nr^1 oberer Nervenring.

eine solche Ocelle, mit denen eine Anzahl Acraspeden und eine Abtheilung der Craspedoten, die Ocellaten, versehen sind.

Das dritte specifische Sinnesorgan sind die Gehörorgane: Man findet in einem mit Flüssigkeit erfüllten Bläschen, das offen ist, Sinneszellen, die steife Haare (Hörhaare) tragen und eine leicht bewegliche

Fig. 33.

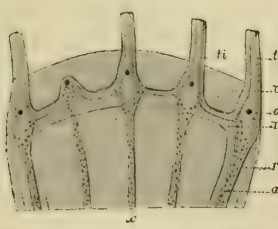
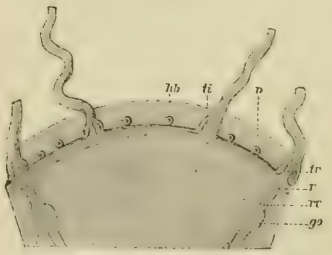


Fig. 34.



Oceania conica, 1/4 nat. Grösse. *Phialidium viridicans*, 1/4 nat. Grösse.

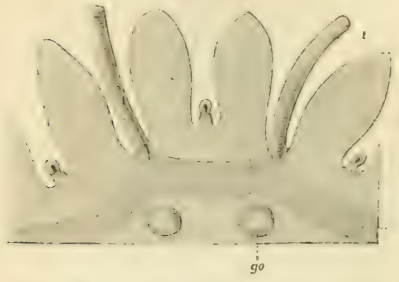
Schematische Bilder vom Schirmrande der untersuchten Medusen bei Betrachtung von oben. Velum ist überall nach aussen geschlagen.

ti interradiale Tentakel, *tr* radiale Tentakel, *v* Velum, *oc* Ocellus, *r* Ringcanal, *rr* Radialcanal, *x* Nesselstreifen, *hb* Hörbläschen, *gv* Geschlechtsorgane.

aus Kalk bestehende Concretion. Fig. 32 (a. v. S.) zeigt ein solches Hörorgan, welches an seinem Standorte am Schirmrande auch schon in Fig. 30 sichtbar ist. Solche Organe kommen bei Craspedoten und Acraspeden vor.

Die Fig. 33 und 34 (a. v. S.) zeigen die Seh- und Hörorgane in ihrer natürlichen Stellung an dem Schirmrande der Medusen.

Fig. 35.



Nausithoë albida, 1/4 nat. Grösse.
t Tentakel, *sl* Sinnesläppchen, *sk* Sinneskörper, *m* Muskelfibrillen.

Eine besondere Stellung nehmen die Sinneskörper der Acraspeden ein, welche zusammengesetzte Sinnesorgane darstellen: einerseits nämlich Gehörorgane mit einem Otolithen oder einem Haufen von solchen, andererseits ein Auge oder mehrere Augen. Die ganze Gegend des Sinneskörpers, welcher beiderseits von den stark vorspringenden Sinneslappen geschützt wird, ist von einem Sinnesepithel überzogen, das mit einem dichten Nervenplexus in Verbindung steht.

Zur Illustration der Sinneskörper und ihrer Anordnung im Schirmrande diene die Fig. 35.

Allgemein finden sich sogen. Riechgruben (s. Fig. 29).

§. 2.

Die Versuche.

An die vorausgehende Darstellung eines Nervensystems der Medusen schliessen sich eng die experimentellen Versuche von Eimer[1]) und Romanes[2]) an.

Romanes allein untersuchte Craspedoten und unter diesen vornehmlich die leicht bewegliche Ocellate, *Sarsia nebulosa*. Wenn er bei diesem Thiere den ganzen Schirmrand entfernte, so trat völlige Unbeweglichkeit, Lähmung, ein. Blieb nur ein, wenn auch kleiner Theil des Randes stehen, so dauerten die selbständigen Bewegungen fort, wenn sie in ihrer Stärke auch bedeutend nachgelassen hatten. Es ist hierbei besonders bemerkenswerth, dass das isolirte Ausschneiden der Ocellen in auffallender Weise die Beweglichkeit herabsetzte.

Wenn man die ihres Randes entkleidete Schwimmglocke reizt, so

[1]) Th. Eimer, Zoolog. Untersuchungen. Würzburg 1874, Heft 1.
[2]) G. J. Romanes, Preliminary Observations of the locomotor System of Medusae. Philosophical Transactions. London 1876, Vol. 166.

beantwortet sie jeden Reiz mit einer einmaligen Contraction, deren mehrere, entsprechend einer Anzahl von Reizen, sich zu einer locomotorischen Bewegung summiren können.

Bei den Acraspeden fand Romanes, dass die Ausschneidung der Sinneskörper nur eine vorübergehende Lähmung erregt, deren Dauer verschieden lang ist. Die Bewegungen, die danach wieder eintreten, sind freilich weniger kräftig.

Eimer beschäftigte sich nur mit den Acraspeden und fand, wie Romanes, dass die Medusen nach Entfernung der Randzone immer dann die ebenfalls nur vorübergehende Lähmung zeigen, wenn man mit dem Randkörper noch die vorliegende, wenige Millimeter breite Gewebszone abgetragen hat, welche er deshalb als contractile Zone bezeichnet. Diese selbst setzt unbehelligt ihre rhythmischen Bewegungen fort.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Es geht aus diesen Versuchen hervor, dass sowohl der Nervenring der Craspedoten wie die Sinneskörper der Acraspeden ein nervöses Centralorgan darstellen, von dem aus sich jeder Reiz durch das periphere Nervensystem, den Nervenplexus, fortleitet.

Die verschiedene histologische Beschaffenheit des oberen und unteren Nervenringes der Craspedoten macht es wahrscheinlich, dass beide Theile functionell verschieden sind. In der That werden von dem oberen Ringe, dem sensiblen Abschnitte, die Sinnesorgane erregt, während der untere, der motorische, die Muskeln versorgt. Diese Differenzirung rührt daher, dass die Bewegungsorgane auf der unteren Seite der Schirmglocke liegen, während die Sinnesorgane sich auf der oberen Fläche befinden.

Doch ist diese Differenzirung keine absolute, denn die Gehörorgane der Vesiculaten erhalten ihre Nerven von dem unteren Nervenring, während die muskelreichen Tentakeln bei allen Medusen von dem oberen Nervenringe versorgt werden.

Zehntes Capitel.

Die Zwangsbewegungen.

Die Bedeutung, welche den Zwangsbewegungen zukommt, ist seit der theoretischen Verwerthung derselben, wie sie in der Abtheilung

über die Fische entwickelt worden ist[1]), eine ganz hervorragende. Deshalb erfahren dieselben eine ausführliche Behandlung, da wir durch sie allein erst in den Stand gesetzt werden, das Vorhandensein des allgemeinen Bewegungscentrums und mittelbar des Gehirns festzustellen.

In derselben Reihenfolge, in der wir oben die doppelseitige Abtragung der Ganglienknoten gemacht haben, wollen wir nunmehr die halbseitigen oder einseitigen Abtragungen folgen lassen.

§. 1.

Die Crustaceen.

Wir benutzen ausschliesslich den Flusskrebs und die oben genannte Bogen- und Dreieckskrabbe; unter den Isopoden, wie oben, die Mauerassel.

A. Die Versuche.

Man legt das dorsale Ganglion in der oben angegebenen Weise (S. 40) bloss und entfernt mit einer guten Scheere die eine Hälfte, z. B. die linke, vollständig. Ich empfehle, auf die vollständige halbseitige Entfernung viel Sorgfalt zu legen und darauf zu achten, dass man nicht mehr als diese entfernt, so dass eine Verletzung der anderen Seite vermieden wird. Die Wunde verschliesst man, wie oben beschrieben, und bringt den Krebs wieder ins Wasser: Er beginnt nach rechts, d. h. in der Richtung der unverletzten Seite, im Kreise herumzugehen und behält diese Kreisbewegung für immer bei. Ich habe sie bis zu vier Wochen beobachtet. Hat man die rechte Hälfte des Hirnganglions entfernt, so erfolgt die Bewegung nach der linken Seite.

Alle Gliedmaassen nehmen an der Locomotion in vollständig coordinirter Weise theil, eine periphere Lähmung ist nirgends vorhanden; ebenso wenig kann man sehen, dass die eine Seite stärker thätig ist, als die andere. Steht der Krebs ruhig da, so ist er von einem normalen Thiere nicht zu unterscheiden; nichts zeigt den Defect in der Bewegungssphäre an. Legt man den Krebs auf den Rücken, so dreht er sich in die Normallage wieder zurück (es ist selbstverständlich, dass die Kopfanhänge, Antennen, Augenstiele, der operirten Seite gelähmt sind).

Aber auch das Schwimmen des Schwanzes ist ihnen erhalten, freilich geht auch dieses im Kreise herum unter gleichzeitiger Lagerung der Extremitäten, besonders des Scheerenpaares, nach vorn, genau wie beim unversehrten Thiere. Indess kommt diese Form der Bewegung,

[1]) Siehe Fische, S. 83.

wenn sie auch vorhanden ist, doch nur wenig zu Stande; am ehesten noch dann, wenn man den Krebs auf den Rücken legt und das Schwanzende reizt, unter welchen Bedingungen der Krebs am leichtesten zum Schwimmen übergeht.

Es liegt übrigens in der Natur seiner Schwimmbewegungen, dass dieser Krebs keinen regelmässigen Kreis beschreibt, sondern dass es sich vielmehr um ein Polygon handelt, weil diese Form der Bewegung sich aus periodischen Stössen zusammensetzt, von denen jeder dem Thiere zunächst eine geradlinige Richtung ertheilt.

Reizt man die Hautoberfläche des Krebses mechanisch auf der einen oder anderen Seite, so gerathen die beiderseitigen Extremitäten in Bewegung, ebenso die Antenne und das Auge der der Verletzung entgegengesetzten Seite; nur die Antenne und das Auge der verletzten Seite fallen aus, wie wohl selbstverständlich.

Eine besondere Form in dieser Reihe bildet folgender Versuch: Reizt man die Oberfläche eines Krebses, so entstehen gelegentlich auch Schwimmbewegungen. Man macht den Versuch am besten so, dass man den Krebs in Rückenlage am Rumpfe in der linken Hand hält und das Schwanzende durch Zusammenpressen zwischen Daumen und Zeigefinger mechanisch reizt; es erfolgen unter günstigen Bedingungen dann eine Anzahl von periodischen Schwanzbeugungen (Schwimmbewegungen), während gleichzeitig sich die Extremitäten nach vorn legen.

Hat man die eine Hälfte des Ganglions, z. B. die rechte, abgetragen und reizt gesondert das rechte oder das linke Schwanzende, so war zu bestimmen, unter welchen Umständen die Schwimmbewegung nunmehr auftritt. Vielfache Versuche haben mit Bestimmtheit ergeben, dass man sowohl bei Reizung des rechten wie bei Reizung des linken Schwanzendes diese Schwimmbewegung bekommt. Dieses Resultat war durchaus nicht mit Sicherheit vorauszusagen und es wird seine eigentliche Bedeutung erst weiterhin zu Tage treten, wenn wir es dem gleichen Versuche gegenüberstellen werden, wo eine der Längscommissuren der Bauchkette einseitig durchschnitten worden ist.

Die günstigen Bedingungen, die dieser Versuch verlangt, sind vor Allem recht frische, lebhafte Thiere; wenig Verlust ihrer Energie durch die Operation; schliesslich Thiere aus gewissen Monaten, z. B. Juli und August; spätere Monate eignen sich weniger, über frühere habe ich keine Notizen; vielleicht sind es die Monate ohne *r*, in denen die Krebse auch für die Tafel am meisten geeignet sind.

Andere Formen von Zwangsbewegungen kommen bei meinen Krebsen nicht zur Beobachtung, obgleich einige Autoren auch Rollbewegungen gesehen zu haben angeben. Das ist indess ein Irrthum im Ausdruck und die Sache verhält sich folgendermaassen: In verschiedenen Fällen

halbseitiger Abtragung des Dorsalganglions sieht man in der That ab und zu, dass die Kreisbewegung unterbrochen wird durch ein Umkippen des Krebses auf die verletzte Seite. Man stelle dem gegenüber die vehemente, deutlich active Rollbewegung der Wirbelthiere, z. B. des Fisches, des Frosches, der Eidechse u. a., so wird man sofort sehen, dass hier von Rollbewegungen nicht die Rede ist. Es handelt sich in diesen Fällen um eine mangelhafte Beweglichkeit, welche ihren Grund in einer ungenauen Entfernung (oder sonstigen Verletzung) der anderen Hälfte des Dorsalganglions hat. Wenn man die Entfernung sorgfältig ausführt, so werden diese Unterbrechungen in der regelmässigen Kreisbewegung auch selten und verschwinden vollkommen.

Der Versuch ist sehr viel reiner und beweist, was eben behauptet worden ist, wenn man statt des halben Dorsalganglions die Dorsoventralcommissur der einen Seite durchschneidet. Es ist hierbei mit Sicherheit vorauszusehen, dass die Durchtrennung der linken Commissur eine Kreisbewegung nach rechts und umgekehrt hervorrufen müsse, was der Versuch in der That ebenso bestätigt hat, wie die Regelmässigkeit der Kreisbewegung, welche bei dieser Methode am klarsten zu Tage tritt und welche deshalb für den Versuch, wie etwa für eine Vorlesungsdemonstration, am meisten zu empfehlen ist.

Hierbei möchte ich nicht unterlassen, zu bemerken, dass zur Demonstration der Kreisbewegung für die Vorlesung kein anderes Thier die wesentlichen Erscheinungen der Bewegungsstörung in so klarer und überzeugender Weise zeigt, wie der Krebs. Sehr instructiv ist der Versuch so, dass man zwei Krebse operirt, wovon dem einen die rechte, dem anderen die linke Commissur durchschnitten wird: es ist ein unvergessliches Bild, wie die beiden Krebse nunmehr ohne Unterlass und mit absoluter Regelmässigkeit, gleich zwei Uhrwerken, in zwei entgegengesetzten Kreisen sich an einander vorbei bewegen.

Ich will übrigens nicht in Abrede stellen, dass man durch partielle Abtragungen des Dorsalganglions, ähnlich wie beim Frosch, noch weitere Formen von Zwangsbewegungen erzeugen wird, aber ich finde, dass das Aufsuchen derselben ohne Interesse ist; dass man sich besser begnügt, die bekannte Kreisbewegung ausgiebig zu studiren.

Um gewissen Angaben gerecht zu werden, habe ich gleichzeitig Auge und Ohr (innere Antenne) bei Krebsen (und Krabben) entfernt und keinerlei Veränderung in ihren willkürlichen und geradlinigen Bewegungen, vor Allem niemals zwangsweise Kreisbewegung beobachtet.

Es war endlich von Interesse zu untersuchen, wie sich nach einseitiger Abtragung des Dorsalganglions resp. nach einseitiger Durchtrennung der Dorsoventralcommissur die spontane Nahrungsaufnahme gestaltet.

Nachdem die Dorsoventralcommissur der einen Seite durchschnitten, die entsprechende Kreisbewegung eingetreten und die nothwendige Erholung erfolgt war (am nächsten Tage), nahm ich einen ganz schmalen Streifen von rohem Schinken und legte ihn in das Gefäss auf den Boden, in dem sich der Krebs befand, unterhalb der Mundgegend. Sofort erfasste der Krebs den Schinkenstreifen mit den Mandibelfüssen, während das erste Gehfusspaar jenen nachhalf. So wurde die Nahrung allmälig in den Mund geschoben und sehr bald verspeist — dieser Schinkenstreifen und noch einige andere. Weiterhin wurde der Versuch so disponirt, dass ich den Schinkenstreifen in einiger Entfernung von dem Krebse auf den Boden legte, aber doch so, dass er sich in seinem Gesichtskreise befand. Kurz darauf setzte sich der Krebs in Bewegung und erreichte trotz seiner Bewegungsstörung auf sehr kunstvolle Weise den Schinkenstreifen, um ihn zu verzehren.

Man kann diesen Versuch auch ausserhalb des Wassers so machen, dass man den Krebs in Rückenlage in die linke Hand nimmt und ihm resp. der Mundöffnung den Schinkenstreifen hinreicht: es wiederholt sich, was wir auch im Wasser gesehen haben; er erfasst die Nahrung mit den Mandibelfüssen und schiebt sie allmälig in die Mundhöhle vor, um sie nach und nach zu verzehren. Man kann den Krebs, während der halbe Schinkenstreifen noch zum Munde heraushängt, wieder ins Wasser setzen, ohne dies Essgeschäft zu unterbrechen.

Die Untersuchung der Zwangsbewegungen der Krabben bietet ein mehrfaches Interesse, wie wir später ausführlich sehen werden.

Zunächst erzeugt die halbseitige Abtragung des Dorsalganglions oder der einen der von diesem Ganglion herabziehenden Commissuren Kreisbewegung nach der entgegengesetzten Seite mit allen den beim Krebse geschilderten Attributen, insbesondere dem Mangel jeder peripheren Lähmung. Aber in einem Punkte unterscheiden sich die Kreisbewegungen der Krabben von jenen aller übrigen Thiere, welche solche krummlinige Bewegungen zeigen. Während nämlich alle Thiere bei der Kreisbewegung sich so bewegen, dass die Axe ihres Körpers stets in der Peripherie dieses Kreises sich befindet resp. diesem Kreise als Tangente anliegt, steht die Axe des Körpers der Krabben in dem Radius dieses Kreises und ihre Queraxe liegt dem Kreise als Tangente an. Die Abweichung musste vorausgesehen werden und ist auch von mir vorausgesagt worden, auf Grund der eigenthümlichen, seitlich fortschreitenden Bewegung der Krabben.

Die Erscheinung zeigt von Neuem, wie wir schon bei den Pleuronectiden gesehen haben [1]), dass die in den Zwangsbewegungen beschrie-

[1]) Vergl. Fische, S. 78.

benen krummen Linien Curven darstellen, welche, mit dem Körper unverrückbar verbunden, allen seinen Lageveränderungen unbedingt folgen.

Die Mauerassel hatten wir nach Abtragung des Kopfes ihre Locomotion fortsetzen sehen.

Trägt man den halben Kopf ab, so laufen sie im Kreise herum: nach rechts, wenn die linke Seite, nach links, wenn die rechte Seite des Kopfes abgetragen worden ist.

Ihr Verhalten ist demnach völlig ähnlich jenem der übrigen Crustaceen und gleicht ihnen auch darin, dass jede periphere Störung fehlt.

Ich möchte schliesslich entgegen fast allen meinen Vorgängern nochmals eindringlich hervorheben, dass die einmal geschaffenen Zwangsbewegungen mit ihrer gegebenen Richtung unverändert bestehen bleiben und dass in keinem Falle periphere Störungen vorhanden sind.

Nur wenn Schwächezustände auftreten, wie sie etwa dem Tode des Thieres voranzugehen pflegen, hört die Zwangsbewegung überhaupt auf. Solche Beobachtungen sind natürlich unbrauchbar und für uns werthlos.

B. Analyse der Versuche.

Wir wollen hier nur diejenigen Folgerungen ableiten, welche sich auf den Besitz des allgemeinen Bewegungscentrums beziehen.

Aus der oben beschriebenen Thatsache, dass nach doppelseitiger Abtragung des Dorsalganglions die Locomotion aufgehoben war, hatten wir für den Krebs und die Krabben das Vorhandensein des allgemeinen Bewegungscentrums erschlossen. Soll dieser Schluss ganz bindend sein, so mussten nach den weiteren Kenntnissen, die wir bei den Wirbelthieren uns erworben haben, nunmehr einseitige Abtragungen des Dorsalganglions Kreisbewegungen (Zwangsbewegungen) erzeugen, deren Richtung nach der gesunden Seite hin gehen würde. Der Versuch hat in diesem Sinne entschieden und damit einen weiteren Beweis für die Existenz des allgemeinen Bewegungscentrums in dem Dorsalganglion jener Thiere geliefert.

Nicht so einfach lag die Sache für die Gruppe der Isopoden, wo die Abtragung des Kopfes nichts über das Vorhandensein eines allgemeinen Bewegungscentrums lehren konnte, da das geköpfte Thier ruhig seinen alten Marsch fortsetzt. Erst die Kreisbewegung nach halbseitiger Abtragung des Kopfes, resp. des Dorsalganglions belehrt uns darüber, dass in dieses Ganglion, wie bei den anderen Crustaceen, ebenfalls das allgemeine Bewegungscentrum verlegt werden muss.

Da das Centralnervensystem aller Crustaceen wesentlich gleich ist, so können wir allgemein folgern, dass bei sämmtlichen Crustaceen in dem Dorsalganglion das allgemeine Bewegungscentrum enthalten ist (ausgenommen hiervon könnten etwa die parasitischen Krebse sein, deren Organisation durch ihre parasitische Lebensweise weitgehende Veränderungen erfahren hat).

§. 2.

Die Insecten.

Die Versuche werden an denselben Insecten ausgeführt, die auch oben dem Experimente gedient hatten; insbesondere aber an der Küchenschabe *(Periplaneta orientalis)* und dem goldgrünen Laufkäfer *(Carabus auratus);* daneben auch Stubenfliege und Kohlweissling, sowie andere gelegentlich gefundene Insecten. Endlich auch bei den Raupen.

A. Die Versuche.

Man führt die einseitige Abtragung des Dorsalganglions in derselben Weise aus, wie wir es oben bei der totalen Abtragung gemacht haben: entweder nach Blosslegung des Ganglions, oder ohne Vorbereitung, indem man gerade zwischen den Augen mit einem guten Scheerenschnitt den Kopf so halbirt, dass der Schnitt ein wenig schräg nach der Seite abweicht, welche man zerstören will. Ich ziehe diese Methode vor, weil sie rascher und ebenso sicher zum Ziele führt; daneben aber zu anderweitigen Verletzungen des sich naturgemäss heftig wehrenden Thieres keine Veranlassung bietet. Insbesondere weil man bei längerer Präparation die zarten Beine gefährdet, welche, wenn auch nur im untersten Gliede verletzt, die Beweglichkeit des Käfers wesentlich beeinträchtigen.

Wenn man auf die eine oder andere Art das halbe Dorsalganglion bei den genannten Käfern abgetragen hat, so sieht man sie in gut gelungenen Versuchen ausnahmslos von der geraden Linie abgelenkt im Kreise herumgehen, und zwar jedesmal in der Richtung nach der unverletzten Seite. Lähmungen sind nirgends vorhanden. Die neue Bewegungsform unterscheidet sich von der normalen Bewegung ausschliesslich durch die Aenderung der Richtung, und dadurch, dass diese Richtung nicht mehr gewechselt werden kann, sondern bedingt, dass das operirte Thier nur in der einmal vorgeschriebenen Kreislinie sich fortzubewegen vermag.

Eine andere Form der Zwangsbewegung, als die Kreisbewegung, habe ich unter den eingeführten Bedingungen bei den Käfern nicht

gesehen. Von einzelnen Autoren beschriebene Rollbewegungen fallen in dieselbe Classe von Irrthümern, die wir bei den Crustaceen hervorgehoben haben: auch hier handelt es sich nur um ein Umkippen nach der verletzten Seite, aber eine echte Rollbewegung ist es nicht.

Wenn man der Stubenfliege die Hälfte des Kopfes abträgt, so beginnt sie, zierlich sich im Kreise herumzudrehen in der Richtung nach der unverwundeten Seite. Auch zu fliegen beginnt sie im Kreise herum, aber nicht continuirlich, sondern in Stössen und ohne sich ansehnlich hoch von ihrer Unterlage zu entfernen. Noch deutlicher tritt diese Art der Flugbewegung im Kreise herum und in einzelnen Stössen der Wespe hervor, ohne indess mehr zu lehren, als die Erscheinung bei der Fliege. Ebenso kann man auch den Schmetterling *(Pieris brassicae)* in die kreisförmige Flugbahn zwingen. Aber dieser Flug ist, wie schon bemerkt, niemals continuirlich; wenigstens ist es mir nicht gelungen, eine der normalen gleiche continuirliche Flugbewegung im Kreise herum zu erreichen. Indess ist das theoretisch nicht von Belang, da die Existenz der Kreisbewegung festgestellt ist.

Eines Tages hatte ich zwei reizende Larven von *Ephemera vulgaris* (Eintagsfliege) im Wasser gefangen. Es gelang mir, bei den beiden Exemplaren je die rechte und die linke Kopfseite abzutragen, worauf die graziösen Wesen in zwei entgegengesetzten Kreisen herumschwammen.

Bei Raupen denselben Versuch überzeugend auszuführen, war nicht möglich. Die behaarten Raupen sind sehr unhandlich und die nackten Raupen im Allgemeinen sehr wenig resistent. Das Dorsalganglion ist viel zu winzig, um es einseitig zu zerstören; es musste hier ein ganz anderer Weg eingeschlagen und die Durchschneidung der dorsoventralen Commissur angestrebt werden. Die Präparation des Kopfes ergab, dass man durch Einführen einer feinen Scheere in die Mundöffnung und einen von hier aus nach oben und hinten gelegten Schnitt die Commissur treffen musste.

Als Material wählte ich die Raupe des Kohlweisslings, welche ich in grossen Mengen haben konnte.

Auf diese Weise ist es gelungen, auch die Raupe in die Kreisbewegung zu zwingen, sowohl nach der rechten, wie nach der linken Seite.

B. Analyse der Versuche.

Nachdem die doppelseitige Abtragung des Dorsalganglions bei den untersuchten Insecten die Locomotion nicht aufgehoben hatte, konnte man das Vorhandensein eines allgemeinen Bewegungscentrums im Dorsalganglion weder bejahen noch verneinen.

Jetzt finden wir die einseitige Abtragung des Dorsalganglions von Zwangsbewegungen gefolgt, woraus sich ergiebt, dass in dem Dorsalganglion das allgemeine Bewegungscentrum enthalten ist.

Da wir diese Erfahrung an einer grösseren Anzahl von verschiedenen Gruppen aus den Insecten gemacht haben und das Nervensystem der übrigen Insecten principiell im Baue sich gleicht, so können wir den Satz verallgemeinern und schliessen, dass die Insecten ein im Dorsalganglion gelegenes allgemeines Bewegungscentrum besitzen.

Und noch weiter haben wir gesehen, dass auch die Vorstufen von Insecten (Raupen, Larve von *Ephemera vulg.)* nach einseitiger Abtragung des Dorsalganglions in Kreisbewegung gerathen, somit ebenfalls schon im Besitze des allgemeinen Bewegungscentrums sind, wie die Insecten selbst, zu denen sie sich erst entwickeln.

§. 3.

Die Myriopoden.

A. Die Versuche.

Diese Versuche werden ausschliesslich an *Julus terrestris* ausgeführt. Unter Verzicht auf die halbseitige Abtragung des Dorsalganglions wird, wie bei den Raupen, nach dem gleichen Verfahren die dorsoventrale Commissur durchtrennt. Die so operirten Individuen gehen rechts oder links im Kreise herum, je nachdem man die linke oder die rechte Commissur getroffen hat.

Aehnlich dürften sich Geophilus und Lithobius verhalten.

B. Analyse der Versuche.

Es folgt aus dieser Beobachtung, dass wir in das Dorsalganglion der Myriopoden ebenfalls das allgemeine Bewegungscentrum zu verlegen haben.

§. 4.

Die Anneliden.

A. Die Versuche.

Die ersten Versuche sind am Blutegel und dem Regenwurme gemacht worden, die indess bei Weitem nicht geeignet sind für eine überzeugende Beweisführung, welche nur an den Meeranneliden zu erreichen war. Von diesen waren besonders bevorzugt *Ophelia*, *Eunice*, *Diopatra neapolitana* und *Nephthys scolopendroides.*

Wenn man nach dem Vorbilde der doppelseitigen (s. S. 52) die halbseitige Abtragung des Dorsalganglions ausführt und den Blutegel danach frei lässt, so bemerkt man keine Veränderung in seinen Bewegungen, also keine Erscheinung, welche man als Zwangsbewegung zu deuten hätte. Von den Meeranneliden schien *Diopatra neapolitana* für den Versuch sehr geeignet, zumal, weil man sie im Golfe von Neapel in grossen Mengen findet und andererseits weil sie sehr lebhafte und charakteristische Bewegungsform hat. Vielfache Bemühungen, das Dorsalganglion einseitig abzutragen, blieben indess erfolglos, so dass dieser ganze Weg aufgegeben werden musste. Die neue Methode bestand darin, dass ich, unter Verzicht auf das Dorsalganglion, die abgehende Dorsoventralcommissur zu durchschneiden versuchte, was auch nicht gerade leicht, aber doch ausführbar schien. Oben habe ich bei den Raupen anticipando diese Methode schon angewendet, dieselbe aber in der That erst für die Anneliden ersonnen.

Bei den Raupen gestaltete sich die Sache insofern günstig, als dieselben nach der Durchschneidung in Zwangsbewegungen geriethen, womit hinreichend deutlich erwiesen war, dass die geplante Durchschneidung auch wirklich gelungen sei. Bei den Anneliden musste man damit rechnen, dass eventuell die Durchschneidung ohne Folgen für die Bewegungsform der Thiere bleiben könnte und dann musste eine Controle darüber geübt werden können, ob die Durchschneidung thatsächlich gelungen oder missglückt war. In welcher Weise diese Controle geübt wurde, wird weiterhin berichtet werden.

Für den ersten Versuch wählte ich einen kleinen, schönen Anneliden, die *Ophelia*, bei welcher man ohne Zweifel die Commissur musste treffen können, wenn man mit einer feinen Scheere in die Mundöffnung eingehend einen Schnitt nach hinten und oben legt. Der Versuch war leicht ausführbar; das Thier blieb in seinen Bewegungsverhältnissen unverändert und durch Präparation liess sich schon mit unbewaffnetem Auge, besser unter leichter Lupenvergrösserung, nachweisen, dass die Commissur in zweckentsprechender Weise durchtrennt worden war. Das Resultat ist vollkommen eindeutig, namentlich mit Bezug auf die Thatsache der Durchschneidung der Dorsoventralcommissur.

Trotzdem befriedigte der Versuch nicht vollständig, weil die Bewegungen dieses Anneliden im Ganzen etwas träge sind und man die Bewegungen nicht ausreichend übersieht. Ich wünschte den Versuch an einem recht lebhaften Anneliden zu wiederholen, bei welchem Aenderungen seiner Bewegungen sich viel eher und deutlicher herausheben.

Hierzu eignet sich *Nephthys scolopendroides:* in der oben geschilderten Weise wird die Durchschneidung der Commissur bei einer grösseren Anzahl von Exemplaren ausgeführt (ein Dutzend) und die

Controle darüber in der Weise geübt, dass der Kopf nach entsprechender Behandlung in eine Schnittserie zerlegt und die Schnitte unter dem Mikroskope bei schwacher Vergrösserung durchgesehen werden; die Durchschneidung war in den durchgesehenen Fällen stets eine vollkommene. Die Individuen dieser Serie hatten seiner Zeit keine Aenderung ihrer Bewegungen wahrnehmen lassen.

Um die Frage möglichst zu erschöpfen, wurde der gleiche Versuch auch an *Eunice* und *Diopatra neapolitana* ausgeführt: in keinem Falle war eine Aenderung der Bewegung aufgetreten.

Eine Controle der Durchschneidung, wie oben, verbietet sich hier wegen des Paares von festen Zähnen, mit welchen der Kiefer dieser Anneliden ausgerüstet ist.

Bei der Untersuchung dieser ganzen Gruppe tritt ein neuer Umstand auf, der in der besonderen Art und Weise gegeben ist, wie sich die Anneliden fortbewegen. Dieselbe ist bekanntlich eine sehr unregelmässige und deshalb schwer vorauszusagen, in welcher Weise sich eine etwaige Zwangsbewegung zeigen würde.

Ausgehend von den bisherigen zahlreichen Erfahrungen muss man voraussetzen, dass, wie unregelmässig die Bewegung des unversehrten Thieres auch sein möge, eine etwa auftretende Zwangsbewegung sich gerade darin zeigen würde, dass die Bewegung nunmehr in irgend einer bestimmten Richtung dauernd verbleiben müsste.

Es erscheint demnach nur logisch, die Angelegenheit so zu behandeln, dass, wenn nach der Operation eine Aenderung in dem normalen Bewegungstypus nicht auftritt, auch von einer Zwangsbewegung, also auch von einem directen Einflusse des Dorsalganglions auf die Locomotion keine Rede sein könne. Gerade diese Besonderheit liess es wünschenswerth erscheinen, dass ich über den Blutegel hinaus nach anderen Anneliden suchte, um zu vollkommen überzeugenden Resultaten zu kommen. Und das konnten wieder nur Meeranneliden sein, von denen der Golf von Neapel eine reiche Auswahl bietet.

B. Analyse der Versuche.

Die doppelseitige Abtragung des Dorsalganglions, obgleich sie keine Störung der Locomotion nach sich zog, konnte das Fehlen eines allgemeinen Bewegungscentrums nicht beweisen. Jetzt, wo wir sehen, dass die einseitige Abtragung dieses Ganglions die Locomotion ebenfalls unverändert lässt, können wir mit Sicherheit schliessen, dass das Dorsalganglion des Blutegels kein allgemeines Bewegungscentrum enthält. Und wie der Blutegel, so erweisen sich auch die untersuchten Meeranneliden nicht im Besitze eines allgemeinen Bewegungscentrums. Nichts steht mehr im Wege, den Schluss zu ver-

allgemeinern und zu folgern, dass das Dorsalganglion der echten Anneliden ein allgemeines Bewegungscentrum nicht einschliesst.

§. 5.

Die unsegmentirten Würmer.

Ein Versuch, analog dem obigen, wo die einseitige Abtragung des Dorsalganglions resp. des vordersten Ganglions ausgeführt werden sollte, erschien mir bei den unsegmentirten Würmern nicht ausführbar. Doch lässt sich in den obigen Versuchen in Verbindung mit den Erfahrungen bei den Anneliden mit hinreichender Sicherheit voraussagen, dass bei den Nemertinen und Planarien die einseitige Abtragung des Dorsalganglions die Locomotion in keiner Weise alteriren werde.

Inzwischen hat aber Loeb einen solchen Versuch an *Thysanozoon* Brockii ausgeführt und berichtet, dass er in keinem Falle Kreisbewegungen danach auftreten sah, womit in dankenswerther Weise meine Voraussetzung bestätigt wird. Daraus aber folgt, dass auch das Dorsalganglion der Planarien und Nemertinen ein allgemeines Bewegungscentrum nicht enthält.

Könnte man das einzige Ganglion bei *Distoma hepaticum* einseitig zerstören, so würde darauf voraussichtlich eine Kreis- resp. Drehbewegung um die verletzte Seite folgen, welche aber zugleich völlig gelähmt wäre; eine Erscheinung, die ganz andere Verhältnisse darbietet.

§. 6.

Die Mollusken.

Die Versuche beziehen sich auf die schon oben genannten Gruppen, nämlich *Pterotrachaea mutica*, *Cymbulia Peronii*, *Octopus vulgaris*, *Aplysia depilans*, sowie *Pleurobranchea Meckelii*.

A. Die Versuche.

An den pelagischen Formen mit der wunderbaren Durchsichtigkeit ihres Leibes ist der Versuch leicht ausführbar. Ich nehme eine *Pterotrachaea* aus dem Wasser, halte sie ein wenig gegen das Licht, um das Dorsalganglion deutlich sehen zu können und zerstöre es einseitig durch einen Scheerenschnitt oder noch bequemer mittelst einer glühenden Nadel. Keine Aenderung in der Locomotion folgte diesem schweren Eingriffe, weder bei der einen noch bei der anderen Form der Bewegung. Gewisse Erwägungen, welche mit der Theorie der Zwangsbewegungen

in Verbindung stehen, legten mir den Wunsch nahe, auch eine einseitige Zerstörung des Pedalganglions vorzunehmen und deren Folgen zu beobachten. Aber ich habe mich vergeblich bemüht, dieselbe bei Pterotrachaea mit Sicherheit auszuführen. Insbesondere ist die Bewegung der Flosse nicht derart, um eine sichere Controle über Gelingen oder Misslingen der beabsichtigten Operation zu ermöglichen.

Da wandte ich mich an die *Cymbulia*, deren Pedalganglion deutlich eine rechte und linke Abtheilung zeigt und die als *„Papillon de mer“*, wie die Franzosen sie nennen, ebenso deutlich mit Lähmung des einen oder anderen ihrer Flügel antworten würde. Dass eine Lähmung eintreten müsste, stand fest; auf welcher Seite dieselbe aber erscheinen würde, das konnte man mit Sicherheit nicht voraussagen.

Ich bringe eine *Cymbulia* auf meine linke Hand, beruhige ihren Flügelschlag durch leichten Druck mit den Fingern und zerstöre das Pedalganglion der rechten Seite mit einer sehr feinen Scheere oder einer glühenden Nadel. Ins Wasser zurückgebracht, steht der rechte Flügel still und der *„Papillon“* schwimmt rechts im Kreise herum, d. h. in der Richtung der verwundeten Seite. Eine Operation auf der linken Seite giebt das gleiche Resultat in entsprechendem Sinne.

Wir kommen zum *Octopus*. Die einseitige Abtragung seines Dorsalganglions bietet keine anderen Schwierigkeiten, als die doppelseitige Abtragung, welche wir oben geschildert haben (s. S. 64). Ist die Abtragung einseitig gelungen, die Wunde geschlossen und der *Octopus* wieder ins Wasser gebracht, so sucht man vergeblich nach einer Störung in seinen Bewegungen: Sowohl Kriechen als Schwimmen finden in gewohnter Weise statt (dafür beobachtet man [aber nicht absolut regelmässig] ein anderes wunderbares Phänomen: Wie mit dem Lineal gerade durchschnitten erscheint die Haut der Seite, wo das Ganglion abgetragen worden ist, vollkommen weiss, während die andere Seite in den prachtvollsten Farben schillert. Anderen Tages ist die ganze Farbenerscheinung verschwunden, beide Seiten des Thieres sind wieder gleich gefärbt).

Was die untere Schlundmasse anbetrifft, so ist schon oben bemerkt worden, dass ein zu *Pterotrachaea* analoger Versuch hier nicht ausführbar sei. Doch hoffte ich, mich durch einseitige Abtragung von der motorischen Natur dieser Massen überzeugen zu können.

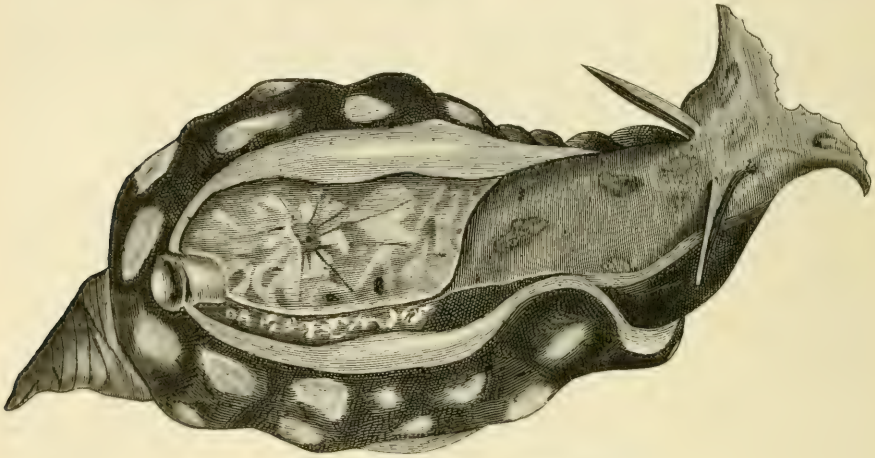
Wurde die hintere Masse einseitig abgetragen, so war der Ausgang ein sehr unglücklicher, da das Thier sehr bald zu athmen aufhörte und todt war. Diese Beobachtung stimmt sehr gut zu den Angaben der Morphologie, welche die hintere Partie der Unterschlundmasse als Visceralganglion deutet, wohin wir entsprechend nun das Athmungscentrum zu verlegen haben. Wurden die vorderen Massen einseitig

abgetragen, z. B. rechts, so bewegte sich der *Octopus* kriechend rechts im Kreise um die gelähmten Arme herum. Schwimmbewegungen habe ich nicht zu Stande kommen sehen, obgleich damit nicht gesagt sein soll, dass dieselben definitiv fehlen.

Hiermit sollte die Untersuchung noch nicht abgeschlossen sein, denn die eigentliche Pedalganglienmasse unterscheidet man in eine vordere Partie, welche als Brachialganglion aufzufassen ist und den hinteren Theil, welcher das eigentliche Pedalganglion vorstellt.

Die oben mitgetheilte Form des Versuches liess es noch unentschieden, ob die Innervation der Fangarme in dem Brachial- oder dem Pedalganglion wurzelt. Um dies zu entscheiden, wurde die eigentliche Pedalganglionmasse, als der mittlere Theil des suboesophagealen

Fig. 36.



Aplysia depilans (Seeschnecke).

Ganglions, einseitig durchschnitten. Auch jetzt kreiste das Thier um die verletzte Seite, resp. um die gelähmten Fangarme.

Hiermit ist entschieden, dass die Fangarme in dem mittleren Ganglion ihre Wurzel haben und dass ihre Nerven durch das am meisten nach vorn gelegene Brachialganglion eben nur hindurchtreten.

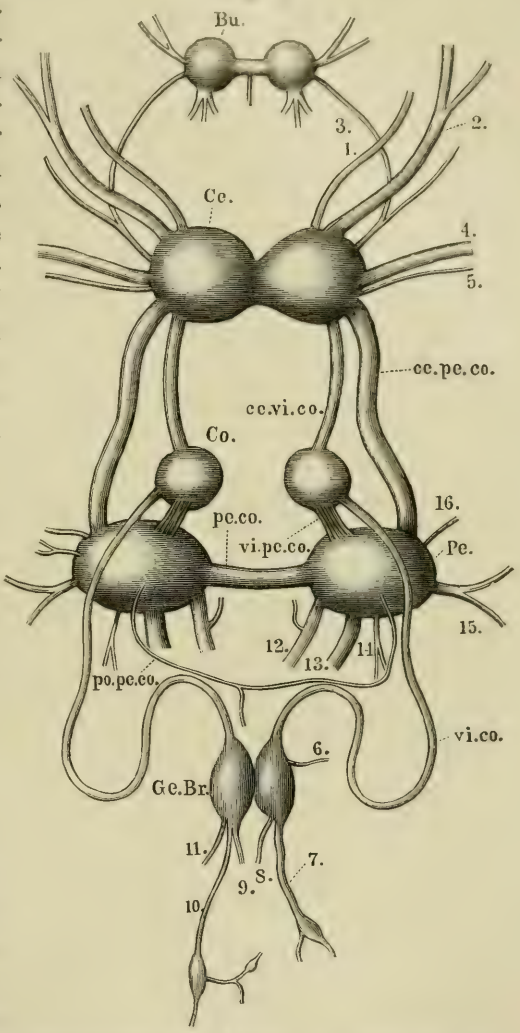
Zu dem gleichen Resultate war auf histologischem Wege Jatta gekommen [1]).

Da ich den Wunsch hatte, den Versuch über die Bedeutung des Dorsalganglions auch bei einem Seemollusk auszuführen, welcher in seinem ganzen Aufbau unseren Landschnecken, insbesondere *Arion* und

[1]) Jatta, La innervazione delle braccie dei Cefalopodi. Bollettino della Società di Naturalisti in Napoli 1889, p. 129—136.

Limax, gleicht, so wagte ich den Versuch bei *Aplysia depilans* und *Pleurobranchea Meckelii*, welche sehr zahlreich, von hinreichender Grösse und hinreichender Bewegungsfähigkeit sind. In Fig. 36 ist eine *Aplysia depilans* und in Fig. 37 ihr Nervensystem dargestellt. Der Versuch ist trotz der allgemeinen Contraction beim Einschneiden doch ausführbar, aber man muss sehr rasch sein, weshalb es sich empfiehlt, statt des Ganglions auch hier die abgehende Commissur zu durchschneiden, welche, wie die Fig. 37 zeigt, in ihrer doppelten Form durchtrennt wurde. Dabei erfreute ich mich der sachkundigen Hülfe des Herrn Dr. Schimenz.

Fig. 37.



Nervensystem von *Aplysia*; *Ce.* Cerebralganglion, *Pe.* Pedalganglion, *ce. pe. co.* Dorsalventralcommissur.

Das Resultat dieses Versuches war ebenfalls negativ; die Schnecke ging nicht im Kreise herum, bevorzugte auch nicht irgend eine Richtung, sondern hatte ihre normale Gangart beibehalten.

B. Analyse der Versuche.

Den einfacheren Fall unter den Mollusken zeigt uns jedenfalls die *Pterotrachaea*. Hier sehen wir nach doppelseitiger sowohl wie nach einseitiger Abtragung des Dorsalganglions die Locomotion unverändert, folglich ist dort kein allgemeines Bewegungscentrum vorhanden. Vielmehr ist das Pedalganglion (da kein anderes Bewegungsganglion mehr in Betracht kommen kann) das einzige Bewegungsganglion des ganzen Körpers, so dass seine Zerstörung, wie wir

auch gesehen haben, jede Bewegung vollkommen aufhebt. Zugleich haben wir an *Cymbulia* und an *Octopus* beobachtet, dass die Wirkungen der beiden Seiten ungekreuzt sind: es beziehen also die Motoren jeder Seite ihre Nerven aus der correspondirenden Seite des Bewegungsganglions und die Zerstörung der einen Seite des Ganglions lähmt das motorische Organ derselben Seite. Wie *Pterotrachaea* und *Cymbulia* verhalten sich *Aplysia depilans* und *Pleurobranchea Meckelii*. Auch das Dorsalganglion im Nervensystem des *Octopus* enthält aus denselben Gründen kein allgemeines Bewegungscentrum, vielmehr ist ebenfalls hier das Pedalganglion das einzige Bewegungscentrum des Körpers und seine Wirkung auf die beiden Seiten des Körpers ist ebenfalls ungekreuzt.

Nichtsdestoweniger besteht ein Unterschied zwischen dem Dorsalganglion von *Pterotrachaea* und dem des *Octopus:* in jenem wurzeln die Sinnesnerven (Auge, Ohr), in diesem fehlen die Wurzeln der Sinnesnerven.

Endlich sei bemerkt, dass voraussichtlich, wie der *Octopus*, sich alle Cephalopoden mit gleich gebautem Nervensystem, wie *Pterotrachaea*, sich die übrigen Mollusken verhalten werden.

§. 7.

Ascidien, Appendicularien, Echinodermen, Coelenteraten.

Bei den Thieren dieser Gruppen haben die zahlreich angestellten und schon oben mitgetheilten Versuche zu irgend welchen Zwangsbewegungen nicht geführt, was thatsächlich auch nicht überraschen kann. Allenfalls könnte man solche noch zu erwarten haben, wenn man das Körperganglion der Appendicularien einseitig zerstören würde — ein unausführbarer Versuch.

Elftes Capitel.

Das Bauchmark der Wirbellosen.

§. 1.

Symmetrische (doppelseitige) Durchschneidungen des Bauchmarkes.

Das Studium des Bauchmarkes erscheint als eine natürliche Ergänzung zu den Untersuchungen über das Dorsalganglion; um so mehr, als es nahe lag, zu prüfen, inwieweit das Bauchmark der Wirbellosen dem Rückenmarke der Wirbelthiere analog wäre und welche Unterschiede hierbei etwa zu Tage träten. Es kann sich hierbei nur um die

allgemeinen Eigenschaften des Bauchmarkes handeln in Ergänzung zu dem, was wir über dasselbe schon erfahren haben bei dem Studium des Dorsalganglions. Es liegt nicht in der Absicht dieser Versuchsreihe, die centrale Innervationsstätte eines jeden Muskels aufzusuchen, obgleich sich das Eine und Andere hierüber von selbst ergeben wird.

Diese Versuche sind wesentlich an den Crustaceen ausgeführt worden; bei den Insecten schliesst sich noch der eine und andere Versuch an; bei den übrigen Wirbellosen konnte Weiteres, als was beim Studium des Dorsalganglions schon ermittelt war, nicht aufgedeckt werden.

Was die Technik dieser Versuche anbetrifft, so bietet dieselbe erheblichere Schwierigkeiten, als jene beim Dorsalganglion es waren, insbesondere, wenn die operirten Thiere längere Zeit am Leben erhalten werden sollen; es waren gewisse Schwierigkeiten überhaupt nicht zu überwinden.

Das Bauchmark liegt bei den macrouren Crustaceen (Krebse, Hummer u. s. w.) in einem festen, auf der Ventralseite gebildeten Canale, welcher von der übrigen Leibeshöhle durchaus getrennt ist. Man kann deshalb das Bauchmark nur von der ventralen Seite her erreichen, indem man die durch den Chitinpanzer gebildete Rinne ventral, am besten in dem Raume zwischen den letzten beiden Füssen mit einer kleinen Zange eröffnet und ein Stückchen des Panzers, möglichst *in toto*, heraushebt. Hierzu wähle man weibliche Krebse, um während der Operation von den obersten Schwanzanhängen nicht gestört zu werden, welche bei den männlichen Krebsen so lang sind, dass sie regelmässig sich in jenen Raum hineinlegen und denselben bedecken. Auch scheint mir der zwischen den dritten und vierten Füssen frei bleibende Raum eine etwas grössere Breite zu besitzen, als bei den männlichen Krebsen.

Hat man das Stück des Chitinpanzers herausgehoben und dringt vorsichtig in die Tiefe, so sieht man bei zweckmässiger Beleuchtung die weisslichgrauen Ganglien des Bauchmarkes hindurchschimmern. Hält man sich genau an die hintere Grenze des zweiten Fusspaares, so trifft man mit der Scheere in der Regel auf die Commissur, welche das vierte und fünfte Bauchganglienpaar mit einander verbindet. Ist die Durchschneidung vollzogen, so implantirt man wieder das Stückchen des Panzers und überzieht die Wunde mit warmer Gelatine.

Ein so operirter Krebs zeigt schon nach kurzer Erholungszeit (10 bis 15 Minuten) folgende Erscheinungen: Derselbe schreitet anscheinend ganz normal vorwärts, doch bemerkt man bald, dass es nur die beiden vorderen Fusspaare sind, welche die Fortbewegung be-

werkstelligen, während die beiden hinteren Fusspaare passiv mitgezogen werden und gelähmt sind, d. h. dem Willensimpulse nicht gehorchen. Reizt man seine Oberfläche an Theilen, welche nach vorn vor der Schnittwunde liegen, so reagiren auch nur die nach vorn gelegenen Körpertheile, hier also vornehmlich die Antennen, die Augen, die Scheeren und die zwei vorderen Fusspaare; das Hintertheil aber bleibt unbewegt. Umgekehrt ist das Verhalten bei Reizung des Hintertheils.

Zu schwimmen vermag unser Krebs nicht, so viel man ihn auch dorsal oder ventral reizen möge. Applicirt man die Reizung aber ventral auf den Schwanz, so macht der letztere, entsprechend jedem Reize, eine einmalige, oft sehr kräftige Zuckung, wodurch er sich auf sein Maximum krümmt, ohne aber je dadurch eine Locomotion zu erzielen. Reizt man diesen Krebs mechanisch ventral zwischen den Scheeren, so legt er letztere wie zum Schwimmen nach vorn, aber der Schwanz bewegt sich nicht und demnach muss die Schwimmbewegung auch ausbleiben.

Der Sachverhalt ist demnach der, dass der Vordertheil des Thieres, der natürlich seine Locomotionsfähigkeit behält, vermöge seiner günstigen mechanischen Verhältnisse (zwei normale Fusspaare) sich fortbewegt und den gelähmten Hintertheil so mit sich schleift, dass man bei oberflächlicher Betrachtung die normale Locomotion des Krebses vor sich zu haben glaubt, während thatsächlich die beiden hinteren Fusspaare sammt dem Schwanz ausser Action gesetzt resp. dem Einflusse des Willens des Thieres und der coordinatorischen Innervation entzogen sind.

Es ist bemerkenswerth, dass die Schwimmfüsschen des Schwanzes, obgleich dem Willenscentrum entzogen, ihre rhythmische Bewegung scheinbar unverändert fortsetzen, was übrigens auch Vulpian schon beobachtet hat.

Bei weiterer Prüfung findet man, dass das dritte Fusspaar nicht allein nicht willkürlich, sondern überhaupt nur mangelhaft bewegt werden kann, während das letzte Fusspaar ausgiebige reflectorische Bewegungen macht. Den Grund für das verschiedene Verhalten der genannten Fusspaare werden wir weiter unten erläutern.

Von erheblichem Interesse ist die Durchschneidung der Bauchkette zwischen dem ersten (Unterschlundganglion) und dem zweiten Bauchganglion. Man führt dieselbe so aus, dass man oberhalb des Ursprunges der Scheeren den Chitinpanzer anschneidet, ein Stückchen heraushebt, die darauf sichtbare Längscommissur, welche hier viel weniger tief liegt, als weiter hinten, durchschneidet und das herausgehobene Stückchen Chitinpanzer, wie oben, wieder implantirt, eventuell

indem man, mit einer festen Scheere direct durch den Panzer hindurchdringend, die Längscommissur durchschneidet. Die Wunde wird wieder durch Gelatine geschlossen.

Die erste Folge der Durchschneidung ist eine starke allgemeine Reizung, welche sich darin zeigt, dass die Scheeren sich fest schliessen und der Oeffnung energischen Widerstand entgegensetzen. Die Füsse sind in die wunderlichsten Stellungen gebracht und der Schwanz macht bei einzelnen Individuen rasch auf einander folgende Contractionen, wie es sonst beim Schwimmen zu geschehen pflegt. Zugleich nimmt der Krebs eine sehr merkwürdige Haltung ein, insofern als der Kopf nach vorn und unten gerichtet ist, während der Anfangstheil des Abdomens am höchsten steht. (Diese wunderliche Stellung ist übrigens auch schon von früheren Autoren beschrieben worden.) Allmälig lassen die Reizungserscheinungen nach, der Krebs nimmt die gewöhnliche Bauchlage ein und die Scheeren öffnen sich wieder. Der Kieferapparat ist vollkommen functionstüchtig. In jedem Falle ist die Locomotion aufgehoben, die ganze Vitalität des Thieres erscheint auffallend herabgedrückt und dasselbe geht trotz aller Sorgfalt am folgenden oder nach einigen Tagen zu Grunde, unter allmäliger Erlahmung aller Lebensäusserungen.

An diesem Resultate konnte ich trotz vieler Bemühungen nichts verbessern, lenkte aber allmälig meine Aufmerksamkeit auf die Ursache dieser fatalen Erscheinung.

Zunächst pflegt es, wie man auch die Durchschneidung macht, erheblich zu bluten, da man den vorderen Ast der Sternalarterie, welche an der unteren Fläche der Bauchkette von hinten nach vorn läuft, stets durchschneidet. Doch wird die Blutung bei meiner Methode des Wundverschlusses sehr bald gestillt. Indess steht ohne Zweifel die Athmung still, wenn auch die Kiemen der Kieferfüsse nach der Durchschneidung und am folgenden Tage noch in Bewegung waren, weiterhin aber ebenfalls ihre Bewegungen eingestellt hatten. Damit steht auch in Uebereinstimmung, dass Lémoine und Yung nach Zerstörung des Unterschlundganglions die Kiemenbewegungen aufhören sahen.

Es folgt daraus, dass das Unterschlundganglion, wie auch jene beiden Forscher schon geschlossen haben, das Athmungscentrum enthält, dass das Gros der Athemfasern im Bauchstrange zum zweiten Bauchganglion zieht, um durch dasselbe in die Kiemen der Kiemenkammer zu treten, während die Fäden für die Kiemen der Kieferfüsse direct aus dem ersten Ganglion an die Peripherie gelangen. Stellen diese Kiemen am Tage nach der Durchschneidung des Bauchstranges ihre Thätigkeit ebenfalls ein, so ist das die Folge des allgemeinen Darniederliegens der Lebensthätigkeit.

Unter diesen Umständen dürfte man über das, was hier erreicht worden ist, vorläufig nicht hinauskommen.

Nur folgende Erscheinung glaube ich mit Sicherheit aus dem Versuchsresultat hervorheben zu können. Wenn die Scheeren sich geöffnet haben, so kann man beobachten, dass dieselben zwar in allen ihren Theilen beweglich sind, dass aber der Schluss derselben ausserordentlich mangelhaft ist. Man kann ruhig seinen Finger zwischen die Arme dieser Scheere stecken, ohne dass man Gefahr läuft, Schaden zu nehmen; die Schlussfähigkeit ist erheblich herabgesetzt. Befinden sich die Wurzeln für die Nerven der Scheere, wie die Anatomie lehrt, in dem zweiten Bauchganglion, so ist nicht zu verstehen, weshalb die Scheere in ihrer Innervation leiden soll, wenn man die Längscommissuren oberhalb dieses Ganglions durchschnitten hat. Da dies nun doch der Fall ist, so muss man schliessen, dass die Innervation der Scheerenmuskeln nicht nur in dem zweiten Bauchganglion wurzelt, sondern dass dieselbe höher hinaufreicht in das erste Bauchganglion, das Unterschlundganglion; insbesondere scheinen es die Scheerenschliesser zu sein, welche dort ihre nervöse Wurzel haben.

Durchschneidet man die Bauchkette unterhalb der Scheeren resp. in dem Raume zwischen diesen und dem ersten Gehfusspaare, so erfolgt zunächst auch wieder eine Reizung mit der eigenthümlichen Stellung der Beine und des Körpers, welche sich aber sehr bald wieder ausgleicht, um einem Zustande Platz zu machen, in welchem der Krebs zwar nicht zu schwimmen vermag, aber er macht Ortsbewegung, soweit es mit den Scheerenfüssen möglich ist, die Scheeren schliessen vorzüglich und die Kiemenbewegungen sind in bester Verfassung, ebenso wie die gesammte Vitalität dieses Thieres.

Dieser Versuch, bei welchem die genannte Arterie ebenfalls durchschnitten wird, dürfte gleichfalls beweisen, dass es in dem vorausgehenden Versuche die Unterbrechung der Athmung ist, welche das Leben des Thieres beschränkt; dass wir daher mit gutem Recht das Athmungscentrum in das Unterschlundganglion zu verlegen haben. Ebenso wurzeln in diesem Ganglion die Nerven für den gesammten Kieferapparat, was dadurch bewiesen ist, dass derselbe niemals gelähmt ist, weder wenn man die Längscommissur oberhalb, noch wenn man sie unterhalb des ersten Bauchganglions durchschneidet.

Wir haben oben (S. 47) schon gesehen, dass Käfer (*Blatta orientalis*, *Carabus auratus* u. a.) regelmässige Ortsbewegungen machen nach Abtragung des dorsalen Schlundganglions und ebenso nach Abtragung des ganzen Kopfes, d. h. wenn das obere und untere Schlundganglion entfernt werden (das untere Schlundganglion liegt bei den Käfern stets noch im Kopfe). Es erschien von Interesse, zu sehen,

wie sich die Beweglichkeit des Käfers gestaltet, wenn man auch das erste Brustganglion, d. h. nach der allgemeinen Nomenclatur das zweite Bauchganglion, mit entfernt.

Hierzu hat man nur nöthig, das nächste Körpersegment, den Prothorax, abzutragen. Auch auf seinen zwei Beinpaaren (das erste Beinpaar wurzelt im Prothorax) läuft unser Käfer, nur mit der natürlichen Einschränkung, welche ihm eben durch den Ausfall eines Beinpaares auferlegt war. Selbst nach Entfernung des Mesothorax machte der Rest des Körpers auf seinem einen Beinpaare Anstrengungen zur Ortsbewegung, welche in Folge der mechanischen Schwierigkeiten natürlich mangelhaft ausfallen. Aber die Fähigkeit zur Locomotion ist unverkennbar auch in diesem weit rückwärts gelegenen Körpersegmente vorhanden.

§. 2.

Asymmetrische (einseitige) Durchschneidungen des Bauchmarkes.

Die Technik dieser Versuche ist gleich jener, die oben schon beschrieben worden ist: mit Zange oder fester Scheere wird die Chitinschale dort eröffnet, wo man das Nervensystem anfassen will, die Durchschneidung gemacht, das herausgehobene Stück der Schale wieder eingesetzt und flüssige Gelatine darüber gegossen.

Ich hatte die Absicht, die Längscommissur zwischen dem fünften und sechsten Bauchganglion einseitig zu durchschneiden, als ein allgemeines Beispiel einer solchen Durchschneidung. Im Besonderen aber interessirte mich die Durchschneidung der Längscommissur zwischen dem ersten und zweiten Bauchganglion.

So einfach das Alles aussieht, so schwer ist die Ausführung, denn nach Abhebung der Chitinschale hat man eine graue Masse vor sich, in der man sich schwer zurechtfinden kann: grau ist der Muskel, grau ist der Nerv, grau ist das Blut! Will man den Bauchstrang finden, so gelingt es nur in der Weise, dass, nachdem man mit einem mit Kochsalzwasser getränkten Schwämmchen ein wenig in die Tiefe gedrungen ist, man die Bauchganglien aufsucht, welche weisslich aus dem grauen Chaos hervorleuchten. Bei aufmerksamer Betrachtung derselben kann man die abgehende Längscommissur dann sehen und eine Strecke verfolgen, aber dieselbe tadellos einseitig zu durchschneiden, ist mir nicht gelungen, obgleich ich in solchen Dingen ziemliche Uebung habe. (Die doppelseitige Durchscheidung der Längscommissuren ist dagegen ein einfaches Unternehmen!)

Ich habe diesen Plan aufgegeben und versuchte mein Ziel zu erreichen, indem ich ein Bauchganglion halb abtragen wollte. Dieser Versuch ist ausführbar, aber ich hatte in keinem Falle die Garantie, dass wirklich nur die Hälfte und nicht mehr oder weniger abgetragen war — sonst hatte dieser Versuch an dieser Stelle keinen Werth für mich. Schliesslich kam ich zu der Einsicht, dass es im ganzen Bauchstrang nur eine einzige Stelle giebt, wo man Aussicht hat, diesen Versuch befriedigend auszuführen: Wenn der Leser die Abbildung des Bauchstranges betrachtet, so wird er sehen, dass zwischen der das vierte und fünfte Bauchganglion verbindenden Commissur eine kleine Oeffnung sich zeigt (s. Fig. 4), wo die beiden Commissuren aus einander gehen und einen Spalt zwischen sich fassen, durch welchen die starke *Arteria sternalis*, direct vom Herzen kommend, durch das Nervensystem hindurch sich den Weg bahnt[1]).

Diese Oeffnung liegt, von aussen betrachtet, zwischen dem zweiten und dritten Gehfusse, näher jenem als diesem. Hier hat man also die Schale in genügender Ausdehnung abzuheben. Nach Abtupfen der sich mit vordrängenden Gewebe und Flüssigkeiten sieht man das vierte und fünfte Ganglion und zwischen beiden in der Tiefe einen weisslichen kleinen Ring — das ist die Oeffnung, welche sich in der Chitinlage befindet, die das Nervensystem vom Bauchinhalte abgrenzt und aus welcher die Arterie herauskommt, um durch das correspondirende Loch der Commissur zu treten. Hier kann man die Commissur einseitig durchschneiden! Leicht ist die Ausführung gerade nicht, aber sie scheint mir bequemer, wenn man den Krebs so hält, dass sein Leib nach der Bauchseite etwas convex gebogen ist.

Ein so operirter Krebs weicht in seinen Bewegungen gar nicht von einem normalen ab: er kriecht ganz normal und vermag ebenso regelrecht zu schwimmen; keinesfalls macht er Zwangsbewegungen. Wenn man seine Kriechbewegungen genau betrachtet, so sieht man, dass der letzte und vorletzte Fuss der Coordination entzogen sind.

Reizt man den Schwanz auf der Seite der Durchschneidung (am besten, indem man den Krebs mit nach oben gerichtetem Bauche in der linken Hand hält) durch Zusammenpressen desselben, so erfolgt eine einfache tonische Contraction des Schwanzes. Reizt man in gleicher Weise den Schwanz auf der unversehrten Seite, so treten eine

[1]) Auf den Gedanken, die einseitige Durchschneidung an dieser Stelle zu machen, war ich vollständig selbständig gekommen, fand indess bei späterer Durchsicht der Litteratur (s. oben), dass V. Lémoine diesen Versuch schon vor mir ausgeführt hat. Doch war dort von einer besonderen Verwerthung desselben keine Rede.

Reihe typischer Schwimmbewegungen auf, wie unter normalen Verhältnissen. Die Beobachtung konnte noch sechs Tage nach der Operation an dem sehr lebhaften Thiere wiederholt werden.

Dieser Versuch ist sehr bemerkenswerth, seine Wichtigkeit tritt uns recht deutlich indess erst dann vor Augen, wenn wir ihn gegenüberstellen jenem Versuche, wo die eine Dorsoventralcommissur durchschnitten war und die Schwimmbewegungen eintreten sowohl bei Reizung auf der Seite der Verletzung wie nach Reizung der unverletzten Seite.

Weitere Reizversuche werden weiterhin im Zusammenhange mit anderen Beobachtungen mitgetheilt werden.

Wenn ich oben bemerkt habe, dass man halbseitige Durchschneidungen in der Bauchkette nur an der angegebenen classischen Stelle machen kann, und wenn ich hinterher doch die halbseitige Zerstörung eines Ganglions auszuführen bemüht bin, so könnte der Leser darin einen flagranten Widerspruch erblicken. Das wäre indess doch ein Irrthum; es kommt eben Alles darauf an, welchen Zweck man anstrebt: Will man die Beziehungen der beiden Seiten des Körpers zu einander aufdecken, etwa ihre Leitungsbahnen, so kann man nur solche Durchschneidungen brauchen, wie sie ausschliesslich an jener einen Stelle ausführbar sind. Sollen aber einfache Beziehungen der Innervation eines Ganglions zu Muskeln derselben Seite erforscht werden, so kann man sich an jedes Ganglion wenden, obgleich der Versuch stets etwas unvollkommen bleibt, indess doch annähernd wenigstens das angestrebte Ziel zu erreichen gestattet.

Um zu sehen, ob, wie oben geschlossen worden ist, die Scheere mit ihrer Innervation zugleich in dem Unterschlundganglion wurzelt, habe ich nach Freilegung dieser Gegend die untere Abtheilung des genannten Ganglions rechterseits mit glühender Nadel zerstört und glaube, eine erhebliche Schwächung des rechten Scheerenschlusses gesehen zu haben. Doch ist, wie ebenfalls schon oben bemerkt, die Beurtheilung des Resultates hier ausserordentlich schwer. Der Kieferapparat derselben Seite ist gelähmt.

Eine weitere Complication liegt noch darin, dass das Unterschlundganglion des Krebses, wie die Fig. 4 zeigt, zweifellos sich aus mehreren Ganglien zusammensetzt.

Zwölftes Capitel.

Reizungsversuche innerhalb des Centralnervensystems.

§. 1.

Die Versuche.

Man pflegt seit langer Zeit elektrische Reizungen innerhalb des Centralnervensystemes der Wirbelthiere zu machen und man hat auf diesem Wege nicht allein brauchbare, sondern äusserst wichtige Resultate erhalten, wobei ich in erster Linie an die fundamentalen Reizungsversuche auf der Hirnrinde der höheren Wirbelthiere erinnere. Nichtsdestoweniger ist man dort ausser Stande, obgleich man es gern gewollt hat, eine wirklich isolirte Reizung bestimmter Elemente vorzunehmen.

Die Ausführbarkeit eines solchen Reizversuches kommt ausschliesslich den Wirbellosen zu, wo die Ganglien durch deutlich isolirte Verbindungen (Commissuren) mit einander in Verbindung stehen, welche wie eine periphere Nervenfaser isolirt gereizt werden können. So viel ich die Verhältnisse bisher übersehe, sind es wiederum die geschwänzten Crustaceen, insbesondere unser Flusskrebs, der sich in erster Linie für derlei Versuche eignet. Ein solcher Versuch ist nur an zwei Stellen tadellos ausführbar, nämlich einmal an der Dorsoventralcommissur und zweitens an der Commissur zwischen dem vierten und fünften Bauchganglion, die ich weiterhin kurzweg als die Längscommissur bezeichnen will, schon weil eine andere gar nicht in Betracht kommt. Bei der Wichtigkeit des Gegenstandes habe ich diese Versuche in ein besonderes Capitel herausgenommen und werde daran anschliessen Beobachtungen über den Effect peripherer Reizungen nach Durchschneidung jener Commissuren, deren Resultate theilweise schon oben mitgetheilt worden sind.

Im Allgemeinen möchte ich hierbei bemerken, dass es sich zunächst um die ersten orientirenden Versuche handelt und dass ich weiterhin diese Arbeit noch fortzusetzen gedenke.

Um die Dorsoventralcommissur elektrisch reizen zu können, pflege ich folgendermaassen zu verfahren: Zunächst wird der Rückenschild aufgebrochen und das Herz herausgeschnitten; hierauf wird, wie oben angegeben, das Dorsalganglion freigelegt und die Chitinschale nach unten hin in grösserer Ausdehnung entfernt. Man findet in dem von Flüssigkeit nunmehr freien Gesichtsfelde mit Leichtigkeit die beiden Commissuren, welche beide, aber selbstredend einzeln, an feinem Faden

befestigt werden. Ihrer völlig isolirten Reizung steht nichts mehr im Wege: sie werden über feine Hakenelektroden gebrückt, welche zu einem kleinen Inductorium gehen, in dessen primärem Kreise sich eine 24gliedrige Noë'sche Thermosäule befindet.

Wenn man die eine Commissur auf diese Weise reizt, so erhält man neben Bewegung des Schwanzes ausnahmslos Bewegungen der Extremitäten auf beiden Seiten. Es ist weiterhin nicht gelungen, den Reiz so klein zu machen, dass man die Extremitäten nur der einen Seite zucken sah, sondern, wenn der Reiz einen Effect hervorrief, so war derselbe stets doppelseitig.

Dieses Resultat hatte ich vorausgesetzt und zwar auf Grund der Vorstellungen, die ich mir über das Zustandekommen der Zwangsbewegungen gebildet habe und auf die ich weiterhin zurückkommen werde. Doch wünschte ich hier schon die Aufmerksamkeit des Lesers auf diesen Punkt zu richten.

Die Isolirung der Längencommissur geschieht in ganz ähnlicher Weise: Nach Entfernung des Herzens wird die Gegend unterhalb des zweiten Gehfusspaares geöffnet und die Commissur aufgesucht, welche in dem jetzt fast trockenen Gesichtsfelde ohne Schwierigkeit aufzufinden ist. (Wenn man die Ausschaltung der Circulation unterlässt, so ist das Gesichtsfeld fortwährend von Flüssigkeit überschwemmt und eine isolirte Reizung der Commissuren ausserordentlich viel schwieriger, ohne dass ich sie deshalb für unausführbar halten will. Das hier eingeschlagene Verfahren erleichtert die Ausführung des Versuches erheblich.) Mit einem feinen Unterbindungshaken wird die Commissur der einen Seite möglichst nahe dem vierten Ganglion mit einem Faden versehen und unterhalb dieses Ganglions durchschnitten. Die Commissur der anderen Seite bleibt entweder unverletzt oder man durchschneidet sie ebenfalls.

Bei der Kürze der Längencommissur liegt die Schwierigkeit darin, wirklich isolirt zu reizen, weshalb man mit aller Umsicht dafür zu sorgen hat, dass der Strom nicht auf die Nachbargebilde übergeht. Am meisten hat man sich, wie stets in solcher Lage, vor zu starken Strömen zu hüten.

Mit Berücksichtigung aller dieser Gesichtspunkte war das Resultat der Reizung in allen Fällen, sei es, dass die Längscommissur der anderen Seite erhalten oder unterbrochen war, regelmässig folgendes: Es zuckt der Schwanz, ferner die beiden letzten Füsse derselben Seite und der letzte Fuss der gegenüberliegenden Seite[1]).

[1]) Diesen Versuch hatte auch Lémoine schon ausgeführt und kurz angegeben, dass man Bewegungen nur unterhalb der Durchschneidungsstelle zu sehen bekommt.

Den vorletzten Fuss der gegenüberliegenden Seite habe ich niemals in Bewegung gesehen. Ob es sich bei diesem immerhin auffallenden Ergebnisse um einen Mangel der Technik handelt oder um ein physiologisches Verhältniss, habe ich bisher nicht zu entscheiden vermocht.

Hierbei möchte ich noch hervorheben, dass auch der erste und zweite Gehfuss der gegenüberliegenden Seite niemals in Bewegung gerathen, in dem Falle, wo die Commissur dieser Seite unverletzt geblieben war.

Disponirt man den Versuch so, dass die Commissur oberhalb des fünften Bauchganglions auf den Faden genommen wird und reizt man diese Commissur nunmehr central, so gerathen sämmtliche Anhänge incl. Schwanz in Bewegung mit Ausnahme der beiden letzten Füsse derjenigen Seite, deren Commissur durchschnitten worden war.

Wenn man bei einem Krebse die Längscommissur z. B. rechts durchschneidet und ihn durch entsprechende Behandlung am Leben und in gutem Zustande erhält, so bemerkt man, wie oben schon erwähnt, in seiner allgemeinen Beweglichkeit keinen Defect, ebensowenig in seiner Schwimmfähigkeit. Betrachtet man seine Bewegungen indess genauer, so sieht man, dass die beiden letzten Beine der rechten Seite an den coordinatorischen Bewegungen der übrigen Extremitäten nicht theilnehmen; dass sie sich indess bewegen, doch unter sich auch verschieden und zwar so, dass der vierte Fuss nur sehr seltene Bewegungen macht, während der fünfte Fuss sich häufiger und ausgiebiger bewegt.

Diese Beobachtung steht vollkommen im Einklange mit jenen, die bei der doppelseitigen Durchschneidung dieser Commissur gemacht worden waren; die Bewegungen des vierten Fusses sind so geringfügig, dass ich längere Zeit an eine völlige Paralyse desselben geglaubt habe; doch habe ich mich durch fortgesetzte Untersuchungen überzeugt, dass der vierte Fuss sich ebenfalls bewegt, aber doch sehr viel weniger energisch, als der fünfte. Wenn man die linke Körperseite dieses Krebses mechanisch reizt, wozu ich aus naheliegenden Gründen den fünften Fuss wählte, der entweder mit zwei Fingern oder mittelst einer Pincette zusammengepresst wurde, so erfolgen zunächst Bewegungen sämmtlicher Anhänge der linken Seite, darauf auch Bewegungen der Anhänge der rechten Seite, soweit sie sich oberhalb der Schnittstelle befinden, dann rhythmische Schwanzbewegungen und schliesslich Bewegung des fünften Fusses rechterseits (von dem vierten Fusse wollen wir ganz absehen). Das mag das Schema eines solchen Reizversuches sein, worin indess in der Reihenfolge der Erscheinungen mancherlei Ausnahmen vorkommen, nur dürfte allgemein gelten, dass der Uebergang der Erregung von dem fünften Fusse der unver-

letzten Seite auf den fünften Fuss der verletzten Seite stets schwieriger erfolgt, als auf alle anderen Extremitäten.

Oefter fehlt bei dieser Reizung, namentlich wenn man nicht den fünften Fuss, sondern einen anderen Fuss oder den Schwanz wählt, der Uebergang der Erregung auf den fünften Fuss (um den allein es sich nur handeln kann) der rechten Seite.

Trotzdem erscheint es mir principiell wichtig, dass ein solcher Uebergang der Erregung überhaupt zu Stande kommt.

Reizt man das linke Schwanzende, wie oben beschrieben, so sieht man neben den Schwimmbewegungen des Schwanzes die Bewegungen sämmtlicher Extremitäten, mit Ausnahme der beiden letzten Füsse rechts, also unterhalb der Durchschneidung.

Reizt man das Schwanzende der rechten Seite in gleicher Weise, so habe ich niemals Schwimmbewegungen, sondern stets nur eine einmalige Contraction des Schwanzes gesehen, ohne dass die Extremitäten der einen oder anderen Seite theilnehmen.

Es besteht also vorläufig in der Einwirkung auf die Schwanzbewegung ein ganz bestimmter Unterschied, je nachdem bei unserem Krebse das linke oder das rechte Schwanzende gereizt worden ist.

Reizt man den ersten und zweiten Schwimmfuss rechts andauernd, so kommt es zu einer kurzen Rhythmik der Schwanzbewegung, zugleich aber zu Bewegungen der Extremitäten der ganzen linken Seite und der rechten Seite oberhalb des Schnittes. Im Allgemeinen möchte ich zu dieser Versuchsreihe bemerken, dass die Resultate nicht immer gleichmässig sind; dass das, was ich hier gegeben habe, eine Auslese aus den höchsten Leistungen der Reihe darstellt.

Durchschneidet man die Dorsoventralcommissur der rechten Seite und erhält den Krebs am Leben, so sieht man ihn sehr bald die Kreisbewegung nach der linken Seite antreten. Reizt man ihn irgendwo rechts oder links, so treten stets sämmtliche Anhänge beider Seiten in Thätigkeit, eventuell kommt es auch zu Schwimmbewegungen des Schwanzes.

Macht man den Versuch analog zu dem obigen so, dass man das Schwanzende links oder rechts reizt, so bekommt man von beiden Stellen aus und mit gleicher Leichtigkeit, so weit man sehen kann, Schwimmbewegungen des Schwanzes, d. h. hier besteht dieser Unterschied zwischen rechts und links, wie oben, in keiner Weise.

§. 2.

Theoretische Betrachtungen.

Unter den vielfachen Bewegungen treten die Schwimmbewegungen des Schwanzes durch ihre Rhythmik als besonders eigenartig und charakteristisch hervor. Dass dieselbe durch elektrische Reizung der Dorsoventralcommissur oder einer Längencommissur der Bauchkette zu Stande kommt, ist nicht auffallend, aber um so mehr, wenn sie unter scheinbar gleichen Bedingungen peripherer reflectorischer Erregung einmal ausfällt und das andere Mal erscheint, wie bei dem Krebse, dessen Bauchcommissur einseitig durchschnitten war. Wenn man die Beobachtung genauer zergliedert, so zeigt sich, dass der Reiz in dem negativen Falle das Dorsalganglion nicht erreicht, in dem positiven Falle aber daselbst landet. Dem entsprechend fällt der analoge Versuch bei dem Krebse mit einseitiger Durchschneidung der Dorsoventralcommissur stets positiv aus, welches Schwanzende man auch reizen möge, denn von beiden Seiten erreicht der Reiz das Dorsalganglion, was daraus hervorgeht, dass die Extremitäten beider Seiten leicht und unisono in Bewegung gerathen.

Damit stimmt aber auch überein, dass die Schwimmbewegung stets fortfällt, wenn das Dorsalganglion entfernt wird; dass sie vorhanden ist, selbst für den Fall, dass es mit der Bauchkette nur mit einer Commissur in Verbindung geblieben ist, wie früher schon gezeigt worden war. Die Schwimmbewegung mit ihrem ausserordentlich complicirten Mechanismus der gleichzeitig in bestimmter Weise angeordneten Extremitätenbewegung hat sonach ihr ausschliessliches Centrum im Dorsalganglion.

Man sieht aber weiter, dass der Uebergang der peripheren Erregung von einer Seite des Körpers auf die andere Seite sehr rasch erfolgt, wenn das Dorsalganglion vorhanden ist und den Verkehr beider Körperseiten mit einander vermittelt, während der directe, so zu sagen lineare Uebergang von einer Seite zur anderen, wenn das Dorsalganglion fehlt, sich ausserordentlich schwierig vollzieht, d. h. auf dem letzteren Wege hat der Reiz trotz des viel kürzeren Weges grössere Widerstände zu überwinden, was man auch so auffassen kann, dass das Dorsalganglion für den von der Peripherie kommenden Reiz eine höhere Erregbarkeit besitzt, als sie die Ganglien der Bauchkette zeigen. So kann es kommen, dass die kurzen Querwege in der Bauchkette, deren Vorhandensein wir durch die elektrische Reizung zweifellos dargethan haben, von den physiologischen Erregungen eventuell gar nicht betreten werden.

Aber noch eine andere Betrachtung drängt sich auf, wenn wir jene Resultate der Reizung der Längencommissur nochmals genauer durchmustern, bei der wir nur Bewegungen in den unterhalb der gereizten Commissur gelegenen Extremitäten beiderseits gesehen haben, während oberhalb der Reizstelle der anderen Seite alles in Ruhe blieb, obgleich doch die anatomischen Verbindungen nicht allein nach hinten, sondern auch nach vorn ziehen. Würden wir im Gegensatze dazu dasselbe fünfte Bauchganglion von der folgenden Commissur ansprechen, die oberhalb des sechsten Ganglions abgebunden worden wäre, so würde zweifellos auf der anderen Seite nicht nur die gegenüberliegende Extremität zucken, sondern sicherlich auch die anderen weiter nach vorn gelegenen Anhänge in Bewegung gerathen.

Für die periphere Nervenfaser wissen wir, dass ihre Leitung eine doppelsinnige ist; für die intercentrale Faser einen anderen Leitungsmodus vorauszusetzen, haben wir keine Veranlassung, hingegen können in den Beziehungen der Nervenfasern zu den Nervenzellen Vorrichtungen getroffen sein, welche die Leitung der Erregung nur in einer Richtung gestatten und zwar die Leitung des motorischen Impulses in centrifugaler Richtung, wie wir das in unserem Versuche gesehen haben. Es erscheint weiterhin nur ein natürlicher Schluss, anzunehmen, worauf auch schon Manches in den bisher mitgetheilten Versuchen hindeutet, dass die sensible Erregung sich nur in centripetaler Richtung fortzupflanzen vermag. Uebrigens hoffe ich bei Beschaffung ausreichenden Materials hierzu einen eindeutigen Versuch ausführen zu können.

Dass die Leitung der Erregung in dem dem Bauchmarke der Wirbellosen analogen Rückenmarke der Wirbelthiere nicht doppelsinnig, sondern einsinnig geschieht, hat jüngst J. Bernstein beobachtet[1]), da er fand, dass die negative Schwankung des Nervenstromes durch das Rückenmark des Frosches sich nur entwickelt auf dem Wege von der sensiblen zur motorischen Rückenmarkswurzel, nicht aber in umgekehrter Richtung.

---

[1]) Ueber reflectorische negative Schwankung des Nervenstromes und die Reizleitung im Reflexbogen. Archiv für Psychiatrie und Nervenkrankheiten, Bd. 30. S. 651, 1898.

Dreizehntes Capitel.

Zwangsbewegungen nach Abtragung des Gehirns.

In dem Buche über die Fische theilte ich folgenden Versuch mit, den ich, so viel ich mich erinnere, etwa im Jahre 1886 oder 1887 aufgefunden hatte: Wenn man einen Haifisch (*Scyllium catulus* oder *canicula*) durch Abtragung des Mittelhirns in die Kreisbewegung zwingt, ihn darin wenigstens zehn Stunden herumschwimmen lässt und dann köpft, so verbleibt der geköpfte Haifisch in derselben Kreisbewegung, welche der kopftragende Fisch vorgeschrieben hatte. Das Alles, obgleich man durch einseitige Verletzung des Rückenmarkes selbst, diese Kreisbewegung niemals zu erzeugen vermag.

Diesen Versuch habe ich selbständig und unabhängig von jeder äusseren Anregung aufgefunden ohne Kenntniss davon, dass ganz kurz vorher (etwa ein Jahr) R. Dubois den gleichen Versuch an Käfern gemacht und im Herbste 1885 veröffentlicht hatte.

Dubois berichtet darüber Folgendes[1]):

Dans le courant de cet été, j'ai été conduit par d'autres recherches à l'étudier l'influence des lésions des centres nerveux des insectes sur la motilité; les individus qui ont servi aux expériences étaient des coléoptères du genre pyrophore.

Parmi les remarques intéressantes que nous avons faites, il en est un certain nombre qui ont été déjà signalées par les expérimentateurs qui nous ont précédé dans cette voie.

Les faits que nous croyons nouveaux nous ont été révélés par l'emploi de la méthode graphique qui, à notre connaissance, n'a pas encore été appliquée à ce genre de recherches.

Nous plaçons sous les yeux de la société un certain nombre de tracés obtenus en faisant marcher, sur du papier recouvert d'une mince couche de noir de fumée, des pyrophores chez lesquels on avait provoqué diverses lésions des centres nerveux à l'aide des fines aiguilles, par dilacération ou par cautérisation ignée.

Nous résumons ici rapidement les conclusions que l'ont peut tirer de ces tracés.

Si l'on enfonce une aiguille rougie dans la région, où est situé le ganglion frontal, l'insecte donne aussitôt des signes manifestes d'in-

[1]) *R. Dubois, Application de la méthode graphique à l'étude des modifications imprimées à la marche par les lésions nerveuses expérimentales chez les insectes. Compt. rend. de la société de Biologie (8) T. II, 1885, p. 642.*

coordination motrice mis en évidence par l'enchevêtrement inextricable des petits traits produits par l'application et le glissement des pattes sur le papier enfumé. A l'incoordination motrice paraît s'ajouter une perte complète de la notion des objets extérieurs: si l'insecte rencontre un obstacle, au lieu de chercher à le tourner ou à le franchir, comme il fait à l'état normal, il se heurte contre cet obstacle et parfois même recule un peu pour se jeter encore, la tête la première sur l'objet placé devant lui.

La section transversale pratiquée à l'aide d'un couteau linéaire à cataracte entre le ganglion frontal et les ganglions cérébroïdes donne lieu aux mêmes effets.

Si l'on pique avec l'aiguille rougie la partie qui correspond à la région antérieure de la commissure qui réunit les ganglions cérébroïdes, ou si l'on coupe cette commissure par une section médiane dirigée d'avant en arrière, on observe quand l'opération est bien faite un mouvement de recul qui peut persister très longtemps mais qui n'est pas constant, l'insecte retrouvant assez rapidement, soit d'une manière définitive, soit transitoirement, la faculté de marcher en avant. L'équilibre de l'insecte peut être légèrement modifié comma le montre de tracé; mais, en général, il est normal ainsi que la direction du mouvement de marche: bien que l'insecte marche en arrière, il peut tourner ou se diriger en ligne droite à volonté.

L'examen d'un tracé permet de reconnaître immédiatement qu'il s'agit, par l'exemple, d'une lésion du ganglion céréboïde du côté droit; on comprend facilement par l'étude des traits tracés par l'insecte que celui-ci est fortement penché du côté opposé à la lésion, les membres ont affaissés de ce côté et les mouvements qu'ils exécutent sont loin d'avoir l'amplitude de ceux qui ont effectués par les membres placés du côté de la lésion: en revanche les mouvements du côté opposé à la lésion sont plus rapides, le nombre de points tracés par les extrémités des pattes étant plus grand de ce côté du tracé. Malgré cette compensation de l'amplitude par le nombre des mouvements, l'insecte est irrésistiblement entraîné du côté opposé à la lésion, et décrit des courbes d'une grande régularité. Parfois cependant il pivote complètement sur lui-même et le tracé présente alors l'aspect de figures circulaires dont le centre correspond à l'extremité des élytres.

Une lésion du ganglion céréboïde gauche présente un aspect et des caractères diamétralement opposés, mais de même ordre.

Ces tracés pathologiques diffèrent absolument de ceux que l'on obtient en faisant décrire des courbes à un insecte normal; on obtient facilement ce résultat avec les pyrophores, en les faisant marcher dans l'obscurité, après avoir obturé avec une boulette de cire opaque une des

lanternes du prothorax, l'insecte se dirige alors du côté éclairé, mais il donne dans ces conditions un tracé symmétrique tout en décrivant des courbes parfois très accentuées.

La marche normale de l'insecte s'effectue d'ordinaire en ligne droite et le tracé qu'il donne est tout à fait caractéristique de l'espèce d'insecte mis en expérience.

Mais il est un point important sur lequel il est nécessaire d'appeler dès à présent l'attention, je veux parler de ce que l'on observe quand, après avoir lésé un des ganglions cérébroïdes et imprimé ipso facto un mouvement de rotation à l'insecte, on vient à le décapiter. On est frappé de le voir conserver l'allure qui lui a été imprimée après l'ablation de la lésion qui a déterminé précisement cette allure particulière.

L'insecte privé du cerveau blessé qui a déterminé les troubles moteurs continue à obéir à l'impulsion caractéristique qu'il a reçus d'un centre nerveux qui n'existe plus.

Cette expérience met en défaut le célèbre adage: „causa ablata, tollitur effectus".

Elle détruit en même temps cette hypothèse plus d'une fois émise que c'est sous l'influence d'une acte psychique purement cérébral que l'insecte tourne en rond: on a dit souvent, en effet, que dans ces conditions „l'animal blessé fuyait sa lésion".

Pour nous, l'impression transmise par le ganglion cérébroïde lésé provoque immédiatement dans les parties placées sous la dépendance des modifications permanentes. L'ordre transmis est conservé et exécuté alors même que l'organe d'où il est parti n'existe plus.

Cette expérience à été répétée avec d'autres insectes, elle est facile à exécuter sur les coléoptères du genre Dytiscus; non seulement la modification rotatoire se maintient pendant la marche après ablation du ganglion cérébroïde lésé et de la tête tout entière, mais elle persiste également au sein de l'eau pendant l'acte de la natation.

Nous avons noté, en outre, ce fait singulier: c'est qu'un de ces insectes, ainsi décapité, exécuta pendant quelques instants des mouvements incohérents, puis resta immobile pendant plusieurs minutes; au bout de dix minutes environ, les mouvements se reproduisirent et cette fois l'insecte effectua en nageant des mouvements en cercle parfaitement réguliers.

Ich habe die ganze Beschreibung dieser Versuche wiedergegeben, aus denen für uns neu ist die Erscheinung, dass der geköpfte Käfer, wenn er vorher in Kreisbewegung sich befand, diese Kreisbahn fortsetzt. Das ist derselbe Versuch, den ich unabhängig von Dubois bei dem Haifische aufgefunden hatte, nur mit dem einen Unterschiede,

dass der geköpfte Käfer die Kreisbewegung sogleich nach der Köpfung wiederholt, was der Haifisch erst nach 10 Stunden thut.

Dubois hat seine Versuche am *Dytiscus marginalis* ausgeführt. Mir standen zahlreiche Exemplare des Goldkäfers (*Carabus auratus*) zu Gebote, den ich für alle diese Versuche bevorzuge. Ich habe jenen Versuch wiederholt und bin in der Lage, ihn vollkommen bestätigen zu können: Durch halbseitige Abtragung des Dorsalganglions hatte ich den Goldkäfer in die Kreisbewegung gezwungen, liess ihn eine Anzahl Kreise laufen — etwa zwei Minuten lang —, darauf erfolgte die Köpfung und der geköpfte Käfer behielt die Kreisbewegung bei.

Beim Haifische habe ich erklärt, dass das Rückenmark die ihm vom Gehirn aufgedrungene Zwangsbewegung erlernt und nach zehnstündiger Uebung so festhält, dass sie in derselben verbleibt, selbst nach Entfernung ihrer Lehrmeisterin.

Für den Käfer habe ich keine Veranlassung, eine andere Erklärung zu suchen, nur müsste ich hinzufügen, dass sein Bauchmark impressionabler ist, daher schneller auffasst und behält als der Haifisch.

Man kann endlich ganz ebenso wie für die Fische voraussagen, dass dieser Versuch nur ausführbar ist bei denjenigen Arthropoden, deren Bauchmark die Locomobilität seiner Metameren noch erhalten hat. Unter den Crustaceen also nur bei der Mauerassel, aber nicht bei den Krebsen.

Dritte Abtheilung.

Theoretischer Theil.

Erstes Capitel.

Das Gehirn der Wirbellosen.

Da unsere Wissenschaft mit dem Studium der Wirbelthiere begonnen hat, so bringt es diese Entwickelung mit sich, dass wir unter Gehirn immer nur das Gehirn der Wirbelthiere verstehen, welches selbst physiologisch dadurch gegeben ist, dass es die Functionen des morphologisch bestimmten Centraltheiles enthält, welcher in der Schädelkapsel gelegen ist. Die Bestimmung des Gehirns der Wirbelthiere ist also eine rein anatomische und eine physiologische Definition desselben stand noch aus, bis eine solche von mir vor einigen Jahren gegeben worden ist[1]).

Wenn wir nunmehr dazu übergehen, diesen Ausdruck „Gehirn" auf die Wirbellosen zu übertragen, so muss dieses etwaige Gehirn der Wirbellosen auch die wesentlichen Eigenschaften des Wirbelthiergehirns besitzen, sonst hätte die gleiche Bezeichnung keine Berechtigung.

Die Morphologie benutzt zur Bestimmung des Gehirns der Evertebraten ein Merkmal, welches sie wiederum von dem Wirbelthiergehirn entlehnt hat: Gehirn ist im Allgemeinen dasjenige Ganglion, aus welchem die Nerven der höheren Sinnesorgane (Auge, Ohr) ihren Ursprung nehmen. Man sollte glauben, dass diese einfache Formel vollkommen ausreichen müsste, um im gegebenen Falle jedesmal ein Gehirn bestimmen zu können. Indess scheinen hierbei Schwierigkeiten zu bestehen, denn die Ansichten der Morphologen gehen über das, was bei den Wirbellosen Gehirn ist, vielfach aus einander.

Zum Beweise dafür wollen wir die Ansicht einiger der leitenden morphologischen Schriftsteller hier wiedergeben. Leydig sagt hier-

[1]) Die Fische etc. 1888, S. 106.

über Folgendes: „Meines Erachtens müssen wir uns aber eine bestimmte Ansicht darüber zu bilden suchen, ob wir die über dem Schlunde liegende Partie und den unter demselben befindlichen Knoten, sowie die vereinigenden Commissuren zusammen als Gehirn erklären oder das *Ganglion infraoesophageum* nicht mehr dazu zählen sollen. Weiteren Erörterungen vorgreifend, erlaube ich mir gleich auszusprechen, dass die morphologische und physiologische Betrachtungsweise uns berechtigen, beide genannte nervöse Massen zusammen als Gehirn und zwar als ein vom Schlund durchbohrtes Gehirn aufzufassen, wie wenn etwa bei einem Wirbelthiere das Gehirn zwischen den Hirnschenkeln *(Crura cerebri)* vom Schlund durchsetzt wäre." Dagegen schreibt Gegenbaur[1]): „Das Nervensystem der Arthropoden schliesst sich an jenes der Anneliden an, mit dem es in seinen Grundzügen vollständig im Einklang sich befindet. Eine über dem Schlunde lagernde Ganglienmasse erscheint als Kopfganglion oder Gehirn, von welchem zwei Commissuren den Schlund umgreifen, mit einem ventralen Ganglion sich zum Nervenschlundring verbindend." Eine besondere Stellung nimmt v. Siebold ein[2]): „Der Centraltheil des Nervensystems zerfällt bei den Insecten, wie bei den übrigen Arthropoden, in eine Gehirn- und Bauchmarkmasse. Das im Kopfsegmente verborgene Gehirn besteht aus einer über dem Oesophagus liegenden Ganglienmasse *(Ganglion supraoesophageum)*, welche durch zwei, die Speiseröhre umfassende Seitencommissuren, mit einer unter dem Schlunde versteckten kleinen Ganglienmasse *(Ganglion infraoesophageum)* verbunden ist. Das obere dieser beiden Schlundganglien entspricht dem grossen Gehirne der Wirbelthiere, während das untere Schlundganglion mit dem kleinen Gehirne oder dem verlängerten Rückenmarke verglichen werden kann."

Wie wir aus diesen Citaten ersehen, erweist sich die Morphologie nicht gerüstet genug, um das Gehirn bei den Wirbellosen zu bestimmen; wir wollen deshalb versuchen, mit physiologischen Beobachtungen helfend einzutreten.

Um diese Aufgabe zu lösen, haben wir im Anschluss an unsere obigen Bemerkungen nichts weiter zu thun, als unsere Definition des Wirbelthiergehirnes auf die Wirbellosen zu übertragen: Wo diese Definition befriedigt werden wird, dort haben wir ein Gehirn; wo sie ausfällt, dort fehlt auch ein Gehirn.

Jene Definition vom Gehirn der Wirbelthiere lautete folgendermaassen: „Das Gehirn ist definirt durch das allgemeine

[1]) Gegenbaur, Grundriss d. vgl. Anatomie. Zweite Auflage, Leipzig 1878, S. 166.

[2]) v. Siebold, Vgl. Anatomie. 1848, Bd. I, S. 567.

Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven.“ Experimentell haben wir immer nur eine Bestimmung auszuführen, nämlich das allgemeine Bewegungscentrum aufzusuchen, indem das andere Element der Definition, die Sinnesfunction, jedesmal durch das Vorhandensein des Sinnesorganes gewährleistet ist — falls nicht das Gegentheil bewiesen werden kann.

Zur Aufsuchung des allgemeinen Bewegungscentrums führt, wie ich angegeben habe, ein sehr einfacher Weg: Wir durchschneiden die zu untersuchende Nervenabtheilung einseitig und beobachten, ob das Thier danach echte Zwangsbewegungen macht. Im gegebenen Falle der Wirbellosen handelt es sich nur um die Form der Zwangsbewegung, welche ich „Kreisbewegung“ genannt habe. Treffen wir also nach der angegebenen Operation auf die Kreisbewegung, so enthält der einseitig durchschnittene Theil des Centralnervensystems das allgemeine Bewegungscentrum; fehlt die Kreisbewegung, so fehlt auch jenes.

Einen Fingerzeig, aber niemals einen Beweis, für das allgemeine Bewegungscentrum erhalten wir schon in dem Versuche, wo nach doppelseitiger Abtragung des Nerventheiles die Locomotion verschwindet. Doch ist dieser Schluss nicht absolut bindend, weil die Locomotion sich in späterer Zeit nach völliger Ueberwindung der durch die Verletzung gesetzten Störung wiederherstellen kann.

An der Hand dieser Regeln wollen wir nunmehr das Centralnervensystem der Wirbellosen auf die Existenz eines Gehirnes prüfen.

A. Die Crustaceen.

Wir beginnen die Untersuchung mit dem vordersten Ganglion der Ganglienkette, dem sogenannten dorsalen Schlundganglion oder supraoesophagealen Ganglion, welches unsere besondere Aufmerksamkeit schon dadurch in Anspruch nimmt, dass aus demselben die höheren Sinnesnerven entspringen. In demselben liegt also schon ein Theil unserer Definition des Gehirns. Prüfen wir, ob es auch das andere Element, das allgemeine Bewegungscentrum, besitzt. Nach Abtragung desselben hört, wie wir gesehen haben, die Locomotion auf; dasselbe geschieht nach doppelseitiger Durchschneidung der beiden Commissuren, welche das dorsale Schlundganglion mit dem Unterschlundganglion verbinden. Hieraus folgt schon mit Wahrscheinlichkeit, dass dieses Ganglion das allgemeine Bewegungscentrum enthält. Der eindeutige Beweis dafür liegt endlich in der Beobachtung, dass die einseitige Zerstörung desselben oder die einseitige Durchschneidung der schon genannten Commissur das Thier in die entsprechende Kreisbewegung zwingt. Hieraus aber folgt, dass das dorsale Schlundganglion des

Flusskrebses, an welchem diese Versuche zunächst gemacht worden sind, **das Gehirn** darstellt.

Wir müssen noch weiter zu beweisen versuchen, dass nur dieses und kein anderes Ganglion der Kette Gehirn sein kann. Dies folgt schon aus der anatomischen Beobachtung, dass kein anderes Ganglion die Ursprungsstätte höherer Sinnesnerven ist. Davon existirt indess, meines Wissens, eine einzige Ausnahme, das ist nämlich *Mysis*, eine kleine, sehr zierliche Krebsart, welche ihr Ohr nicht im Kopfe, sondern im Fächer des Schwanzes hat, wohin ein Nerv, als Gehörnerv, aus dem letzten Abdominalganglion dringt.

Das Abdominalganglion von *Mysis* könnte demnach Gehirnganglion werden, wenn wir nachweisen könnten, dass es ein allgemeines Bewegungscentrum besitzt. Wenn man jenes Ganglion zerstört, indem man die ganze Schwanzplatte abträgt, so treten Störungen in der Locomotion nicht auf. Hieraus folgt schon mit Wahrscheinlichkeit, dass jenes Ganglion nur locale Bedeutung hat. Den eindeutigen Beweis dafür durch einseitige Zerstörung des Abdominalganglions kann ich heute hier nicht führen, weil mir *Mysis* nicht zu Gebote steht, und als ich seiner Zeit mich mit *Mysis* beschäftigte, war mir dieser Gedankengang noch fremd. Der Versuch ist ausführbar unter einer Zeiss'schen Lupe.

Wenn ich diesen letzten Beweis auch vorläufig schuldig bleiben muss, so ist es doch aus vielen Gründen ganz unwahrscheinlich, dass diesem letzten Abdominalganglion eine allgemeine Bedeutung zukäme.

Demnach ist zu schliessen, dass das sogenannte dorsale Schlundganglion des Krebses **das Gehirn** darstellt und dass es diese Bedeutung mit keinem anderen Ganglion der Kette zu theilen hat.

Da wir voraussetzen können, dass, wie der Bau, so auch die Verrichtungen der Ganglienkette aller geschwänzten Crustaceen die gleichen sind, so kann jener Schluss auf die geschwänzten Crustaceen ausgedehnt werden.

Die Verallgemeinerung dieses Satzes kann indess noch weiter gehen und auch die ungeschwänzten Crustaceen oder Krabben einschliessen, deren Nervensystem sich morphologisch von jenem der geschwänzten nur dadurch unterscheidet, dass mit dem Schwanze die entsprechenden Ganglien untergingen, während sämmtliche Thoracalganglien zu einem einzigen Ganglion verschmolzen sind. Von diesem steigen die beiden Commissuren um den Oesophagus herum zu dem dorsalen Schlundganglion auf, welches allein als Gehirn aufzufassen ist, da seine bilaterale Abtragung die Locomotion auslöscht, während die unilaterale Zerstörung

Kreisbewegung nach der unverletzten Seite giebt. Das gleiche Resultat folgt der entsprechenden operativen Behandlung der beiden Commissuren.

In gleicher Weise ist auch für die Isopoden (Mauerassel) der Nachweis zu führen, dass das Dorsalganglion ein echtes Gehirn repräsentirt.

In merkwürdig interessanter Weise verhält sich dieses Gehirn insofern etwas abweichend gegenüber den bisher genannten Krebsen, als seine totale Abtragung die Locomotion des Thieres nicht aufhebt, welche nun auch von den Bauchganglien besorgt wird.

Wir können somit schliessen, dass sämmtliche Crustaceen, soweit sie nicht schon durch parasitische Lebensweise tiefgreifende Veränderungen ihres Nervensystems erlitten haben, ein echtes Gehirn besitzen, welches durch das dorsale Schlundganglion dargestellt wird. Dasselbe ist deshalb nunmehr allen Rechtes als **Gehirn-** oder **Cerebralganglion** zu bezeichnen.

B. Die tracheaten Arthropoden.

Wir fragen hier in derselben Weise und in demselben Sinne nach dem Gehirn und suchen den Theil des Nervensystems zu bestimmen, welcher Gehirn sein könnte.

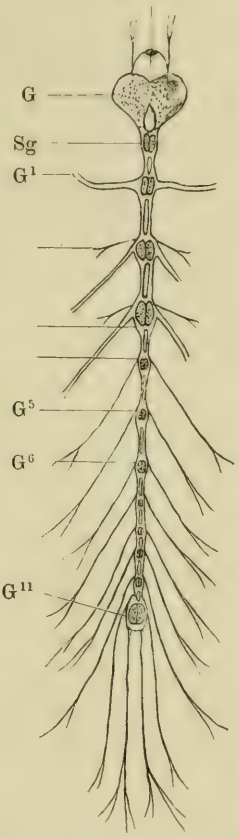
Es ist ebenfalls das dorsale Schlundganglion, welches eigentlich nur in Betracht kommen kann, denn nur dieses allein ist der Träger der höheren Sinnesnerven.

Wir haben gesehen, dass die Abtragung des dorsalen Schlundganglions bei Hexapoden die Locomotion nicht aufhebt. Dagegen giebt die unilaterale Zerstörung desselben ausnahmslos Kreisbewegung nach der unverletzten Seite, d. h. also die gesuchte Zwangsbewegung, woraus unmittelbar folgt, dass das dorsale Schlundganglion das allgemeine Bewegungscentrum enthält. In Verbindung mit der Thatsache, dass es auch den höheren Sinnesnerven als Ursprungsstätte dient, haben wir zu schliessen, dass das dorsale Schlundganglion das Gehirn darstellt. Ein anderes Ganglion kommt aus dem oben angegebenen Grunde hierbei gar nicht mehr in Betracht.

Ein besonderes Interesse beanspruchen in dieser Beziehung die Larven der Insecten, aus denen durch Metamorphose das Insect hervorgeht. Geradezu wunderbar erscheint die Reihe der Entwickelungen von der Raupe zum Schmetterling, wobei eine morphologische Veränderung vor sich geht, wie sie grösser gar nicht gedacht werden kann. Die Raupe, besonders die weichhäutige, erscheint der flüchtigen Betrachtung viel mehr als ein Annelid, während der Schmetterling eine ganz exquisite Form von Insecten vorstellt.

Betrachtet man morphologisch die Nervensysteme der Larve und des entwickelten Thieres, wie sie in den Fig. 38 und 39 für *Coccinella* (Marienwürmchen) dargestellt sind, so sieht man, dass das Nervensystem der Larve die lange Streckung und die reiche Zahl von Ganglien der Bauchkette hat, wie jenes der Anneliden, wo zu jedem Segment ein Ganglion gehört, während bei dem Käfer durch Zusammenfliessen mehrerer Ganglien jener primitive Zustand schon erheblich verwischt ist. Indem das Experiment aber zeigt, dass die einseitige Durchschneidung des Dorsalganglions bei der Raupe sowohl wie bei ihrem Schmetterlinge die typische und gleiche Zwangsbewegung giebt, charakterisirt es das Dorsalganglion beider so sehr different aussehender Thierformen als Gehirn und zeigt damit, dass das Centralnervensystem beider Thiere trotz ihrer morphologischen Ungleichheit seinem inneren Werthe nach dasselbe ist: gewiss ein sehr interessantes Resultat dieser ganzen Betrachtung, durch welche das so ausserordentlich Wunderbare der Metamorphose der Insecten unserem Verständnisse doch etwas näher gerückt wird, wenn wir wissen, dass Larve und fertiges Thier von dem gleichen Nervensysteme beherrscht werden.

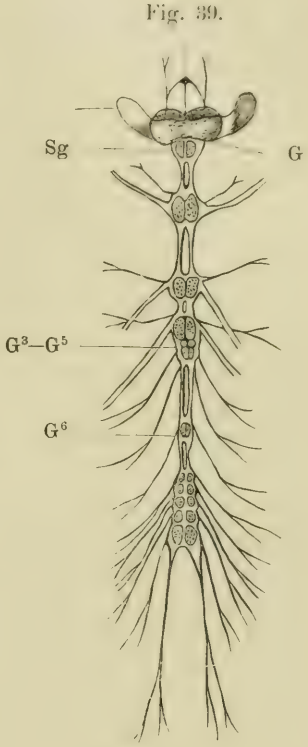
Fig. 38.



Nervensystem der Larve von *Coccinella*.

G Gehirn, *Sg* Suboesophagl., G^1 bis G^{11} Ganglien d. Bauchkette.

Fig. 39.



Nervensystem des entwickelten Käfers von *Coccinella*.

G Gehirn, *Sg* Suboesophagl., G^1 bis G^{11} Ganglien d. Bauchkette.

C. Die Myriopoden.

Die entwickelten Myriopoden *Lithobius forficatus*, *Scolopendra morsitans*, sowie *Julus terrestris* machten sämmtlich nach Abtragung der einen Kopfseite, d. h. des Dorsalganglions, oder nach Durchschneidung der Commissur der einen Seite Zwangsbewegungen, wodurch der Beweis erbracht ist, dass das Dorsalganglion, da es auch den höheren Sinnesnerven zum Ursprung dient, ein echtes Gehirn ist.

D. Die Anneliden.

Morphologisch schliesst sich das Centralnervensystem der Anneliden direct an jenes der Arthropoden an. Der Unterschied besteht im Wesentlichen darin, dass das dorsale Schlundganglion bei den Anneliden geringer ausgebildet ist. Da es aber nichtsdestoweniger ebenfalls den höheren Sinnesnerven zum Ursprunge dient, so können wir vermuthen, auch in ihm das Gehirn zu finden.

Schneidet man das Vorderende des Thieres einfach ab oder rottet man isolirt das dorsale Schlundganglion aus, so macht das restirende Thier immer noch Locomotionen, die man zunächst gar nicht von jenen des unversehrten Thieres unterscheiden kann. Dieses Verhalten spricht, wie wir wissen, noch nicht gegen die Existenz des allgemeinen Bewegungscentrums, aber wir müssen ein solches ablehnen, wenn wir finden, dass auch die einseitige Abtragung dieses Ganglions oder die einseitige Durchschneidung der dorsoventralen Commissur keine Aenderung in der geradlinigen Bewegung hervorruft. Diese Beobachtung ist in der That ausnahmslos bei allen den untersuchten Anneliden gemacht worden. Daraus aber folgt nothwendig, dass das dorsale Schlundganglion der Anneliden **kein Gehirn** ist.

Zu vermuthen, dass etwa eines der Bauchganglien das allgemeine Bewegungscentrum enthält, hat keine Berechtigung. Zwar haben wir nirgends innerhalb der Bauchkette eine einseitige Zerstörung der Ganglien ausführen können, aber die bisher gewonnenen Erfahrungen über das allgemeine Bewegungscentrum, das wir stets im Kopftheile angetroffen haben, gestatten den Schluss, dass ein allgemeines Bewegungscentrum in der Bauchkette nicht vorhanden ist.

Wie sehr auch das dorsale Ganglion der Anneliden demselben Gebilde der Arthropoden homolog sein mag, analog ist es jenem nicht, denn bei den Arthropoden ist es ein wahres und echtes Gehirn, analog dem der Wirbelthiere; bei den Anneliden ist es eben kein Gehirn, sondern ein Gebilde *sui generis*, welchem wir durch einen besonderen Namen den eigenartigen Charakter aufdrücken wollen.

Ist das fragliche Gebilde kein Gehirn, so enthält es doch zweifellos von den beiden Charakteren, welche das Gehirn definiren, das eine Element, die Ursprungsstätte der höheren Sinnesnerven. Es ist also ein dem Gehirn verwandtes Gebilde und nennt man das Gehirn, Cerebrum, so würde sich empfehlen, das dorsale Schlundganglion der Anneliden ein Cerebroid zu nennen und demnach das Centralnervensystem der Anneliden sich zusammensetzen zu lassen aus dem Cerebroidganglion und dem Bauchmark, während das Centralnervensystem der Arthropoden aus dem Cerebralganglion und dem Bauchmark besteht. Das Cerebroid könnte man wohl passend mit **Sinneshirn** verdeutschen.

E. Die unsegmentirten Würmer.

Das Centralnervensystem der unsegmentirten Würmer besteht nach der älteren anatomischen Lehre aus einem einzigen Ganglion, welches die Lage des dorsalen Schlundganglions hat. Von diesem Ganglion entspringen neben einigen kleinen Nervenfädchen, welche nach vorn ziehen, zwei grössere Nervenstämme, welche längs der Seitenränder des Körpers fast deren hinteres Ende erreichen.

Nach der allgemeinen physiologischen Erfahrung, dass jede automatische Bewegung durch Ganglienzellen und niemals durch Nervenfasern eingeleitet wird, können wir bei diesen Thieren ohne Versuch voraussagen, was eintreten wird, wenn wir das einzige Ganglion abtragen: Diese Thiere werden durchaus bewegungslos werden.

Versuche, welche wir an Planarien und Nemertinen angestellt haben, lehrten indess, dass trotz der Abtragung ihres Vorderendes, wobei ohne Zweifel jenes Ganglion mit entfernt war, die Locomotion nicht aufgehört hatte. Wir müssen durchaus schliessen, dass bei diesen Thieren neben jenem Schlundganglion noch andere Ganglien vorhanden sein müssen, von denen jene Bewegung ausgeht, nachdem das Kopfende des Thieres abgetragen worden ist. In der That hat die Morphologie schon gefunden, dass man auf jenen beiden Seitennerven regelmässig verstreut kleinere Ganglien vorfindet, welche, wie unser Versuch zeigt, schon so weit gekräftigt sind, um ihrerseits der Bewegung vorstehen zu können. Da auch die einseitige Zerstörung des vordersten Ganglions nach Loeb zu Kreisbewegungen nicht führt, so kann von einem Gehirne nicht die Rede sein. Thatsächlich nur ein Ganglion besitzen die Würmer vom Charakter der Distomeen, unter denen uns *Distomum hepaticum* den Typus vertreten möge. Hier lehrt der Versuch, dass nach Decapitirung die Locomotion aufhört und ohne Versuch kann man sagen, dass die einseitige Zerstörung dieses Ganglions die geradlinige Bewegung in eine drehende verwandeln wird, unter

gleichzeitiger Lähmung der Seite, auf welcher die einseitige Zerstörung stattgefunden hat.

Welche Stellung kommt diesen Nervensystemen zu?

Was das Nervensystem der Nemertinen und Planarien anbetrifft, so hat es, functionell betrachtet, im Ganzen und Grossen durchaus den gleichen Werth wie jenes der Anneliden, also auch neben dem Bauchmark ein Sinneshirn innerhalb eines Dorsalganglions. Selbst der Unterschied besteht nicht, dass nämlich der nervöse Verkehr zwischen den beiden Körperhälften nur durch das Dorsalganglion vermittelt werden kann, während bei den segmentirten Würmern ein solcher Verkehr in jedem Segmente stattfindet, seitdem man bei den unsegmentirten Würmern eine Anzahl von Queranastomosen zwischen den Seitennerven kennt. Indess erscheint dies nicht von maassgebender Bedeutung. Das Wesentliche ist, dass auch bei diesen unsegmentirten Würmern in ihren Segmenten eine Locomobilität vorhanden ist, welche der unmittelbaren Leitung des Dorsalganglions nicht unterliegt.

Ganz anders liegt die Sache für die Distomeen, bei denen das Dorsalganglion das einzige Ganglion des ganzen Körpers ist, in welchem alle centripetalen Erregungen landen, um sich in die centrifugalen Entladungen, die Bewegung, umzusetzen. Wir dürfen hier weder vom Gehirn noch vom Bauchmark reden, hier haben wir beide vereinigt in ihrer primären Formation vor uns. Das Nervensystem von *Distomum hepaticum* zeigt uns in Wahrheit den Typus des elementarsten Nervensystems, wie wir es in Zukunft auch als elementares oder primitives Nervensystem bezeichnen werden.

Um die elementaren Eigenschaften des Centralnervensystems kennen zu lernen, müsste man sich folgerichtig an dieses Nervensystem wenden — falls die technischen Schwierigkeiten hier ein Eindringen gestatten, was wir vorläufig noch verneinen können.

F. Die Mollusken.

Wir werden die Frage nach dem Gehirnganglion zunächst an den einfacheren Mollusken zu lösen versuchen. Als solche kommen in Betracht die Gastropoden und unter diesen besonders die Pulmonaten, die Heteropoden und Pteropoden.

Am bequemsten experimentirt man an den pelagischen Heteropoden. Das dorsale Schlundganglion von *Pterotrachaea mutica* ist sehr entwickelt, zugleich die Ursprungsstätte für die Nerven hoch entwickelter Augen und Ohrbläschen; kein Zweifel, dass wir hier das Gehirn zu suchen haben, wenn ein solches überhaupt vorhanden ist. Wir tragen dasselbe ab, ohne dass die Locomotion aufhört; sie erfährt auch in dem Falle unilateraler Zerstörung keine merkbare Verände-

rung. Daraus aber folgt, dass das dorsale Schlundganglion der Pteropoden niemals Gehirn sein kann.

Sehen wir uns nach der Bauchkette um, so besteht dieselbe bekanntlich aus einem einzigen Ganglion, welches das Pedalganglion heisst, nach dessen Zerstörung alle Locomotion aufhört. Das Pedalganglion ist also zweifellos das allgemeine Bewegungscentrum und man könnte Kopf- und Pedalganglion vereinigen und meinen, dass die Mollusken als Centralnervensystem eben nur ein wohl charakterisirtes Gehirn besitzen. Dass die beiden Ganglien bei den Pteropoden um die halbe Länge des Thieres aus einander liegen, kann dagegen nicht geltend gemacht werden; denn es giebt Mollusken (Heteropoden, Cephalopoden), bei denen die verbindenden Commissuren auf ein Minimum reducirt sind.

Was das allgemeine Bewegungscentrum anbetrifft, so läge hier eine gewisse Identität mit dem Verhalten bei den Krebsen vor, wo nach Abtragung des allgemeinen Bewegungscentrums die Locomotion aufhört, während die Extremitäten selbst noch Bewegungen ausführen können. Bei unserem Weichthiere ist indess der Sachverhalt insofern ein ganz anderer, als mit der Locomotion überhaupt jede andere Bewegung vernichtet ist.

Dieser Unterschied gegen das allgemeine Bewegungscentrum der Arthropoden kennzeichnet sich noch deutlich durch ein Weiteres.

Es ist ein fundamentaler Charakter des allgemeinen Bewegungscentrums, dass seine einseitige Zerstörung Zwangsbewegungen giebt.

Um dieses Verhältniss für die Mollusken zu entscheiden, wählen wir einen Heteropoden, nämlich *Cymbulia Peronei*, wo die unilaterale Zerstörung relativ leicht auszuführen und mit Sicherheit zu controliren ist. Das Resultat dieses Versuches ist, dass das Thier in der That seine geradlinige Bewegung aufgiebt und sich im Kreise herumdreht. Trotzdem ist das nicht die Zwangsbewegung, welche wir von den Wirbelthieren und den Arthropoden her kennen, denn die Zwangsbewegung von *Cymbulia* geht einher mit einer Lähmung derjenigen Seite, auf welcher das Ganglion halbseitig zerstört worden war. Es ist aber eine charakteristische Eigenschaft der echten Zwangsbewegungen, dass bei ihnen eine periphere Störung fehlt.

Aus alle dem folgt, dass die obige Unterstellung nicht zulässig ist; wir können das Dorsal- und Pedalganglion nicht zu einer Einheit verbinden, sondern wir müssen beide getrennt lassen, wie sie auch die Morphologie trennt.

Weiter aber ergiebt sich, dass das dorsale Ganglion der genannten Mollusken **kein Gehirn** ist, sondern, wie das Dorsalganglion der Anneliden, ebenfalls nur ein Cerebroidganglion darstellt,

ein Sinneshirn, und als solches der Sitz der Centren für Sinnesnerven ist. Das Pedalganglion repräsentirt die Bauchkette. Da der Leib der Mollusken nicht segmentirt ist, so braucht dieses Ganglion nicht auf die Vereinigung mehrerer Ganglien zurückgeführt zu werden; es scheint vielmehr diese Unität eine primäre Bildung zu sein.

Wie die einfacher zu übersehenden Formen Pterotrachaea und Cymbulia verhalten sich ohne Zweifel die Gastropoden von dem Typus der hier untersuchten Formen *Aplysia depilans* und *Pleurobranchea Meckelii*. Voraussichtlich auch die übrigen Mollusken, insoweit ihr Nervensystem den gleichen Bau aufweist, was hier näher zu untersuchen nicht unsere Aufgabe ist.

Einer besonderen Betrachtung ist der *Octopus* zu unterziehen. Sein dorsales Schlundganglion ist nicht Gehirn, weil die einseitige Zerstörung desselben keine Zwangsbewegung erzeugt. Zu diesem Resultate hätte eigentlich auch schon die Morphologie kommen sollen, da aus diesem Hirntheil die höheren Sinnesnerven nicht austreten; indess konnte sie supponiren, dass, wenn diese höheren Sinnesnerven auch nicht sichtbar aus dem Ganglion austreten, sie doch in dessen Substanz ihre Wurzel haben und dass sie in der Substanz der Ganglienmasse selbst weiterlaufend makroskopisch unsichtbar in die betreffenden nervösen Centralgebilde für diese Sinnesorgane eintreten, was bei diesem so dicht zusammenliegenden Nervensysteme des Octopus sehr wohl der Fall sein konnte.

Indess lehrt der oben ausgeführte Versuch, dass diese Voraussetzung zunächst für den Sehnerven nicht zutreffend ist; denn der Octopus befindet sich nachweisbar im Besitze seines Sehvermögens, auch noch nach Abtragung des Dorsalganglions. Für den Gehörnerven stellt sich das Gleiche heraus: Wie wir weiterhin noch sehen werden, führt die Zerstörung einer oder beider Gehörblasen zu specifischen Störungen des Gleichgewichtes. Dieselben müssten in gleicher Weise auftreten, wenn wir die Wurzeln der Nerven der Gehörblasen zerstören, was, wie wir gesehen haben, nicht der Fall ist. Daraus aber folgt, dass auch die Gehörnerven nicht in dem Dorsalganglion wurzeln.

Mit diesem Nachweis hat aber auch die morphologische Berechtigung aufgehört, das Ganglion als Gehirn zu bezeichnen, so dass die Resultate der Morphologie und Physiologie in voller Uebereinstimmung denselben Punkt treffen.

Wenn wir nunmehr fragen, welche Bedeutung dem Dorsalganglion des Octopus zukommt, so kommen hierfür in Betracht die Thatsachen, dass nach Entfernung jenes Ganglions der Octopus die Fähigkeit verloren hat, 1. seine Nahrung selbständig zu nehmen; dass er 2. im Allgemeinen die willkürliche Bewegung eingebüsst hat, und dass 3. seine

ganze Intelligenz so zu sagen auf die Stufe des Idioten herabgedrückt worden ist.

Diese Functionen gehören, wie wir von den Wirbelthieren wissen, im Allgemeinen dem Grosshirn an, so dass wir an der Hand jener Erfahrungen dem Dorsalganglion des Octopus den Werth eines „Grosshirnes" zuerkennen müssen. Wir versetzen uns damit in die merkwürdige, bisher wohl noch nicht dagewesene Lage, ein Grosshirn zu haben in einem Nervensystem, das kein Gehirn hat, während nach den älteren landläufigen Anschauungen, namentlich auf Grund der Morphologie, ein Grosshirn ohne Gehirn nicht gut zu denken ist, da sich jenes aus diesem entwickelt.

Trotzdem ist es nicht schwer, den Sachverhalt zu erkennen, doch soll die Auseinandersetzung hierüber weiterhin erst gegeben werden.

Wie der Octopus verhalten sich auch die Sepien (Tintenfische).

Die Unterschlundganglionmasse ist im Wesentlichen Pedalganglion (wie bei den anderen Mollusken); dass sich hier vorn das Brachialganglion und hinten das Visceralganglion anschliessen, ist für unsere Betrachtung ohne Bedeutung.

G. Die Appendicularien, Echinodermen und Coelenteraten.

Keiner der obigen Versuche hat uns bei diesen Thieren zu der Einsicht geführt, dass dieselben ein Gehirn haben könnten. Aber sie können so viel Sinneshirne besitzen, als höhere Sinnesorgane vorhanden sind; so die Seesterne, welche so viel einzelne Sinneshirne aufweisen, als ihnen Radien eigenthümlich sind, da an dem peripheren Ende eines jeden Radius ein Auge sitzt, welches in einem Sehganglion wurzeln muss. (Von den augenartigen Bildungen der Seeigel wollen wir absehen.) Weiter haben vielfache Sinneshirne unter den Coelenteraten die Medusen in den oben geschilderten Augen- und Ohrbläschen. Wir können hierbei einen Unterschied zwischen völlig entwickelten oder noch in Entwickelung begriffenen Sinnescentren nicht machen, sondern müssen Weiteres in dieser Richtung der Zukunft überlassen.

Eine ganz andere Frage ist endlich, welche Stellung das Nervensystem jener Thiere unter den übrigen Evertebraten einnimmt, worauf wir noch später zurückkommen werden.

Zweites Capitel.

Das Bauchmark.

Wenn man das Centralnervensystem, z. B. des Flusskrebses, in seinen Functionen vergleicht mit dem eines beliebigen Fisches, wenn man dabei absieht von dem Wirbelskelett bei dem letzteren, so kommt man sehr bald zu der Ansicht, dass Rückenmark und Bauchmark im Grunde genommen dasselbe Organ sind, d. h. dass sie im Wesentlichen hier und dort die gleichen Functionen verrichten, also analoge Bildungen sind, wobei es ohne Belang ist, dass im Falle des Rückenmarkes es sich um eine continuirliche Gestaltung handelt, bei welcher in jedem Querschnitt Nervenzellen und Nervenfasern liegen, während im Falle des Bauchmarkes die Ganglienzellen als Ganglienknoten in gewissen Abständen auftreten, in welchen wieder nur Nervenfasern vorhanden sind.

Was die Gleichheit ausmacht, ist die Thatsache, dass aus den Ganglienzellen in beiden Fällen Nerven austreten, welche zu willkürlichen Muskeln gelangen, dass diese Muskeln gelähmt sind, wenn ihre Ursprungsganglien zerstört werden. Ferner sehen wir, dass von der Peripherie her Nervenfasern in das Ganglion eintreten, dass die Reizung dieser Nerven nicht allein Bewegungen der nächst gelegenen Muskeln erzeugt, sondern auch von ferner gelegenen Muskeln, z. B. der Gliedmaassen auf der gegenüberliegenden Seite u. s. w., ein Vorgang, welchen wir als eine reflectorische Bewegung bezeichnen.

Diese Charaktere genügen vollkommen, um dem Bauchmark des Krebses den Werth des Rückenmarkes eines Fisches zu vindiciren, d. h. sie analog zu setzen.

Hierzu kommt noch eine weitere Eigenthümlichkeit des Rückenmarkes, welche darin besteht, dass die einzelnen Organe regelmässig aus mehreren Spinalnerven versorgt werden, d. h. dass die Spinalnerven nicht innerhalb ihrer Metameren bleiben, sondern in die Nachbarmetameren hinübergreifen. Für das Bauchmark des Krebses dürfte dasselbe gelten: Das Scheerenglied sollte seiner Lage nach nur in dem zweiten Bauchganglion wurzeln; thatsächlich haben wir seine Wurzel in das darüber gelegene erste Bauchganglion (Unterschlundganglion) verfolgen können. Ebenso müsste der dritte Gehfuss in dem fünften Bauchganglion wurzeln, doch wurzelt er zweifellos auch in dem vierten Ganglion, denn nach der Durchschneidung der Längscommissur zwischen dem vierten und fünften Ganglion ist er nicht allein dem Ein-

flusse des Willens entzogen, sondern auch seine reflectorische Thätigkeit ist sehr viel geringer, als jene des vierten Gehfusses.

Was wir für die zwei Extremitäten bewiesen haben, dürfte wohl auch auf die anderen Anhänge anzuwenden sein. Dagegen scheint bei den Evertebraten die Sonderung der austretenden Wurzeln in die beiden Functionen der Empfindung und Bewegung zu fehlen, wenigstens waren die darauf gerichteten Bestrebungen, einen solchen Fund zu machen, bisher resultatlos geblieben. Ich selbst habe darüber keine Erfahrungen. Ob jenes negative Resultat ein definitives bleiben soll, das wird die Zukunft noch zu lehren haben.

Keinesfalls kann uns dieser Ausfall in der ausgesprochenen Auffassung irre machen, dass das Bauchmark der Crustaceen dem Rückenmarke der Wirbelthiere analog ist. Und was von dem Bauchmarke der Crustaceen gilt, muss auch gelten von den übrigen Arthropoden und den Anneliden.

Doch besteht zwischen dem Bauchmarke der Crustaceen und jenem der anderen eben genannten Evertebraten noch ein Unterschied, indem nämlich die Bauchganglien der Crustaceen im Wesentlichen nur die eine Function verrichten, dass in ihnen Bewegungen einzelner Muskeln oder einzelner Gliedmaassen zu Stande kommen, ohne dass damit eine Ortsbewegung erzielt werden kann: eine locomobile Fähigkeit besitzen sie nicht (abgesehen von den Asseln). Die locomobile Fähigkeit ist aber geradezu ein Charakter der Bauchkette der übrigen Arthropoden und der Anneliden: wir müssen uns vorstellen, dass jedes Ganglion in sich die Bedingungen vereinigt, um eine Ortsbewegung seiner Metamere zu erzeugen, selbst wenn wir eine solche aus mechanischen Gründen etwa nicht sollten zu Stande kommen sehen.

In diesem Punkte scheint die Bauchganglienkette der tracheaten Arthropoden und der Anneliden ganz gleichartig zu sein. Trotzdem könnte auch hier noch ein Unterschied bestehen: es könnte nämlich die Locomobilität der Ganglien bei den Anneliden eine kräftigere sein, als bei den Insecten, weil bei den letzteren ein Theil ihrer locomobilen Fähigkeit nach vorn zur Bildung des allgemeinen Centrums abgegeben worden ist, von den Anneliden nicht. Eine solche Kraftverminderung in den Bauchganglien der Insecten ist wohl vorstellbar; ob sie aber in der That vorliegt, das können wir nicht wissen, da jede Methode fehlt, um diese Kraftleistungen messend zu vergleichen.

Bei den unsegmentirten Würmern ist es keine Bauchkette mehr, sondern es sind zwei in gewissen Abständen mit Ganglienzellen belegte seitliche Nervenstränge, zwischen denen auch Commissuren vorhanden sind. Da dieses Nervensystem auch ohne das Dorsalganglion locomobile Fähigkeit besitzt, so steht es functionell durchaus auf einer

Stufe mit dem Bauchmarke der Anneliden — so weit sich das zur Zeit übersehen lässt.

Die Würmer vom Charakter der Distomeen kommen gar nicht in Betracht, da sie weder einen Bauchstrang noch ein ihm ähnliches Gebilde besitzen.

Bei den Mollusken liegt auf der Bauchseite nur ein Ganglion, das Pedalganglion, welches zugleich das einzige Bewegungs-, also auch Locomotionscentrum des Körpers ist, denn nach seiner Zerstörung hört jede animale Bewegung auf. Da der Leib nicht segmentirt erscheint, so geht daraus hervor, dass das Pedalganglion eine primitive Bildung ist und sich nicht aus dem Zusammenfliessen mehrerer Ganglien ableiten lässt.

Wie dem auch sei, functionell erscheint das Pedalganglion als eine dem Bauchstrang der Arthropoden und Anneliden gleichartige Formation, als eine analoge Bildung.

Drittes Capitel.

Das Centralnervensystem als Einheit.

---

§. 1.

Allgemeine Betrachtungen.

Wir haben festgestellt, dass ein Theil der Wirbellosen ein echtes Gehirn, ein Cerebrum, hat; das waren sämmtliche Gliederthiere bis hinab zu den Anneliden. Anderen Gruppen fehlt ein echtes Gehirn; sie haben ein unechtes Gehirn oder ein Sinnesgehirn, Cerebroid, so bezeichnet, weil das jenen homologe Dorsalganglion nur die Wurzeln der höheren Sinnesnerven enthält; so beschaffen sind die Anneliden und die Mollusken. Nicht minder aber auch unter den Echinodermen die Seesterne und unter den Coelenteraten die Medusen, wo jedes Thier nicht nur ein Sinneshirn, sondern deren mehrere besitzt, wie oben (S. 123) ausgeführt worden ist.

Welcher Unterschied darin liegt, ob ein Thier ein Gehirn besitzt oder ob ein solches fehlt, sieht man am sinnfälligsten, wenn man zwei Thiere neben einander stellt, deren Centralnervensystem principiell gleich gebaut ist, von denen wir aber bei dem einen ein Gehirn constatirt, bei dem anderen es vermisst haben. Das ist z. B. *Maja verrucosa* (Fig. 40 a. S. 128) aus der Gruppe der Crustaceen und *Aplysia*

depilans (Fig. 41 a. S. 129) unter den Mollusken. Bei beiden besteht das Centralnervensystem, einfach betrachtet, eigentlich nur aus dem Schlundringe, wobei es natürlich ohne Belang ist, ob die dorsoventralen Commissuren etwas länger oder etwas kürzer sind, da diese Commissuren auch sonst sehr verschiedene Länge besitzen.

Wenn man die dorsoventrale Commissur der einen Seite z. B. rechts durchschneidet, so geräth *Maja* in eine nach links gerichtete Kreisbewegung, die sie stets beibehält, *Aplysia* wandelt aber ohne Aenderung ihre alte willkürliche Bahn.

Nichts vermag augenfälliger diesen Unterschied zwischen den scheinbar gleichen Nervensystemen zu verdeutlichen, als dieser Versuch!

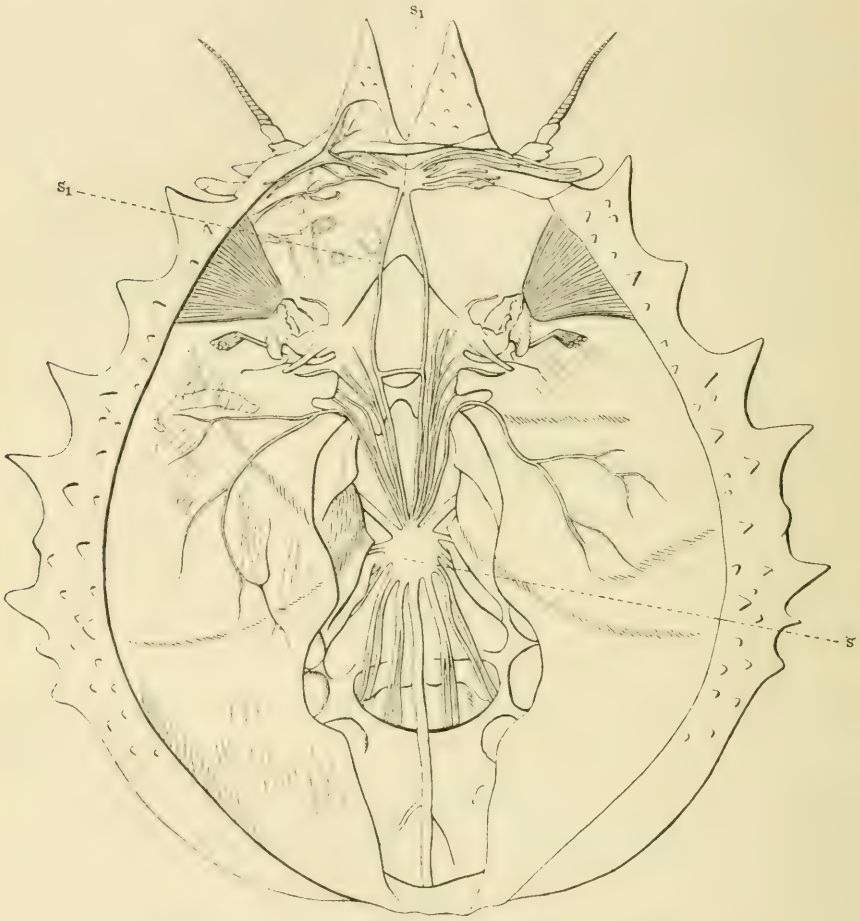
Dieselbe Betrachtung lässt sich anstellen für den *Julus terrestris* aus den Myriopoden und etwa *Diopatra neapolitana* unter den Anneliden: bei beiden neben einem Dorsalganglion eine langgestreckte Bauchganglienkette, so dass die Systeme beider Thiere, die auch äusserlich bei oberflächlicher Betrachtung viel Aehnlichkeit haben, genau gleich aussehen. Aber bei *Julus* giebt die Durchschneidung der Dorsoventralcommissur Zwangsbewegung, bei *Diopatra neapolitana* bleibt die Richtung der Bewegung unverändert.

Der tiefere Sinn dieser Erscheinung liegt darin, dass im Falle des Gehirnes die specifischen Locomotionsorgane, die Muskeln, eine bis zum Dorsalganglion hinaufreichende Beziehung haben, welche den nicht hirnbegabten Thieren fehlt. Da die Muskeln aber ein erstes Innervationscentrum schon im Bauchmark besitzen, so ist diese weiter zum Dorsialganglion reichende Beziehung nichts Anderes als ein secundäres Innervationscentrum für die willkürliche Musculatur. Nachdem wir oben das allgemeine Bewegungscentrum als das Centrum charakterisirt haben, in dem die willkürlichen Muskeln eine nochmalige Innervation erfahren, so sind secundäres Muskelcentrum und allgemeines Bewegungscentrum principiell dieselbe Formation. Und es geht daraus weiter hervor, dass ein Gehirn stets zu seiner Basis ein Bauchmark (resp. Rückenmark) haben muss, weil nur unter dieser Voraussetzung eine secundäre Innervation der willkürlichen Muskeln eintreten kann.

Nach allen unseren Voraussetzungen, die wir bisher haben machen dürfen, ist gewiss, dass das eben Gesagte genau in der gleichen Weise auch für die hirntragenden Wirbelthiere gelten muss, wo wir in der That schon gleiche Betrachtungen angestellt haben, indess treten die Verhältnisse hier, wo die einzelnen Centren durch distincte anatomische Commissuren sich gegen einander absetzen, mit viel mehr Klarheit und Schärfe in die Erscheinung, so dass man den Sachverhalt ganz direct aus den Versuchen ablesen kann.

Das Verhältniss, wie es in dem secundären Centrum des Gehirns gegeben ist, lässt sich auch so ausdrücken, wie ich es früher schon gethan habe, nämlich es anatomisch-physiologisch als die „führende Metamere" zu bezeichnen, deren Herrschaft die Thätigkeit aller übrigen

Fig. 40.



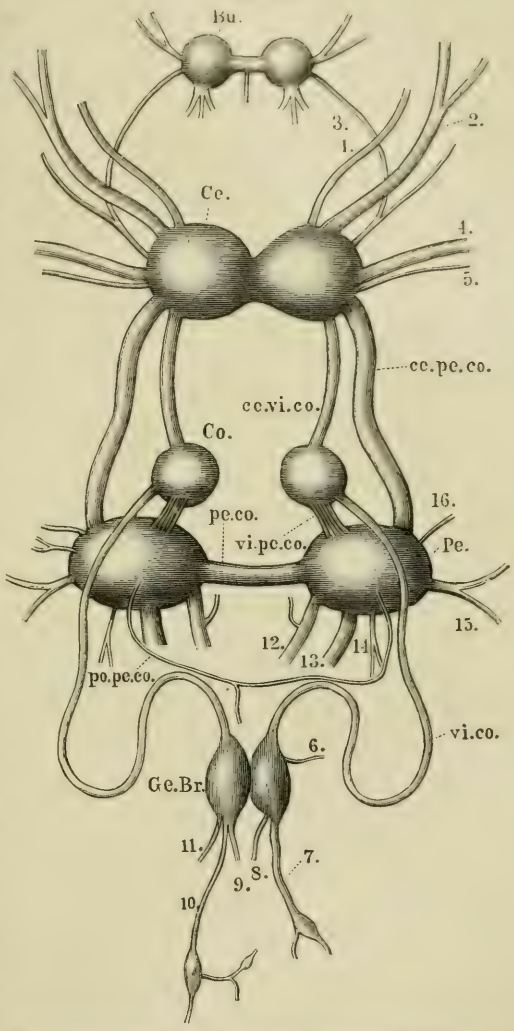
Nervensystem des Taschenkrebses (*Maja verrucosa*).

sp Cerebralganglion, *s* Brustganglion, s_1 Dorsoventralcommissur.

Metameren unterliegt. Die Anregung zu den Bewegungen erhält dieses Centrum durch die Reize, welche sämmtlichen Sinnesorganen von der Aussenwelt zuströmen und welche durch die Sinnesnerven auf das Bewegungscentrum übertragen werden. Von hier aus erfolgen dann die weiteren Anregungen zur Intriebstellung der Bewegungsorgane durch

Uebertragung auf die primären Centren, die Ganglien des Bauchstranges. Nothwendig erscheint nun auch für den ungestörten Ablauf dieses Mechanismus, dass das secundäre Centrum eine höhere Erregbarkeit hat, als sie die primären Centren der Bauchkette besitzen, was ich ebenfalls schon früher ausgeführt und durch Versuche zu beweisen mich bemüht habe [1]). Zu diesen Beweisen haben wir auf S. 104 einen neuen hinzutreten sehen: nach Durchschneidung der Längscommissur zwischen dem vierten und fünften Bauchganglion beim Krebse, z. B. rechterseits, gerathen auf Reizung der linksseitigen Extremitäten die Extremitäten beider Seiten in Bewegung, gar nicht oder nur schwierig die beiden Füsse, welche unterhalb der Durchschneidungsstelle liegen. Das begreift man dann, wenn man schliesst, dass die directe und kürzere Reflexbahn vom Reize nur dann betreten wird, wenn der längere Weg über das Gehirnganglion verlegt ist. Das führt direct zu der eben ausgesprochenen Annahme, dass das allgemeine Bewegungscentrum eine höhere Erregbarkeit besitzt, als die spinalen resp. ventralen Centren.

Fig. 41.



Nervensystem von *Aplysia*; *Ce* Cerebralganglion, *Pe* Pedalganglion, *ce. pe. co.* Dorsalventralcommissur.

Da, wo nur ein Sinneshirn vorhanden ist, wie bei Mollusken und Anneliden, muss der Vorgang der Innervation nothwendig etwas anders

[1]) Das Froschhirn 1885, S. 68 u. f.

sein: es muss die Uebertragung der von den Sinnesapparaten kommenden Erregungen auf eine Kette von Ganglien stattfinden, wie bei den Anneliden, oder auf ein primäres Ganglion, wie bei den Mollusken. Welcher Unterschied in der Innervationseinrichtung bei den Mollusken mit Sinneshirn gegenüber den hirnbegabten Arthropoden obwaltet, ist zunächst nicht zu übersehen. Aber für die Anneliden erscheint es gewiss, dass die Einrichtung dieser Uebertragung inferior sein muss gegenüber jenen beiden hirntragenden Organisationen.

Wie sich diese Innervation bei den nicht segmentirten Würmern gestaltet, geht aus dem bisher Gesagten zur Genüge hervor, so dass von einer näheren Darstellung abgesehen werden kann.

Bei dem Octopus waren wir auf das merkwürdige Verhältniss gestossen, dass wir das Dorsalganglion als Grosshirn erkannt hatten in einem Nervensysteme, welches ein echtes Gehirn nicht besitzt. Es wurde dort hervorgehoben, dass dieser Fall bisher in unserer Wissenschaft noch nicht beobachtet worden ist, und wir hatten zugesagt, diesen Sachverhalt aufzuklären.

Bei den Wirbelthieren war bewiesen worden, dass das Grosshirn sich aus dem Riechcentrum, d. h. aus einem Sinnescentrum, entwickelt: eine Entwickelung, welche zunächst von dem übrigen Gehirn unabhängig ist. Dies lehrt, dass ein Grosshirn zu seiner Entwickelung nur eines Sinnescentrums bedarf. Solche sind bei den Mollusken, *in specie* bei dem Octopus, in genügender Ausbildung vorhanden. Es kann sich nur darum handeln, zu ermitteln, welches Sinnescentrum dem Grosshirn zu seiner Entwickelung als Unterlage gedient hat.

Der Octopus hat ein auffallend grosses Auge und ein ebensolches Sehcentrum (Opticusganglion). Folgen wir den Haifischen, wo jenes Gesetz gefunden worden ist, an der Hand eines sehr grossen Riechcentrums, so erscheint es am wahrscheinlichsten, dass das Grosshirn des Octopus sich aus dem Sehcentrum entwickelt hat. Der Vorgang mag folgender gewesen sein: In einem früheren ontogenetischen Stadium enthielt bei dem Octopus das Dorsalganglion das Sehcentrum, wie wir es in erwachsenem Zustande bei den anderen Mollusken sehen. Darauf kam es zu einer Abspaltung des Grosshirns aus diesem Sehcentrum, welches letztere nunmehr, da es auf dem Oesophagus keinen Platz mehr hatte, entlang der dorsalen Commissur seitwärts nach unten glitt.

Solche Verschiebungen der Ganglien entlang den Commissuren sind bei den Wirbellosen nichts Neues: an der Bauchkette sehen wir sie da, wo die zahlreichen Ganglien zu zwei oder einem Ganglion verschmelzen. Aber auch innerhalb des Dorsalganglions sehen wir bei Cymbulia wie nach Degeneration des Augenapparates der Rest des

Dorsalganglions entlang der Dorsoventralcommissur zu dem Pedalganglion herabgleitet, dem aufliegend wir es vorfinden.

Ob diese Betrachtung für den Octopus resp. die Mollusken richtig ist, muss das Studium ihrer Ontogenie lehren.

Es ist übrigens möglich, dass in dem Dorsalganglion der anderen Mollusken neben dem Opticuscentrum auch schon ein Grosshirn vorhanden ist, aber wir sind aus naheliegenden Gründen nicht im Stande, diese beiden Bildungen dort functionell von einander zu sondern. Ebenso kann es sein, dass in dem Dorsalganglion eines echten Anneliden auch ein Grosshirn aufgefunden wird, da Sinnesnerven vorhanden sind, aus denen es sich entwickeln könnte. Hierzu würde ganz gut stimmen, dass Loeb (s. S. 27) seinen segmentirten und unsegmentirten Würmern (auf welche dieselbe Betrachtung anzuwenden ist) Grosshirnfunctionen zuspricht und diese Qualitäten in das dorsale Schlundganglion verlegt. Kurz, wir haben es als ein allgemeines Gesetz anzusehen, dass überall da, wo isolirte höhere Sinnescentren vorhanden sind, die Basis zur Entwickelung eines Grosshirns gegeben ist.

Ich komme nochmals zum Octopus und jenem Versuche zurück, in welchem gezeigt wurde, wie das Thier ohne Dorsalganglion dem drohenden Stabe ausweicht, dagegen die Urne nicht mehr zu sich heranzieht, auch seine Nahrung nicht mehr zu finden weiss. Es ist wohl der Schluss gestattet, dass der Octopus, wie er den Stab sieht und ihm ausweicht, so auch Urne und Nahrung sehen mag. Wenn ihn diese Objecte nicht mehr adäquat erregen, so genügt zur Erklärung die Annahme, dass er ihre Bedeutung vergessen hat. Betrachten wir diese Schlüsse im Lichte der Anschauungen, welche in den letzten Jahren im Gebiete der Grosshirnfunctionen der höheren Wirbelthiere und des Menschen durch H. Munk und Andere entwickelt worden sind, so erscheint unser Octopus seelenblind, indem er nachweisbar sehend ist, ohne aber die gesehenen Objecte in ihrer Bedeutung zu erkennen, die seinem Gedächtnisse entschwunden ist.

Wenn er dem Stabe ausweicht, so handelt es sich um einen retinalen Reflex, den ich in ähnlicher Weise schon für den Frosch beschrieben habe (s. Froschhirn, S. 66).

§. 2.

Die Leitungsbahnen im Centralnervensystem.

Um die Leitungsbahnen des Centralnervensystems festzulegen, wählen wir wieder den Krebs, der unter den Evertebraten sich am meisten zu diesem Unternehmen eignet.

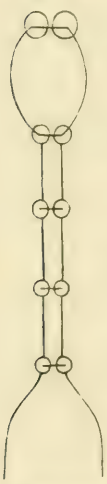
Entsprechend der Anatomie haben wir eine Anzahl von Bauchganglien, welchen sich nach vorn das Dorsalganglion anschliesst, das nach unseren Feststellungen als Gehirn eine Führerrolle ausübt.

Von hier aus gehen centrifugale Erregungen, welche auf jene Ganglien der Bauchkette auf dem Wege der Längscommissuren übertragen werden. Wie dieser Vorgang sich im Einzelnen abspielt, wie es zu den verschiedensten Bewegungen hierbei kommt, das zu untersuchen, ist hier nicht unsere Aufgabe.

Andererseits werden Reize von der Peripherie zu dem nächsten Ganglion als Centrum getragen, wo eine Aufwärtsleitung wiederum durch die Längscommissuren nach dem vordersten Ganglion stattfindet, oder eine Uebertragung auf die andere Seite durch die Quercommissuren eintritt.

Die Innervation verliefe demnach, wie in dem nebenstehenden Schema, Fig. 42, wonach von dem Hirnganglion, dem vordersten, alle Locomotion ausgeht, während die Bauchganglien nicht locomobil sind und nur von jenem in Bewegung gesetzt werden oder von der Peripherie her, wenn eine einfache Reflexbewegung in ihnen ausgelöst werden soll.

Fig. 42.



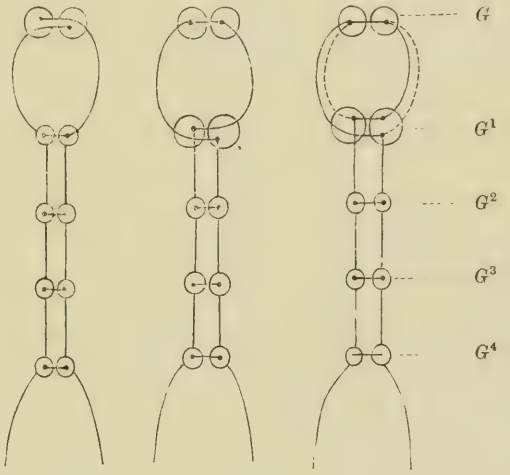
Schema.

Dieser Vorstellung entsprechen die Beobachtungen, dass der Krebs seine Locomotion einstellt, wenn das Dorsalganglion abgetrennt wird und dass die Locomotion bestehen bleibt nach doppelseitiger Durchschneidung der Längscommissur zwischen dem vierten und fünften oder auch zwischen dem dritten und vierten Bauchganglion, weil die vorderen Beine ausreichen, um den Körper noch zu tragen, obgleich die hinteren Beine gelähmt sind und nur nachgeschleift werden. Hingegen fallen die Schwimmbewegungen aus, weil der Schwanz das eigentliche Schwimmorgan ist, welches mit jenen Durchschneidungen jedesmal dem Einflusse des allgemeinen Bewegungs- resp. Locomotionscentrums entzogen ist. Es ist auch weiter verständlich, dass nach einseitiger Trennung der Längscommissur vom ersten zum zweiten Bauchganglion in Folge der Lähmung der correspondirenden, z. B. der rechten Seite, der Krebs um diese gelähmte Seite herum sich drehen würde; ein Versuch, dessen Ausführung geplant, aber aus den angegebenen Gründen bisher nicht gelungen ist. Doch dient uns als Bestätigung dieser Voraussetzung der analoge Versuch, den wir bei Cymbulia ausgeführt haben (s. S. 91). Durchschneidet man weiter die oberhalb des ersten Bauchganglions stehende rechte Dorsoventralcommissur, so würde auf Grund meines Schlusses eine Kreisbewegung entstehen, welche, da die ganze rechte Seite der Innervation entzogen ist, um

diese gelähmte Seite herum geht, d. h. in der Richtung der Verletzung. Der Versuch am Krebs ergiebt indess mit absoluter Regelmässigkeit unter den angegebenen Verhältnissen eine Kreisbewegung nach der unverletzten Seite, d. h. eine gekreuzte Wirkung.

Eine solche kann aber nur auftreten, wenn wir die Bewegungsimpulse sich kreuzen lassen, und zwar zunächst im Cerebralganglion selbst, wie in dem nebenstehenden Schema (Fig. 43) ausgeführt ist. Bei genauerem Zusehen ist indess sofort klar, dass dieses Schema an der bisherigen Lage der Dinge nichts ändert, da die Durchschneidung der Dorsoventralcommissur rechterseits nach wie vor die rechte Seite lähmt, so dass die Bewegung wiederum um die verletzte Seite erfolgen würde — entgegen meinen Erfahrungen. Noch viel ungünstiger fällt der Versuch an diesem Schema aus, wenn wir die einseitige Abtragung des Dorsalganglions ausführen: Man übersieht, dass in diesem Falle die Leitungen aus beiden Seiten unterbrochen werden und die einseitige Abtragung denselben Effect haben würde, wie die Abtragung des ganzen Gehirns.

Fig. 43. Fig. 44. Fig. 45.



Die Kreuzung kann demnach nur in dem ersten Bauchganglion, dem Unterschlundganglion, vor sich gehen, und würde sich vollziehen, wie in dem beifolgenden Schema (Fig. 44) ausgeführt ist: Durchschneidet man jetzt z. B. die rechte Dorsoventralcommissur, so wird die linke Seite gelähmt und der Krebs dreht um die linke Seite, d. h. nach der der Verletzung entgegengesetzten Seite, entsprechend unserem Versuche. Indess ist die Uebereinstimmung mit dem Versuche noch keine genügende, denn nach dem Schema würde die Durchschneidung der rechten Hirnseite die linke Seite lähmen und ferner könnte es aus leicht ersichtlichen mechanischen Bedingungen nur zu einer Drehbewegung kommen, niemals aber zu einer translatorischen Bewegung. In dem Experimente aber handelt es sich stets um Kreisbewegung, d. h. eine translatorische Bewegung im Gegensatze zu einer Drehbewegung, die ohne Translation geschieht, wie wir sie bei den Wirbelthieren in der

Uhrzeigerbewegung kennen. Endlich aber fehlt, worauf ich stets von Neuem hingewiesen habe, jede Lähmung an der Peripherie. Diese Bedingungen können in der Weise erfüllt werden, dass wir die Kreuzung nicht total, sondern nur partiell geschehen lassen, mit der Einrichtung, dass die Majorität der Fasern (etwa zwei Drittel, um den einfachsten Fall zu wählen) die Mittellinie überschreitet, während die Minorität der Fasern (ein Drittel) auf der ursprünglichen Seite bleibt.

Auf diese Weise kommt es niemals zu einer peripheren Lähmung, und die Kreisbewegung muss entstehen in Folge der Differenz der Innervation, welche auf beiden Seiten zur Geltung kommt, deren absolute Grösse wir indess nicht bestimmen können.

Der Faserverlauf ist nunmehr zu construiren, wie in dem Schema (Fig. 45, a. v. S., mit fortlaufender Bezeichnung der Ganglien von G bis G^4), aus dem man zugleich ersieht, welcher cardinale Unterschied besteht, je nachdem man die Commissur zwischen dem ersten und zweiten Ganglion der ganzen Reihe oder zwischen dem zweiten und dritten Ganglion durchschneidet: Unterbrechen wir die Leitung z. B. rechts zwischen G und G^1, so haben wir die linke Seite um zwei Drittel ihrer Innervation beraubt, während die rechte ein Drittel ihrer Innervation eingebüsst hat; keine der beiden Seiten bleibt ohne Innervation. Findet die Unterbrechung aber zwischen G^1 und G^2 statt, so ist die rechte Seite ihrer Innervation vollständig beraubt.

Wenn wir diese grosse Kreuzung in das Unterschlundganglion verlegen, so möge dabei nicht vergessen werden, dass daneben in diesem Ganglion nach den Lehren der Anatomie auch noch die einfache Quercommissur vorhanden sein muss, um den kürzesten Weg zur Vermittelung der einen Seite mit der anderen zu haben, wie jeder einfache Reflexversuch lehrt und wie auch der Reizversuch auf S. 103 gezeigt hat.

Zur Feststellung der sensiblen Leitungsbahnen dient zunächst jener Versuch, in welchem nach Durchschneidung der einen Dorsoventralcommissur Schwimmbewegungen eintreten bei Reizung der beiden Schwanzseiten. Daraus geht hervor, dass auch die sensiblen Bahnen sich partiell kreuzen und wahrscheinlich ebenfalls im Unterschlundganglion. Aber der zweite Versuch mit Durchschneidung der Längencommissur lehrt, dass der Uebergang von centripetalen Erregungen auch innerhalb der Bauchkette stattfindet. Ob man diese Bahnen als sensible bezeichnen darf, könnte fraglich erscheinen, jedenfalls aber gehen diese Erregungen auf sensible Bahnen über.

Was die übrigen Arthropoden betrifft, so ist wohl anzunehmen, dass die motorische Leitung die gleiche ist, wie bei dem Krebse, da wir dort jene Versuche haben gelingen sehen, welche uns für den

Krebs das Material zur Construction dieser Leitungsbahnen gegeben haben. Ueber die sensible Leitung vermögen wir aber nichts auszusagen, da uns gleiche Versuche, wie beim Krebse, nicht zu Gebote stehen, doch ist bis auf Weiteres anzunehmen, dass sie sich wie beim Krebse verhalten.

Gehen wir mit diesen Untersuchungen zu denjenigen Evertebraten, welche nur ein Sinneshirn haben, wie die Anneliden und Mollusken, so wäre die Frage zu beantworten, welchen Weg die Bahn läuft, die den umgesetzten Gesichtseindruck auf die Bauchganglien überträgt. Hierüber können wir nichts aussagen; es fehlt alles Material.

Was die Wege betrifft, welche die motorischen Bahnen in dem Pedalganglion der Mollusken ziehen, so wissen wir aus den Versuchen an *Cymbulia* und *Octopus*, dass diese Bahnen ungekreuzt verlaufen: ebenso ungekreuzt dürften die centripetalen Bahnen sein. Das Gleiche gilt wohl auf Grund von Analogien mit dem Bauchmarke des Krebses auch für die Anneliden.

Wie die Leitungen bei den unsegmentirten Würmern sich verhalten, folgt direct aus den obigen Versuchen und bedarf keiner besonderen Betrachtung.

§. 3.

Theorie der Zwangsbewegungen.

Obgleich wir eine Theorie der Zwangsbewegungen schon bei den Wirbelthieren entwickelt haben, so wiederholen wir die Lösung dieser Aufgabe an dieser Stelle, weil sie viel deutlicher und klarer erfolgen kann; somit auch in Zukunft der gleichen Betrachtung bei den Wirbelthieren zur Basis dienen wird.

Was wir bei den Wirbelthieren abgeleitet haben, dass, wenn die einseitige Abtragung eines gewissen Centraltheiles Zwangsbewegung giebt, dieselbe Störung auch nach Vernichtung der von jenem Centraltheile abgetrennten Leitungsbahnen eintreten müsse, das können wir hier im Versuche direct darstellen, da wir diese Leitungsbahnen isolirt unterbrochen haben. Dieses Resultat verdeutlicht die Entstehung der Zwangsbewegung in hohem Maasse.

Wir setzen voraus, dass bei der bilateral symmetrischen Anordnung der Bewegungsorgane des Krebses die geradlinige Bewegung durch eine bilateral gleich starke Innervation der Bewegungsorgane, der Muskeln, zu Stande kommen wird. Würden wir unseren Krebs der Innervation der einen Seite vollständig berauben, wie das in dem analogen Versuche bei *Cymbulia* geschehen ist, so entsteht, da es sich um eine schwere Masse handelt, eine rotirende Bewegung, und zwar um die verletzte

Seite herum, genau so wie ein Kahn auf stehendem Gewässer sich im Kreise herum drehen wird, wenn von den zwei Rudern, welche durch gleichsinnige Bewegung ihn bisher vorwärts bewegt haben, das eine seine Thätigkeit einstellt. Sind die Bahnen, welche den Innervationsimpuls vom Gehirn nach der Bauchkette tragen, auf derselben Seite geblieben, so würde nach einseitiger Abtragung des Gehirns die Drehbewegung die gleiche bleiben; kreuzen sich jene Bahnen, so müsste die Drehbewegung nach der entgegengesetzten Seite stattfinden. Erst wenn diese Bahnen sich partiell kreuzen, kann die drehende Bewegung in eine Translation übergehen resp. eine Kreisbewegung entstehen, welche in der der Verletzung entgegengesetzten Richtung vor sich geht.

Wenn wir weiter fragen, welche Innervationseinflüsse es sind, deren einseitige Eliminirung nothwendig die Kreisbewegung erzeugt, so können wir zunächst feststellen, dass die Erregungen, welche durch Auge und Ohr auf die Bewegungssphäre einwirken, einseitig ohne Schaden fortfallen können, wie wir auch oben gezeigt haben, dass die Abtragung des Auges oder des Ohres der einen Seite niemals zur Kreisbewegung führt. Es ist aber auch bei den Fischen, Amphibien und Reptilien von mir nachgewiesen worden, dass in dieser Richtung ungestraft nicht nur das Auge resp. der Sehnerv, sondern auch der centrale Theil des Gehirns, die Decke des *Lobus opticus*, einseitig abgetragen werden kann, ohne dass darauf Zwangs- resp. Kreisbewegungen folgen.

Reden wir weiter vom Krebs, so haben wir in dem Gehirn desselben neben jenen Sinnescentren noch das allgemeine Bewegungscentrum, von dem wir früher schon ausgeführt haben, dass es die Centralstation darstellt, in welcher die in den Bauchganglien segmentär angeordneten Innervationen der willkürlichen Muskeln in einem Punkte zusammengefasst werden, in welchem alle centripetalen Erregungen zusammenlaufen, um auf die centrifugalen Bahnen übertragen zu werden. Dass die halbseitige Abtragung des Krebsgehirnes thatsächlich, soweit es sich um Erzeugung der Kreisbewegung handelt, nichts Anderes leistet, als dass damit das allgemeine Bewegungscentrum halbseitig entfernt wird, geht am klarsten aus der Thatsache hervor, dass die einseitige Durchschneidung der Dorsoventralcommissur genau dasselbe leistet; jener Commissur, welche nichts Anderes enthalten kann, als die Gesammtheit der centripetalen und centrifugalen Bahnen, die mit dem Gehirn verkehren, abgesehen von den nächsten Bahnen, die dem Kopfe selbst angehören, deren Zahl im Vergleich zu dem übrigen Körper nur sehr gering ist.

So erscheint es vollkommen klar, dass, wenn mit der halbseitigen Abtragung des Gehirns aus dieser Hälfte die Majorität der sensiblen

und motorischen Elemente (nach unserer Annahme etwa zwei Drittel) entfernt worden sind, unter deren ausschliesslicher Botmässigkeit die Locomotion des Thieres vor sich geht, unser Krebs von der geraden Linie abweichend im Kreise herumgehen muss.

Hier könnten die Auseinandersetzungen über den Krebs abgeschlossen werden, indess sollen dieselben, namentlich mit Rücksicht auf die Wirbelthiere, noch weiter geführt werden.

Es ist ohne Weiteres verständlich, dass die gleiche Bewegungsanomalie (Kreisbewegung) auch dann zu Stande kommen muss, wenn nur die motorischen Elemente partiell in der oben geschilderten Weise zerstört werden. Dasselbe trifft aber auch zu für den Fall der partiellen sensiblen Lähmung und ist ganz selbstverständlich für den Fall, dass die Anregungen zur Locomotion von der Peripherie kommen. Es wird in solchem Falle das Hirncentrum von der einen Seite des Körpers nur eine Minorität von Anregungen erhalten, während von der anderen Seite vergleichsweise mächtige Anregungen zur Locomotion erfolgen: Das Resultat muss eine Störung der geradlinigen Bewegung erzeugen, wie wir sie in der kreisförmigen Zwangsbewegung sehen.

Wie aber ist es für den Fall, dass die Anregung zur Bewegung nicht ausgeht von der Peripherie, sondern von einem anderen der uns bekannten Erregungspunkte, z. B. von dem Auge, dem Ohre oder dem Grosshirne, als dem Sitze des Willens? Das Resultat wird dasselbe bleiben, denn eine normale Locomotion setzt die Integrität der peripheren Haut-, Muskeln- und Gelenkempfindungen voraus. Wenn sie fehlen, geht auch in den eben angeregten Fällen die geradlinige Bewegung in die kreisförmige über.

Um Missverständnisse zu vermeiden, bemerke ich, dass der Ausfall isolirter motorischer oder sensibler Elemente immer nur central gedacht sein kann.

Fassen wir jetzt nochmals die Bedingungen für die Entstehung von Zwangsbewegungen zusammen, so sind es die folgenden:

1. Ein Hirncentrum, in welchem die gesammte willkürliche Musculatur ihr secundäres Innervationscentrum findet.

2. Die ungleiche Innervation der beiden bilateral symmetrischen Körperhälften und zwar so, dass, wenn wir die gesammte Innervation der einen Seite $= 1$ setzen, die Differenz der Innervation liegt zwischen x und $1-x$, wobei x den kleinsten Innervationswerth einer Seite bedeutet, deren Werth immer erheblich kleiner als 1 und grösser als 0 ist, so dass $1-x$ niemals $= 0$ sein kann — im Gegensatze zu einer Innervationsdifferenz von 1 bis 0.

3. Die Innervationsdifferenz zwischen den Grenzen x und $1-x$ finden wir verwirklicht oberhalb der grossen partiellen Kreuzung, wie

wir sie für den Krebs im ersten Bauchganglion bestimmt haben und wie sie für die Wirbelthiere in der bekannten Pyramidenkreuzung vorhanden ist.

4. Die Innervationsdifferenz von 0 bis 1 liegt unterhalb der Kreuzung und giebt niemals Veranlassung zu einer Zwangsbewegung, sondern zu einer Bewegung mit Paralyse der einen Seite, welche um so weniger auftreten wird, je geringer die Differenz zwischen 0 und 1 wird, d. h. je weiter wir uns von der Kreuzung in distaler Richtung entfernen, wie es im Bauchmark des Krebses und im Rückenmark der Wirbelthiere der Fall ist.

Zum Schluss noch einige Worte über die merkwürdige, von R. Dubois entdeckte Erscheinung, dass geköpfte Insecten die Zwangsbewegungen fortsetzen, welche das kopftragende Thier vorgeschrieben hat. Es ist dieselbe Thatsache, die ich, unabhängig von Dubois, beim Haifische aufgefunden habe. Nur der eine Unterschied besteht, dass das geköpfte Insect die vorgeschriebene Zwangsbewegung sofort wiederholt; der Haifisch hingegen erst zehn Stunden nach der Köpfung.

Für den Haifisch habe ich seiner Zeit interpretirt, dass es sich bei dieser Erscheinung um die Fähigkeit des Rückenmarkes handelt, den Innervationsimpuls, welchen es vom Gehirn erhält, wenn er hinreichend lange eingewirkt hat, zu reproduciren. Das Insectenbauchmark wäre dem Haifisch darin überlegen, insofern diese Reproductionsfähigkeit eine viel intensivere ist, da sie sich nach einer äusserst kurzen Uebungszeit geltend macht.

§. 4.

Der Schlundring.

Wenn man dem Schlundringe besondere Aufmerksamkeit entgegenbringt, so ist das begreiflich für jene Forscher, welche in ihm das Gehirn (im Vergleich mit den Wirbelthieren) sehen. Consequenter Weise müsste man dann weiter den Schlundring der Bauchkette gegenüberstellen und als erstes Bauchganglion erst das Ganglion bezeichnen, welches auf das untere Schlundringganglion, das Unterschlundganglion, folgt, was nicht regelmässig geschieht.

Daher scheinen jene Autoren richtiger zu verfahren, welche dem Schlundringe jene Bedeutung absprechen und als erstes Bauchganglion das Unterschlundganglion zählen. Aber auch diese Forscher reden vielfach von der besonderen Bedeutung des Schlundringes, ohne dass man erfährt, worin dieselbe eigentlich besteht; denn dass das Oberschlundganglion für sie das Gehirn ist, verleiht dem mit demselben verbundenen Unterschlundganglion noch keinen eximirten Werth. Auch nicht der

Umstand, dass das Unterschlundganglion das Centrum für den Kieferapparat ist, während die übrigen Bauchganglien Extremitäten zum Centrum dienen, was functionell wohl einen wesentlichen Unterschied macht, aber keinen solchen bedingt für die Morphologie, welche die Segmente zählt.

Es würde also der Schlundring eine besondere Bedeutung gewinnen, wenn man dem Unterschlundganglion eine besondere Stellung gegenüber den anderen Bauchganglien anweisen könnte. (Das Oberschlundganglion hat schon morphologisch und physiologisch als „Gehirn" eine besondere Bedeutung.)

Auch unter den Experimentatoren (Faivre, Vulpian, Lémoine, Yung) kehrt wiederholt die Ansicht wieder, dass dem Unterschlundganglion ein besonderer Werth zuerkannt werden müsste, aber keiner ihrer Versuche zeigt uns diese besondere Stellung.

Diese besondere Stellung bekommt das Unterschlundganglion nunmehr mit dem hier gelieferten Nachweise, dass in ihm eine Kreuzung der centrifugalen Bahnen für den ganzen Körper stattfindet, womit dieses Ganglion sowohl morphologisch wie physiologisch in einen ganz bestimmten Gegensatz einerseits zu dem Hirnganglion, andererseits zu allen Ganglien der Bauchkette tritt.

Wenden wir uns wieder zurück zu den Wirbelthieren, wo in der grossen Pyramidenkreuzung des Nackenmarkes die motorischen Bahnen sich kreuzen, so ist dieselbe offenbar ein Analogon zu der Kreuzung im Unterschlundganglion, so dass wir Nackenmark und Unterschlundganglion analog setzen können.

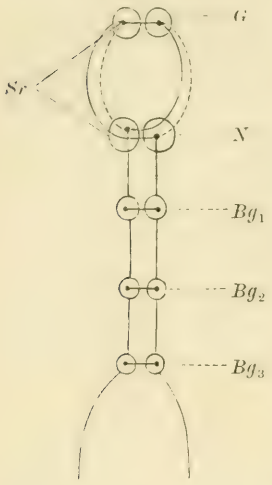
In dieser Auffassung werden wir weiter noch unterstützt durch die Thatsache, dass hier wie dort die Kauwerkzeuge in diesem Punkte ihr Centrum haben und endlich noch dadurch, dass auch das Athemcentrum beim Krebse wie bei den Wirbelthieren an dieser Stelle seinen Sitz hat. Für die Insecten ist dieser Punkt noch streitig, da Baudelot jenes Centrum in das erste Bauchganglion verlegt, während es Faivre in dem metathoracischen Ganglion sucht (s. S. 13). Mir fehlen darüber Erfahrungen, aber ich möchte daran erinnern, dass wir bei den Wirbelthieren neben dem Hauptathemcentrum im Nackenmarke spinale Athemcentren von geringerer Kraft kennen. Sollte nicht für die Insecten eine gleiche Einrichtung bestehen, so dass mehrere Athemcentren von vielleicht verschiedenem Werthe über die ganze Kette verstreut sind?

Wollen wir für das Unterschlundganglion eine entsprechende Bezeichnung einführen, so würde sich dafür, da mir Nackenmark wegen der dort gegebenen bestimmten Beziehung zum Nacken hier nicht zu passen scheint, der allein bei den Wirbelthieren vorhandene und in-

differente Ausdruck „Nachhirn" empfehlen. Nunmehr kommt dem Schlundringe die gesuchte Bedeutung zu, insofern als er wenigstens bei den Arthropoden in seinem Oberschlundganglion das Gehirn, in seinem Unterschlundganglion das Nachhirn repräsentirt, während die Commissuren echte intercentrale Nervenfasern darstellen.

Folgerichtig müssen wir nunmehr den Schlundring von der Bauchkette absondern und die Zählung der Ganglien der Bauchkette erst bei dem hinter dem Schlundringe, resp. hinter dem Unterschlundganglion liegenden Ganglion beginnen, wie das in Zukunft auch von hier aus geschehen soll und wie in der beistehenden Figur ausgeführt ist, wo der Schlundring als Ganzes mit *Sr* bezeichnet ist, während sein vorderes Ganglion das Gehirn *G* ist, sein hinteres Ganglion, das Nachhirn, die Bezeichnung *N* erhält. Jetzt erst folgen die Bauchganglien mit Bg_1, Bg_2 . . . . Bg_n. Und was wir im Nervensystem der Wirbelthiere niemals ausführen können, nämlich die gesonderte Zerstörung oder Reizung der die centralen Elemente verbindenden Bahnen, ist hier ausführbar, sowohl zwischen Gehirn und Nachhirn, wie zwischen Nachhirn und Bauchkette oder deren einzelnen Ganglien.

Fig. 46.



Freilich ergeben sich unter Umständen dabei insofern Schwierigkeiten, als wie z. B. beim Krebs das Unterschlundganglion makroskopisch deutlich aus zwei Theilen besteht. Da ich nachgewiesen habe, dass der hintere Theil desselben Muskeln der Scheere zum Centrum dient, so bin ich der Ansicht, dass nur der vordere Theil dem Schlundringe angehört, während der hintere Theil das eigentliche erste Bauchganglion darstellt.

Was für den Schlundring des Krebses gilt, dürfte auf Grund der gleichen Leitungsbahnen auch für den Schlundring der übrigen Arthropoden gelten, mit dem einen Unterschiede, dass bei den letzteren die Bauchmetameren ihre Locomobilität erhalten haben, also auch Locomotion machen nach Entfernung des Schlundringes. Ob die beiden, zunächst völlig gleichen Formen der Bewegung wirklich in allen Verhältnissen gleich sind, weiss ich nicht; ich kann mir aber vorstellen, dass Unterschiede da sind.

Der homologe Schlundring der Anneliden verhält sich in functioneller Beziehung ganz anders, insofern als sein Oberschlundganglion nur ein Sinneshirn darstellt und sein Unterschlundganglion die grosse

Kreuzung nicht besitzt. Aehnliches gilt für den Schlundring der Mollusken, der ihr ganzes Centralnervensystem repräsentirt.

§. 5.

Phylogenetische Betrachtungen.

Wir gehen von den Ringelwürmern aus, welche anatomisch ihren primitiven Zustand dadurch kundthun, dass ihr Leib noch die vollkommene Segmentirung zeigt. Physiologisch bekundet sich dieser primitive Zustand darin, dass jedes Segment seine volle Selbständigkeit besitzt und locomobil ist, d. h. selbständig Ortsbewegungen auszuführen vermag. Die coordinatorische Thätigkeit dieses ausgedehnten Systemes von Segmenten erzeugt die Locomotion des ganzen Thieres.

Dieser Abtheilung zunächst, sowohl ihrer äusseren Form wie der Beschaffenheit des lang gezogenen Nervensystems nach, stehen die Larven der Hexapoden, welche indess bekanntlich fertige Individuen darstellen und unter denen ich die Larven der Schmetterlinge hervorheben will. Ebenso die Myriopoden. Was die beiden Gruppen von den Anneliden äusserlich trennt, sind die Gliedmaassen, aber wenn man das Nervensystem beider morphologisch vergleicht, so wird man vergeblich nach einem Unterschied zwischen den beiden Nervensystemen suchen, wie in der That die Morphologen einen Unterschied zwischen denselben nicht kennen.

Diesen Unterschied vermochte erst das Experiment aufzudecken in jenem Resultate, das die halbseitige Abtragung des dorsalen Schlundganglions oder der davon abgehenden Dorsoventralcommissur zu Tage förderte: bei den Raupen folgte die zwangförmige Kreisbewegung, bei den Anneliden blieb die normale Locomotion unverändert. An der Hand unserer früheren Erörterungen folgte daraus, dass das Insect ein echtes Gehirn besitzt, dass dem Annelid ein solches fehlt. Der tiefere Sinn dieser Veränderung ist der, dass bei dem Insect das Hirnganglion die Ganglien der Bauchkette beherrscht oder führt, dass also eine Scheidung der Functionen eingetreten ist, während bei dem Annelid alle Ganglien gleichwerthig der gleichen Function dienen.

Der Vorgang, welcher zu dieser Herrschaft des Dorsalganglions geführt hat, mag sich so gestaltet haben, dass unter einem Einflusse, den wir heute nicht bestimmen können, die Bauchganglien ihre Locomobilität an das vorderste Ganglion der Reihe (Dorsalganglion) abgegeben und auf diese Weise jenes um einen beträchtlichen Theil in seiner Kraft verstärkt haben. Soweit man die Dinge übersehen kann, ist die Kraft keine andere, als die der Locomobilität, durch welche das vorderste Ganglion der Reihe allen übrigen nunmehr überlegen

ist, da diese jenem hierin folgen müssen. Indess haben die Bauchganglien diese ihre Kraft an das Dorsalganglion durchaus nicht vollkommen abgegeben, denn nach Abtragung des Dorsalganglions vermag das Thier noch Ortsbewegungen zu machen. Es unterliegt wohl keinem Zweifel, dass zwischen der Ortsbewegung des unversehrten und hirntragenden, sowie des hirnlosen Thieres (abgesehen von dem Einflusse der vorhandenen oder fehlenden höheren Sinnesorgane, Auge, Ohr) Unterschiede bestehen werden, indess haben wir uns mit der Aufsuchung resp. Feststellung desselben bisher nicht beschäftigt, um so weniger, als es uns, wie oben bemerkt, an einer Methode hierzu mangelt. Gehen wir von den Larven, den Raupen, zu dem ausgebildeten Insecte, so wissen wir, dass das Nervensystem desselben genau den gleichen Werth besitzt, gleichviel, ob die Bauchkette um einige Ganglien reducirt worden oder ob sie die gleiche geblieben ist.

Durch diese Thatsache sind die ihrem äusseren Aussehen nach sehr nahestehenden Nervensysteme der Anneliden und Insectenclassen, *in specie* Raupen, principiell geschieden und sehr deutlich von einander abgerückt, während die äusserlich so verschiedenen Larven und die daraus entstandenen entwickelten Individuen, welche ihrer äusseren Form nach (z. B. Raupe und Schmetterling) himmelhoch von einander getrennt scheinen, doch in Wahrheit einander genähert und erheblich zusammengerückt sind.

Ganz ebenso wie die Larven der Insecten verhalten sich zu den Anneliden die Myriopoden: während durch den lang gezogenen Leib und dem entsprechendes Nervensystem eine äusserliche gewisse Aehnlichkeit, eigentlich Gleichheit, mit den Anneliden besteht, haben auch sie ihr Dorsalganglion zum Herrscher eingesetzt und auf diese Weise sich deutlich gegen die Anneliden gesondert. Wir sehen, dass von den Anneliden zu den Arthropoden eine fortwährende Abgabe an locomobiler Kraft von Seiten des Bauchganglions an das Gehirnganglion stattfindet. Schliesslich müssen die Bauchganglien nach einem allgemeinen Naturgesetz, wonach ungenutzte Functionen allmälig zu Grunde gehen, ihre Locomobilität ganz verlieren. Dieses Ereigniss sehen wir in der That bei den Crustaceen eintreten, bei denen der Verlust des Dorsalganglions die locomotorische Fähigkeit des Thieres vollkommen aufhebt. Indess findet dieser Uebergang nicht ganz schroff statt, denn wir haben gesehen, dass eine Gruppe von Krebsen, die Landasseln *(Oniscus murarius)* sich bezüglich jener Function des Bauchmarkes genau so verhalten, wie die Insecten.

So können wir eine ununterbrochene Entwicklungsreihe verfolgen, welche von den Anneliden beginnt und sich über Hexapoden und Myriopoden zu den Crustaceen hin fortsetzt, die darauf hinausläuft,

dass eine wesentliche Function des Bauchmarkes eines primitiven Individuums, eines Ringelwurmes, bei der aufsteigenden Thierreihe nach vorn zu wandern beginnt, um schliesslich das Bauchmark ganz zu verlassen und allein dem Dorsalganglion zu verbleiben. Genau den gleichen Vorgang haben wir schon bei der Stammesentwicklung der Wirbelthiere verfolgen können[1]), so dass zwischen diesen beiden Reihen von Thieren die grösste Analogie besteht, wobei es zunächst vom Standpunkte der Function von ganz untergeordneter Bedeutung ist, ob der Haupttheil des Nervensystems in Gestalt des Rückenmarkes über dem Darmcanal liegt oder in Gestalt des Bauchmarkes unter demselben.

Bei den Wirbellosen tritt diese Entwicklung viel deutlicher und allmäliger auf; auch haben wir die Gleichheit aller Metameren bei dem primitiven Thiere, dem Ringelwurme, viel exacter nachweisen können, als es dort bei dem Amphioxus möglich gewesen ist.

Hierzu tritt bei den Wirbellosen noch der weitere Vortheil, dass wir die Entwicklung jener Reihe auch noch weiter nach unten verfolgen können.

Der offenbare Vorgänger des Ringelwurmes ist der unsegmentirte Wurm (Typus: *Cerebratulus marginatus)*, der functionell dem Ringelwurme gleich kommt, so weit unsere Methoden den Vergleich gestatten.

Eine Stufe tiefer steht der Wurm vom Typus des *Distoma hepaticum*, wo die Innervation des ganzen Individuums von dem einen Ganglion abhängt. Hier befinden wir uns aber auch auf der primitivsten Stufe, welche unsere Reihe erreichen kann.

Endlich schiebt sich hier ganz von selbst eine andere interessante Betrachtung ein: Vergleichen wir die ganz analoge Reihe der Wirbelthiere mit der Annelidenreihe, wie wir es oben gethan haben, und erinnern uns, dass der wesentliche Unterschied der beiden Reihen darin bestand, dass das Nervensystem dort über, hier unter dem Darmrohr liegt, so erscheint als nothwendige Folgerung, dass die Wurzel der Wirbelthiere an der gleichen Stelle liegt, wie die der Anneliden, nämlich bei den unsegmentirten Würmern, wo der Uebergang zu dem Wirbelthiertypus im Nervensystem am einfachsten zu Stande kommen kann, und zwar dann, wenn die Vereinigung der beiden Seitennerven, deren Lage zum Darmcanal noch eine ganz neutrale ist (sie liegen seitlich zum Darmrohr), nicht unterhalb des Darmrohres, wie bei den Evertebraten, sondern **oberhalb** desselben vor sich geht.

Diese Betrachtungen ergeben sich an der Hand unserer Versuche und Schlüsse so ungezwungen, dass ich ihnen nicht aus dem Wege gehen mochte. Und es ist gewiss ein ganz erfreuliches Zeichen, dass

[1]) Vgl. Fische, S. 110.

ich auf einem ganz anderen und eigenartigen Wege zu dem gleichen Schlusse gelange, wie ihn die Morphologie schon lange vorher gemacht hat.

Die Mollusken stellen einen eigenartigen Typus dar, welcher zunächst eine Anlehnung an den Annelidentypus nicht darbietet. Könnte man nachweisen, dass der Leib der Mollusken aus mehrmetamerigen Thieren hervorgegangen ist, und könnte man ihr Pedalganglion aus einer grösseren Anzahl von Bauchganglien zusammenfliessen lassen (was an sich keine Schwierigkeiten hätte), so wäre der Molluskentypus auf den des Annelids zurückgeführt. Denn in dieser Beleuchtung wären die beiden Nervensysteme functionell von gleichem Werthe.

In der That lesen wir bei Gegenbaur, dass für einzelne Gruppen von Mollusken (Placophoren, gymnosome Pteropoden) wurmartige Larvenformen gefunden worden sind, welche auf eine frühere Metamerie hindeuten. Ein Anschluss nach dieser Richtung hin ist demnach nicht ausgeschlossen, doch mag die Verfolgung dieses Gedankens der Zukunft überlassen bleiben.

Was die Echinodermen anbetrifft, so scheinen sie zunächst nirgends einen Anschluss an die bisherigen Typen zu finden. Wenn wir aber ihre Ontogenie einsehen, so erfahren wir, dass ihre Larvenform vollständig mit den Larven von Würmern (Anneliden, Gephyreen) übereinstimmt [1]). Nach diesem Fingerzeige ist es für unsere Kenntniss nur natürlich, den Arm eines echten Seesternes einem Ringelwurme gleichzusetzen, mit dem er in seinem Nervensysteme alle Qualitäten theilt. Dann ginge ein Seestern aus einer gemeinschaftlichen Vereinigung einer Anzahl von wurmartigen Individuen hervor, die gleichberechtigt neben einander bestehen, deren Zusammenhang und Bestand dadurch gesichert ist, dass von Fall zu Fall das eine oder das andere Mitglied die Führung dieser Genossenschaft übernimmt und die Leitung so lange behält, bis die intendirte Leistung abgelaufen ist. Auf diese Weise entsteht die Coordination der an sich unabhängigen Componenten.

Welcher der Genossen im gegebenen Falle die Leitung übernimmt, ist so ohne Weiteres nicht zu sagen, doch erscheint mir die Annahme am meisten zulässig, die Führung demjenigen anzuvertrauen, welcher dem jedesmaligen Orte der Reizeinwirkung am nächsten liegt.

Diese Auffassung des Seesternes deckt sich wiederum mit der Morphologie, wo Häckel die Echinodermen aus Stöcken wurmartiger Organismen hervorgehen lässt.

Nur auf eine Schwierigkeit dieser Auffassung möchte ich noch aufmerksam machen: Wenn wir die Anneliden mit dem Seesterne zu-

[1]) Gegenbaur, Grundriss der vergleichenden Anatomie. Leipzig 1878, S. 205.

sammenfassen, so werden wir sie offenbar mit ihren Vorderenden zusammenwachsen lassen, entsprechend der Beobachtung (Preyer), dass der mit der Centralscheibe isolirte Seesternarm zielbewusst fortschreitet. Am Vorderende befinden sich aber in der Regel die höheren Sinne — beim Seesterne würden sie sich nach dieser Auffassung am Hinterende befinden, da ja seine Augen an der Spitze des Radius, an dem freien Ende desselben stehen.

Wenn wir die Echinodermen auf Grund ihrer functionellen Beziehungen so nahe an die Anneliden heranrücken, so hat diese Betrachtung nur die eine Schattenseite, dass die neuere Morphologie jene Ansicht wieder verlassen hat.

Zum Schluss kommen wir zu den Coelenteraten, welche, entsprechend ihrem ganzen Bau, so auch ihrem Nervensystem nach, in anatomischer wie physiologischer Hinsicht eine Sonderstellung einnehmen, so dass wir sie direct keinem anderen Thiertypus anschliessen können.

Vierte Abtheilung.

Ueber das Gleichgewicht der Evertebraten.

In früheren Arbeiten (s. Froschhirn, Abthl. I dieser Sammlung, S. 23 bis 25, u. Fische, Abthl. II, S. 8 bis 9) habe ich darauf aufmerksam gemacht, dass man bei allen Betrachtungen über das Gleichgewicht der lebenden Wesen zu unterscheiden hat das Gleichgewicht des Schwerpunktes und das Gleichgewicht der Lage, insofern neben der ausreichenden Unterstützung des Schwerpunktes eine bestimmte Lage des Körpers verlangt wird, damit das Thier sich im Gleichgewicht befinde.

Zur Erläuterung des Gesagten erinnere ich daran, dass z. B. Frosch und Seestern — um zwei sehr differente Thiere zu nennen — die Bauchlage als ihre natürliche Gleichgewichtslage fordern; dass sie stets in dieselbe zurückkehren, wenn man sie auf den Rücken gelegt hat, obgleich der Schwerpunkt des Körpers da wie dort ausreichend unterstützt ist. Dass es nicht die Reizung der Rückennerven ist, welche jene Thiere aus der Rücken- in die Bauchlage zurückführt, geht aus der Thatsache hervor, dass jene Erscheinung auch eintritt, nachdem man die Rückenhaut entfernt hat.

Das Gleichgewicht des Schwerpunktes ist befriedigt, wenn der Schwerpunkt ausreichend unterstützt ist; ob das der Fall ist, darüber wird das Thier unterrichtet durch die Aenderung der Druckempfindungen in Haut und Muskeln. Das Gleichgewicht der Lage ist gegeben, wenn das Thier seine natürliche Lage einhält. Um zu bestimmen, welches die Kräfte sind, die das Thier immer wieder in seine natürliche Lage zurückführen, hat man sich zu erinnern, dass jedes lebende Wesen aus mehreren beweglichen Theilen zusammengesetzt ist oder daraus zusammengesetzt gedacht werden kann, die gegen einander verschiebbar sind und im Zustande des Gleichgewichts der Lage dem Thiere eine Summe von Gefühlsempfindungen (Tast-, Temperatur-, Druck-, Gelenk- und Muskelempfindungen) erzeugen, deren Grösse das

Thier ein- für allemal kennt. Jede Verschiebung der Theile gegen einander, wie sie bei einer anderen Lage des Körpers eintritt, führt zu abweichenden Gefühlsempfindungen, welche das Gleichgewicht regulirende Bewegungen hervorrufen.

Man übersieht, dass die Empfindungen, welche das Gleichgewicht des Schwerpunktes schützen, in letzter Instanz die gleichen sind, wie jene, die über das Gleichgewicht der Lage wachen.

Wir wollen diesen Gefühlssinn, der sich zweifellos aus mehreren Qualitäten zusammensetzt, nach einer bekannten Analogie den Körperfühlssinn nennen, und können nunmehr aufstellen, dass das Gleichgewicht der lebenden Wesen vom Körperfühlssinne abhängt.

Wir haben bisher nur vom Ruhezustande der Thiere gesprochen. Da während der Bewegung eine gesetzmässig fortschreitende Verschiebung des Körperschwerpunktes stattfindet, so gilt dasselbe Gesetz auch für die Bewegung.

Hiernach erhellt, dass das statische und dynamische Gleichgewicht aller Thiere eine Function ihres Körperfühlssinnes ist.

Endlich sei bemerkt, dass bei allen Metazoën die Umsetzung der Empfindung in die regulirende Bewegung in einem nervösen Centralorgane geschieht.

Im Jahre 1886 und 1887 veröffentlichte Y. Delage in Paris Versuche, durch welche er zu beweisen suchte[1]), dass es noch andere Empfindungen gebe, von denen das Gleichgewicht, zunächst einer Reihe von Wirbellosen, abhängig gemacht werden müsse.

Da ich diese Versuche in den Jahren 1886 und 1887 in Neapel wiederholt und einen Bericht darüber an die Pariser Akademie eingesandt habe, so will ich dieselben hier darstellen und diejenigen Folgerungen ableiten, die sich ohne jede Voreingenommenheit daraus ergeben.

Herr Delage geht von der Voraussetzung aus, dass die den Bogengängen der Vertebraten homologen Otocysten der Evertebraten auch die gleiche Function haben müssten, wie jene, welche er als Organe für das Orientirungsvermögen kurzweg bezeichnet.

Unter den Otocysten versteht man die primitiven Gehörorgane vieler Evertebraten, welche aus einer geschlossenen Blase bestehen, die mit Flüssigkeit (Endolymphe) und einem oder zahlreichen kalkigen Concrementen (Otolithen) erfüllt ist. An der Wandung derselben enden

[1]) Y. Delage, Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice. Archiv. de Zoolog. exp. et gén., 2. Série, T. V, 1887, p. 1—26.

die Fibrillen des Nerven mit Stäbchen- oder Haarzellen. Solche Otocysten trafen wir schon bei den Medusen, wo sie auf S. 76 und 77 in den Figuren 30 und 32 dargestellt worden sind.

Nicht alle Evertebraten befinden sich im Besitze dieser Otocysten, worauf wir später noch eingehen werden.

Während Delage seine Versuche und deren Darstellung bei den Mollusken begann, erscheint es mir zweckmässiger, bei den Crustaceen zu beginnen, bei denen die Otocysten in der Basis der inneren Antenne liegen.

Wir wählen mit Delage den *Palaemon* (Garneele), ein Thier, welches drei Bewegungsformen zeigt, nämlich 1. einfaches Kriechen auf fester Unterlage, wie unser Flusskrebs, 2. stossweise Schwimmbewegungen im Wasser durch periodische heftige Contractionen des Schwanzes, ebenfalls wie unser Krebs, und 3. continuirliches Schwimmen auf der Oberfläche des Wassers mit Hülfe der kleinen Schwanzfüsschen, was unser Krebs nicht kann, wie es aber in ähnlicher Weise die Schwimmkäfer thun. Bei *Palaemon* ist diese dritte Bewegungsform eine sehr rapide.

Wenn man bei *Palaemon* beiderseits durch Herausziehen der inneren Antennen die Otocysten entfernt, so wird keine der drei Bewegungsformen in ihrem Ablaufe gestört. Ebensowenig tritt eine Störung ein nach alleiniger beiderseitiger Entfernung der Augen. Wenn man aber Ohren und Augen zugleich entfernt, bleibt die erste Bewegung zwar ungestört, die zweite Bewegung leidet ein wenig durch seitliches Schwanken des Körpers; am meisten gestört ist die dritte Bewegungsform, insofern das Thier häufig um seine Längsaxe rotirt. Es ist hierbei gleichgültig, ob man zuerst die Augen und dann die Otocysten entfernt oder ob man die Reihenfolge der Zerstörung umkehrt. Wesentlich dasselbe gilt für *Mysis*, eine sehr kleine Krebsart, welche kaum kriecht, sondern durch die Masse des Wassers hindurch rapide Bewegungen macht, welche völlig gestört werden nach doppelseitiger Abtragung von Ohren und Augen. Principiell gleich verhält sich *Squilla mantis*, welche gut auf dem Boden kriecht, sowie mit zahlreichen Schwimmfüssen im Wasser vorzüglich und rapide wie *Palaemon* schwimmt. Die Störungen im Schwimmen sind nach der Entfernung beider Ohren und Augen eclatant, wie bei jenem Krebse, während die Kriechbewegungen ungestört bleiben. Diese Versuche sind so einfach anzustellen, dass für Versuchsdifferenzen zwischen zwei Beobachtern gar kein Raum bleibt.

Das Resultat dieser Versuche lautet demnach folgendermaassen: Wenn man bei *Palaemon*, *Mysis* oder *Squilla* nach einander Augen und Ohren in beliebiger Reihenfolge entfernt, so werden gewisse com-

plicirtere oder feinere Bewegungen (Schwimmbewegungen) in ihrem Ablaufe insofern gestört, als diese Thiere ausser Stande sind, ihr Gleichgewicht innezuhalten und öfter um ihre Längsaxe rollen. Hingegen werden die mechanisch leichter ausführbaren Bewegungen, wie das Kriechen auf fester Unterlage, ganz correct ausgeführt.

Anders als die bisher genannten Crustaceen soll sich *Gebia littoralis* verhalten.

Bevor wir diese Frage näher prüfen, muss ich vorausschicken, dass ich in meiner Mittheilung an die Pariser Akademie (1887) den Grundversuch für *Gebia* bestritten habe. Bei einem längeren Studienaufenthalte in Paris während des Sommers 1888 besprach ich mit Herrn Delage unsere Differenz, welcher darauf von der See eine Anzahl von Gebiaexemplaren kommen liess, an denen er mir die Richtigkeit seines Versuches zeigte: Nachdem die Otocysten entfernt waren, wurde das Krebschen gezwungen, auf der Oberfläche eines hinreichend tiefen Wassers mit Hülfe seiner Schwimmfüsschen, wie *Palaemon*, zu schwimmen, während ich die *Gebia*, entsprechend ihrer Lebensweise, im littoralen Sande nur in ihren Kriechbewegungen geprüft hatte, wo ich Störungen nicht fand und auch nicht finden konnte, denn die mir zu jener Zeit vorliegende vorläufige Mittheilung machte auf diese Bedingungen des Versuches nicht aufmerksam. Ich anerkenne daher dankend die mir durch Herrn Delage gewordene freundliche Belehrung und schliesse mich seiner Angabe an, dass die der inneren Antennen beraubte *Gebia*, wenn sie auf der Oberfläche des Wassers zu schwimmen gezwungen wird, gleichgewichtslos um ihre Axe rollt. Aber diese *Gebia* verhält sich ohne Zweifel anders, als die vorher geprüften Crustaceen, denn Delage beschreibt seinen Versuch folgendermaassen: „*Si on enlève les deux antennes internes, aussitôt des troubles graves apparaissent. L'animal verse le plus souvent à droite ou à gauche, au point de se trouver la face ventrale en haut.*“ Wenn er weiter schildert: „*Si on enlève à la fois les yeux et les antennes internes, la désorientation est complète*“, so bleibt immerhin bei *Gebia* ein anderes Verhalten zu constatiren, da die alleinige Entfernung der inneren Antennen genügt, um jene Desorientirung zu erzeugen, wie das auch in dem gemeinschaftlich angestellten Versuche der Fall war, während dieselbe Operation, bei den anderen Crustaceen ausgeführt, keinerlei Gleichgewichtsstörungen herbeiführt.

Indess ist das abweichende Verhalten von *Gebia* nur scheinbar: Delage muss offenbar übersehen haben, dass *Gebia* verkümmerte Augen hat (wohl in Folge ihrer Lebensweise im Sande). Daraus aber folgt, dass sich *Gebia* so verhält, wie die anderen Crustaceen.

Unter den ungeschwänzten Krebsen hat Delage *Carcinus maenas*

(gemeine Krabbe) und ich ausserdem noch *Maja verrucosa* untersucht. Da beide Krebsformen nur kriechen, und gar nicht schwimmen, so sieht man nach Entfernung von Ohr und Auge so gut wie gar keine Störung, was wir beide übereinstimmend angeben. Erst wenn sie gereizt sehr rasch und hastig zu laufen beginnen, wie es besonders *Carcinus maenas* sehr wohl vermag, treten leichte Störungen ein, welche darin bestehen, dass diese Thiere öfter nach vorn überfallen, sich aber bald wieder aufrichten, um ihren Lauf fortzusetzen u. s. w.

Es giebt indess unter den ungeschwänzten Krebsen auch Schwimmer, und Delage hat von diesen den *Polybius* näher untersucht, der mir bisher nicht zu Gebote stand. Bei diesem Krebse fand Delage, dass die Abtragung der Augen allein keine Störung hervorruft, dass hingegen die Entfernung der Otocysten allein genügte, um wesentliche Störungen im Schwimmacte zu bewirken, die ebenfalls in Rollbewegungen um seine Längsaxe bestehen; der *Polybius* verhält sich demnach so wie *Gebia*. Wie es mit seinen Augen steht, darüber habe ich nichts erfahren können.

Indem wir *Gebia* (und vielleicht auch *Polybius*) wegen der Reduction ihrer Sehorgane aus der weiteren Betrachtung ausschalten, steht fest, dass bei einer Reihe von Crustaceen die Sehorgane oder die Gehörorgane allein entfernt werden können, ohne ihre selbst complicirten Schwimmbewegungen zu stören; dass aber die gemeinsame Entfernung von Augen und Ohren, in welcher Reihenfolge man auch immer die Operation vornehmen mag, ausnahmslos schwere Gleichgewichtsstörungen des schwimmenden Thieres erzeugt. Man könnte einwenden, dass es sich in diesen Versuchen um Mitverletzung des Hirnganglions handelt, aus dem Seh- und Hörnerv entspringen, indess sind die Augen der Crustaceen gestielt, also eine solche Nebenverletzung ausgeschlossen, und was die inneren Antennen betrifft, so genügt wohl der Hinweis, dass bei *Mysis* das Ohr im Schwanzfächer liegt. Ich halte demnach das Resultat dieser Versuchsreihe für völlig einwandsfrei.

Zwei Punkte von Wichtigkeit sind noch hinzuzufügen: Einmal nämlich handelt es sich in diesen Versuchen um wirkliche Ausfall- und nicht um Reizungserscheinungen, denn *Palaemon* zeigte die Störungen noch 42 Tage nach der Operation, wie Delage bemerkt. Zweitens ruft die einseitige Entfernung von Auge und Ohr keine Gleichgewichtsstörungen hervor, was zugleich beweist, dass es sich nicht um Reizungserscheinungen handelt, da sonst die einseitige Abtragung so wirken müsste, wie die beider Seiten.

Unter den Mollusken eignen sich für den Versuch nur die Octopoden, aus denen *Octopus vulgaris* wegen seiner grossen Widerstandsfähigkeit gewählt worden ist. In der Gehörblase, welche im Kopfknorpel

liegt, sieht man einen einzigen, deutlich schimmernden Otolithen von der Grösse eines Kopfes unserer gewöhnlichen Stecknadeln. Die Entfernung desselben ist eine sehr delicate Arbeit, aber Delage hat diese Schwierigkeit überwunden und auch mir ist die Ausführung des Versuches geglückt.

Delage beschreibt uns die Folgen der Operation in sehr anschaulicher Weise: Ein so operirter Octopus unterscheidet sich zunächst, so lange er ruhig dasitzt, durch nichts von einem gesunden Thiere. Die dargebotenen Krabben oder Mollusken verzehrt er in correcter Weise und macht ebenso correct seine kriechenden Bewegungen, wenn man ihn durch Reizung dazu anregt. Wird die Anregung aber stärker und geht er zu Schwimmbewegungen über, so erweist sich sein Gleichgewicht gestört, um so mehr, je rapider seine Bewegungen ausfallen. Die Störung besteht auch hier wesentlich im Rollen um seine Längsaxe. Werden die Augen allein entfernt, so bleiben sämmtliche Bewegungen ungestört. Fügt man zur Entfernung der Otolithen die Zerstörung der Augen, so ist die Störung des Gleichgewichtes noch grösser, als nach alleiniger Extraction der Otolithen. Delage sagt hierüber (p. 7) Folgendes: *„Les individus privés de leurs yeux et de leurs otocystes sont, au contraire, absolument désorientés. Non seulement ils tournent en nageant, mais ils ne savent plus retrouver rapidement leur situation normale.“* Ich habe dieser Beschreibung nur hinzuzufügen, dass ich beim Octopus genau dasselbe beobachtet habe.

Was die Folgen der einseitigen Zerstörung des Octopusohres betrifft, so heisst es darüber bei Delage: *„Je n'ai que peu étudié les effets de la destruction d'un seule otocyste. Les phénomènes décrits m'ont paru se produire au début, mais se dissiper au bout de peu de temps.“* Ich selbst habe den Octopus, dem der Otolith der einen Seite entfernt war, nach Stunden und am nächsten Tage ganz rapide Bewegungen ohne jede Störung machen sehen, was im Grunde genommen mit der Beschreibung von Delage übereinstimmt.

Die Folgerung, die sich aus dieser Beobachtung am Octopus, im Anschluss an jene bei den Crustaceen, ergiebt, ist für mich die, dass auch beim Octopus Auge und Ohr für die Erhaltung des Gleichgewichtes von Wichtigkeit sind, wenn das Thier in rasche Bewegung geräth; dass aber das Ohr des Octopus dem Auge in dieser Function überlegen ist.

Das ist im Wesentlichen das Material, das neu vorliegt. Wenn daraufhin Delage allgemein schreibt: *„Je me crois donc autorisé à admettre que les phénomènes de désorientation locomotrice sont dus à l'ablation des fonctions otocystiques“*, so geht er mit dieser Aufstellung ganz gewiss über den Rahmen dessen hinaus, was aus seinen so interessanten Versuchen erschlossen werden kann.

Zur bequemeren Beurtheilung stelle ich das experimentelle Material in Kürze für den Leser nochmals zusammen, nämlich:

1. So lange die oben genannten Thiere sich unthätig verhalten oder sich auf fester Unterlage bewegen (kriechen), bleibt ihr Gleichgewicht ungestört trotz Entfernung beider Seh- und Hörorgane.
2. Wenn man bei *Palaemon*, *Mysis*, *Squilla* die Sehorgane allein oder die Gehörorgane (Otocysten) allein entfernt, bleibt das Gleichgewicht ebenfalls ohne Störung für Kriech- wie für Schwimmbewegung, d. h. für jede beliebige Bewegung.
3. Wenn man bei den eben genannten Crustaceen Augen und Ohren in beliebiger Reihenfolge zerstört, treten schwere Gleichgewichtsstörungen in den Schwimmbewegungen auf.
4. Wenn man unter den Crustaceen bei *Polybius* und unter den Mollusken bei *Octopus* die Otocysten allein entfernt, so treten Gleichgewichtsstörungen für die Schwimmbewegungen auf, welche durch Entfernung der Augen noch vermehrt werden.
5. Die alleinige Entfernung der Augen macht bei diesen Thieren keine Gleichgewichtsstörungen.
6. Einseitige Entfernung der Augen oder Ohren oder beider zugleich macht in keinem Falle Bewegungsstörungen.

Hieraus folgt:

1. Die Ruhelage, sowie die Kriechbewegungen aller genannten Thiere sind in ihren Gleichgewichtsverhältnissen durchweg unabhängig von Auge und Ohr.
2. Die Schwimmbewegungen der oben genannten Crustaceen (mit Ausnahme von *Polybius*) sind in ihren Gleichgewichtsbedingungen abhängig, ganz gleichwerthig, von Auge oder Ohr.
3. Bei *Polybius* (Crustaceen) und bei *Octopus* (Mollusken) sind die Schwimmbewegungen in ihren Gleichgewichtsbedingungen vornehmlich abhängig von den Otocysten, welche dem Auge in dieser Function weit überlegen sind, obgleich das letztere nicht ganz ohne Bedeutung ist.

Wie man sieht, kommt den Otocysten eine Bedeutung zu nur für die Erhaltung des Gleichgewichtes des in rascher Bewegung (Schwimmen) begriffenen Thieres, und auch hierbei ist ihre Bedeutung keine absolute, wenn man erfährt, dass die grosse Gruppe der Insecten mit Einschluss der sehr rapiden Flieger gar keine Otocysten besitzt.

An der Hand der bisherigen Erfahrungen wird man leicht zu der Anschauung geführt, dass bei den Insecten die Augen allein diese ganze Function übernommen haben mögen. Einige Versuche, die ich an freilich nicht sehr geeignetem Materiale gemacht habe, scheinen diese Voraussetzung zu bestätigen, indess möchte ich mich heute noch reserviren und die Frage in weiterer Ausdehnung an geeigneterem Materiale prüfen.

Uebrigens stellt auch Delage dieselben Betrachtungen an, in der gleichen Hoffnung, darüber eingehendere Versuche anstellen zu können. Das Eine hat dieser Autor für die Insecten (Heuschrecken) festgestellt, dass die Entfernung des ersten Fusses, an welchem der eigenartige Gehörapparat liegt, von Gleichgewichtsstörungen nicht gefolgt ist.

Otocysten findet man sonst noch unter den Anneliden bei *Arenicola piscatorum*, doch eignen sich diese Individuen wegen ihrer ungünstigen Beweglichkeit nicht zu derlei Versuchen. Zum ersten Male in der Thierwelt erscheinen die Otocysten bei den Medusen (s. oben S. 77), bei denen die Prüfung der vorliegenden Frage sehr lohnend wäre, nur hätte man dabei Rücksicht zu nehmen auf die grosse Zahl von Otocysten, welche daselbst vorkommen können, sowie auf die etwa gleichzeitig auftretenden Ocellen. In gleichem Sinne hat sich über Medusen und Ctenophoren vor Jahren Engelmann ausgesprochen[1]).

Wir sehen somit, dass das Gleichgewicht während der rapiden Bewegung abhängig ist von Auge und Ohr, und zwar in der Weise, dass bei einer Reihe von Crustaceen Auge und Ohr den gleichen Werth haben; dass ferner bei einigen anderen Thieren (*Polybius*, *Octopus*) das Ohr eine weit grössere Bedeutung hat, als das Auge, und dass endlich bei einer anderen Gruppe (Insecten) die Otocysten ganz fehlen, während das Auge eventuell diese ganze Function übernommen hat.

Somit bleibt für den Körperfühlssinn nunmehr übrig die Beherrschung des Gleichgewichtes während Ruhe und langsamer Bewegung. Andererseits folgt, dass das Gleichgewicht der Evertebraten für jeden beliebigen Zustand der Bewegungssphäre durch drei Sinne bestimmt wird, nämlich den Körperfühlssinn, den Sehsinn und den Gehörsinn.

Von diesen drei Sinnen erscheint der Körperfühlssinn der älteste und der wichtigste, denn er functionirt schon zu einer Zeit des neugebildeten Individuums, wo die beiden anderen Sinne noch unentwickelt sind, und seine Function erscheint nothwendig für den Eintritt der Wirksamkeit der beiden anderen Sinne, denn ohne ihn dürfte eine

[1]) Th. W. Engelmann, Ueber die Function der Otolithen. Zoolog. Anzeiger 1887, S. 439.

irgendwie geartete regelmässige Ortsbewegung gar nicht zu Stande kommen. Ein Versuch hierüber ist vorläufig nicht ausführbar.

Delage, welcher ebenfalls schon die drei Sinne für die Erhaltung des Gleichgewichtes verantwortlich macht, verlangt aber für den Hörsinn den ersten Rang, „*car, privé de la vue et des organes spéciaux du tact, un animal reste toujours capable de nager correctement*“, aber den Körperfühlssinn hat er nicht ausgeschaltet, nur die sechs langen Anhänge, welche an ihren Antennen sich befinden.

Während demnach der Körperfühlssinn die nothwendige Vorbedingung für das Gleichgewicht aller Thiere bildet, sind der Seh- und Hörsinn in diesem ihrem Werthe für jede Gruppe besonders durch das Experiment zu bestimmen.

Zum Schluss bliebe noch die Frage zu beantworten, ob die Erhaltung des Gleichgewichtes zugleich eine Function der specifischen Energie der Sinnesfunction ist, oder ob sich in dem Sinnesapparate besondere Elemente entwickelt haben, welche nur dem Gleichgewichte dienen. Diese Frage werden wir versuchen, an einer anderen Stelle zu beantworten.

10904