

(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg i. El.)

Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden.

Von

Albrecht Bethe.

(Hierzu eine Tafel.)

Inhaltsübersicht.

| | |
|--|-----|
| Literatur im Allgemeinen | 450 |
| Versuche an Crustaceen. | |
| A. Versuche an <i>Astacus fluviatilis</i> (Flusskrebs) | 455 |
| Zusammenfassung | 482 |
| B. Versuche an <i>Squilla mantis</i> | 484 |
| Zusammenfassung | 493 |
| Versuche an Insecten. | |
| A. Versuche an <i>Pachytylus cinerascens</i> (Feldheuschrecke) | 494 |
| Zusammenfassung | 502 |
| B. Versuche an <i>Apis mellifica</i> (Honigbiene) | 503 |
| Zusammenfassung | 509 |
| C. Versuche an <i>Hydrophilus piceus</i> (Wasserkäfer) | 510 |
| Zusammenfassung | 535 |
| Vergleichende Zusammenfassung | 538 |

Schon vor längerer Zeit beschloss ich, das Nervensystem eines wohl differencirten, aber doch nicht zu hoch stehenden Thieres anatomisch und physiologisch so genau, wie es uns mit den heutigen Methoden möglich ist, in allen seinen Einzelheiten zu studiren. Es war mein Wunsch, festzustellen, in wie weit es möglich sei, die physiologischen Vorgänge auf Grund der anatomischen Basis zu erklären. Wenn dies auch nur bis zu einem gewissen Grade erreicht worden wäre, so besäßen wir eine Grundlage, um auch der Einsicht in die nervösen Vorgänge der höheren Thiere näher zu kommen. Ich wählte, hauptsächlich aus anatomischen Rücksichten, zu meinen Versuchen den Taschenkrebs: *Carcinus Maenas* als Object. In mancher Hinsicht hat sich diese Wahl auch als glücklich erwiesen. Es zeigte sich aber bald, dass dies Thier für physiologische Versuche am Bauchmark nicht sehr geeignet ist. Ich begann desshalb

andere Arthropoden in dieser Beziehung zu untersuchen, in der Hoffnung, so Aufklärungen zu erhalten, welche mir gestatteten, Rückschlüsse auf *Carcinus Maenas* zu machen.

Die Versuche haben im Laufe der Zeit eine solche Ausdehnung erhalten, dass ich sie von der anderen Arbeit, zu der sie ursprünglich nur eine Ergänzung bilden sollten, abgetrennt habe und selbstständig veröffentliche. Sie wurden zum grösseren Theil im hiesigen physiologischen Institut angestellt. Die Versuche an *Squilla* und *Pachytylus* wurden auf der zoologischen Station in Neapel gemacht, wo mir das Arbeiten von der Strassburger Universität durch Ueberweisung eines Arbeitsplatzes und von der preussischen Akademie der Wissenschaften durch Gewährung eines Reisestipendiums ermöglicht wurde.

Die Versuche an *Carcinus Maenas*, welche hier verschiedentlich Erwähnung finden werden, sind bereits im „Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte“ Bd. 50 Heft 3, veröffentlicht worden. Ich habe dort eine Reihe neuer indifferenter Wörter für einige physiologische Ausdrücke benutzt, welche auch hier angewandt werden. Ich sage statt „sehen“ „photorecipiren“, statt „schmecken“ und „riechen“ „chemorecipiren“, statt „fühlen“ „tangorecipiren“. Für „Sinnesorgan“ setze ich „Receptionsorgan“, für „sensibler Nerv“ „Receptionsnerv“. Einen Reflex, der auf photischen Reiz eintritt, nenne ich „Photoreflex“ u. s. w.

Die Gründe, aus denen ich diese neuen Ausdrücke gebraucht habe, will ich hier nicht wiederholen und verweise auf meine Arbeit im „Archiv für mikroskopische Anatomie“¹⁾.

Literatur im Allgemeinen.

Die erste Angabe über physiologische Versuche am Nervensystem der Arthropoden, die ich habe entdecken können, findet sich bei Alexander von Humboldt²⁾ (1797). Er stellte fest (Seite 287), dass die Nerven der Insecten ebenso elektrisch und chemisch reizbar sind wie die der Wirbelthiere, dass das Bein einer *Blatta* und eines *Cerambyx* bei Reizung des Nerven sich bewegt wie ein Froschenkel. Er machte auch einige elektrische Reizungsversuche an den Ganglien, deren Resultate hier aber nicht weiter interessiren. Die nächsten Angaben finde ich bei Treviranus³⁾ (1832); es sind die einzig unbefangenen, die aus dieser Zeit existiren. Er giebt an, dass ein Laufkäfer noch sehr gut lief, nachdem er ihm den Kopf abgeschnitten hatte, dass eine Bremse nach derselben Operation, auf den Rücken

gelegt, deutliche Anstrengungen machte, wieder auf die Beine zu kommen u. s. w. Er ist auch der erste, der nach Wegnahme einer Hälfte des Kopfes von Insecten Kreisgang nach der gesunden Seite beobachtete. Er schiebt dies Resultat auf den Fortfall der Sinnesorgane (Auge und Fühler) der einen Seite, indem er ähnliche aber nicht so starke Drehungen bei einigen Insecten (*Bombyx*, *Aeschna*) nach Fortnahme eines Fühlers oder eines Auges beobachtete.

Fast alle späteren Arbeiten sind nach zwei Richtungen hin durch die Entdeckungen am Centralnervensystem der Wirbelthiere (Flourens und Bell) unheilvoll beeinflusst. Man suchte die Theile des nervösen Centralapparats der Wirbellosen mit denen der Wirbelthiere zu homologisiren, man suchte zu erweisen, dass nach Fortnahme des Gehirns bei Arthropoden die „willkürlichen“ (spontanen) Bewegungen fortfielen, ja, dass die Thiere gelähmt würden, und dass bei diesen Thieren das Centralnervensystem wie bei den Vertebraten aus einem motorischen und einem sensiblen Theil bestände, dass die Nerven aus motorischen und sensiblen Wurzeln sich zusammensetzten.

Schon im selben Jahr, in welchem Treviranus seine Versuche veröffentlichte, erschien eine Entomologie von Burmeister⁴⁾ (1832), in der er nachzuweisen suchte, dass Wasserkäfer (*Dytiscus*) vollkommen die Fähigkeit sich zu bewegen verlören, wenn man ihnen den Kopf abschnitt. Zwar fand er, dass sie auf starke Reize die Beine bewegten, dass manche sogar, in's Wasser geworfen, einige Schwimmbewegungen machten, aber dies führte er auf die Irritabilität der Muskeln zurück. Er stellt den Satz auf, dass alle spontanen Bewegungen und alle Beweguncorrelationen (sogar die peristaltische Bewegung des Darms) im Gehirn localisirt seien (er nennt die Summe von Ober- und Unterschlundganglion Gehirn), und dass die Bauchganglienkette nur der Weg sei, auf dem die Reize vom Gehirn zu den Gliedmaassen u. s. w. fortgeleitet würden. In Folge seiner Resultate bestreitet er einfach die Angaben von Treviranus, ja er geht soweit, zu behaupten, die Angabe dieses Autors, dass einige Insecten noch vier Tage nach Abschneidung des Kopfes gelebt hätten, sei unwahr, nur aus dem Grunde, weil es ihm unmöglich erschien, dass Thiere ohne das wichtige Organ des Gehirns so lange leben könnten, und weil er selber seine *Dytiscus* nur wenige Stunden am Leben erhalten konnte. (Seine Ansichten decken sich mit denen Rengger's [Physiologische Untersuchungen], die er citirt. Diese Arbeit, die mir nicht vorlag, scheint vor Treviranus veröffent-

licht zu sein.) Man sieht daraus, dass das Bestreben, alle Functionen des Nervensystems so weit wie möglich nach vorn zu verlegen in damaliger Zeit noch ausgesprochener war wie heute.

Im Jahre 1839 unternahm Newport⁵⁾ auf Veranlassung von Ch. Bell selbst eine anatomische Untersuchung des Centralnervensystems von *Astacus marinus* und zerlegte dasselbe bei der Präparation in eine dorsale und eine ventrale Region. Die Ganglienschwellungen sollen dem ventralen Theile zugehören, die dorsalen Theile dagegen sollen von Ganglienzellen frei sein, nur aus Fasern bestehen und nur durch ein mässiges Faserbündel mit den ventralen Massen zusammenhängen. Aus den ventralen Theilen wie aus den dorsalen sollen Wurzeln austreten, welche sich mit einander zu Nerven vereinigen. Aus diesen anatomischen Befunden folgert er, dass die dorsalen Stränge motorischer, die ventralen mit Ganglienzellen begabten sensibler Natur seien, im Anschluss an den Ausspruch von Geoffroy Saint-Hilaire, die Arthropoden seien auf dem Rücken laufende Wirbelthiere. Es sollen die gesammten Ganglienzellen eines Ganglions den Zellen der Spinalganglien entsprechen! — Grant pflichtete dieser Ansicht im Jahre des Erscheinens der Newport'schen Arbeit (1834) bei.

Es versuchten dann Valentin⁶⁾ und Longet⁷⁾ diese Ansicht durch das physiologische Experiment zu beweisen.

Valentin arbeitete an *Astacus fluviatilis* und bemerkt zunächst, dass hier die anatomischen Verhältnisse identisch mit der Newport'schen Beschreibung seien. Von den drei Nerven, welche auf jeder Seite ein Ganglion des Abdomens (nur an diesen arbeitete er, weil er das Operiren an den Thorakalganglien für unmöglich erachtete) verlassen (der dritte etwas hinter dem Ganglion), sollen die beiden vorderen ihren Ursprung aus dem dorsalen motorischen und dem ventralen sensiblen Tractus nehmen, während der dritte rein aus dem motorischen Tractus entspringt. Etwas unsicher spricht er sich über die Reizungsversuche an diesen Nerven aus, aus denen ihm aber doch hervorzugehen schien, dass die beiden vorderen gemischter Natur seien, während der hintere rein motorisch sei. Sehr viel sicherer spricht er die Resultate einer anderen Versuchsreihe aus, welche mit der Bell-Newport'schen Theorie im besten Einklang stehen: Isolirte er die motorischen und sensiblen Tractus innerhalb der Längscommissuren, so entstanden bei der Reizung der ersteren immer Bewegungen, bei den anderen nicht.

Was Valentin noch zaghaft aussprach, wagt Longet⁷⁾ mit voller Sicherheit zu behaupten (Bd. III S. 129): „On sait que trois racines existent de chaque côté d'un ganglion ou d'un espace interganglionnaire: en existant mécaniquement celle qui sort manifestement du faisceau supérieur, l'animal, quoique très-vif encore, ne parut pas souffrir, et des contractions locales très-évidentes éclatèrent; en agissant sur les deux autres, j'observai aussi quelques secousses convulsives locales, mais bien moins apparentes; de plus, l'animal donna des signes de douleur.“ Dann sollen bei Reizung der Oberseite eines Ganglions nur locale Bewegungen eintreten, bei Reizung der Unterseite aber Zeichen von „Schmerz“. Da es ihm nun doch wohl sonderbar erscheinen mochte, dass die ganzen Ganglienzellen der Ganglien identisch mit den Spinalganglienzellen sein sollten, so fand er an den unteren Wurzeln eine kleine Anschwellung, welche er mit dem Spinalganglion der Wirbelthiere identificiren möchte.

Diese Beobachtungen führt Longet in der dritten Auflage seiner Physiologie wieder auf (1869), trotzdem sie Vulpian drei Jahre vorher (1866) sehr in Zweifel gezogen hatte, thut überhaupt der Vulpian'schen Arbeit keine Erwähnung. Longet behauptet auch, dass nach Durchschneidung der Längscommissuren zwischen zwei Ganglien nicht nur keine spontanen Bewegungen mehr am Hinterthier vorkämen, sondern dass dasselbe auch gelähmt sei. — Erst Vulpian⁸⁾ im Jahre 1866 wagte es, der Wahrheit die Ehre zu geben und die so bequeme Analogie im Aufbau des Centralnervensystems der Wirbelthiere und der Wirbellosen in ihren anatomischen und physiologischen Grundlagen anzuzweifeln. Er konnte weder von dem Vorhandensein eines oberen, motorischen und unteren, sensiblen Tractus bei Astacus etwas entdecken, noch den Ursprung der Nerven aus oberen und unteren Wurzeln constatiren. Einen Unterschied zwischen den drei seitlichen Nerven auf Reizung hin konnte er nicht bemerken, ebensowenig einen Unterschied in der Sensibilität und Motilität bei der Reizung der Unterseite und Oberseite der Commissuren und der Ganglien. „J'ai tenté de toutes les façons de rechercher si la face supérieure de la chaîne ganglionnaire diffère de la face inférieure relativement à la sensibilité ou à la motricité, et je dois dire qu'ici encore, il m'a été impossible de constater une différence quelque peu tranchée“ (S. 144). An anderer Stelle (S. 786) weist er dann nach, dass, wo man auch die Ganglienkette in querer Richtung durchschneidet, niemals eine Lähmung des Hinterthieres

oder ein Aufhören seiner spontanen Bewegungen eintritt. (Auf seine übrigen Resultate werde ich später zurückkommen.)

Yersin⁹⁾ (1857), der das Nervensystem von Ortopteren ausgezeichnet bearbeitete, und Faivre¹⁰⁾, der an *Dytiscus* operirte, gehen auf die Newport'sche Theorie nicht ein. Faivre kann sich in seinen sonst recht guten Arbeiten nicht von Analogieschlüssen und vorgefassten Meinungen fernhalten. Er hält das Oberschlundganglion für ein dem Grosshirn der Wirbelthiere analoges Organ, für den Sitz des Willens und der Direction der Bewegungen, das Unterschlundganglion für das Organ der Bewegungscoordinationen. Da nun Florens gefunden hatte, das Grosshirn der Wirbelthiere sei nicht erregbar, so fand auch er, dass das Oberschlundganglion bei der Reizung weder Bewegungen noch Zeichen von „Schmerz“ hervorzurufen im Stande sei.

Lemoine¹¹⁾ (1868) gab dann wieder an, dass ein Krebs nach Ausschaltung des Gehirns bewegungslos würde und die Beine nur noch bei Reiz reagirten.

Young¹²⁾ (1879) beschränkte sich auf einseitige Operationen (*Carcinus*) und sah hier vor Allem Kreisbewegungen nach der gesunden Seite auftreten.

Ward¹³⁾ (1879—80) fand, dass nach Ausschaltung des Gehirns bei Krebsen der Gang fortbestände, und dass die Mundganglien der Sitz der Gangcoordination seien, dass aber andere Bewegungen, z. B. Fütter- und Reinigungsbewegungen, auch nach Ausschaltung dieser noch von den Beinen spontan ausgeführt würden. In Uebereinstimmung mit Vulpian und Lemoine fand er Kreisgang nach Durchschneidung einer Schlundcommissur.

Steiner¹⁴⁾ (1890) hat dann ausser an anderen Wirbellosen auch an einem umfangreichen Arthropoden-Material Versuche angestellt; leider entsprechen die Resultate nicht dem pompösen Titel „Die Functionen des Nervensystems der wirbellosen Thiere“. Er untersuchte nur den Gehirn genannten Theil des Centralnervensystems — man kann nicht sagen, dass das Gehirn bei den Wirbellosen das Centralnervensystem ausmacht — und bringt dabei, wenigstens für die Arthropoden, eigentlich nichts, was nicht schon bekannt gewesen wäre; ja vielerlei war schon viel besser bearbeitet worden — aber er berücksichtigt die Literatur nicht. Er geht von dem Satz aus: „Das Gehirn ist definirt durch das allgemeine Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines

der höheren Sinnesnerven.“ Er untersucht nun, ob nach dieser Definition die Wirbellosen ein Gehirn haben, und kommt zu dem Resultat, dass die Arthropoden, die uns hier allein interessiren, ein ächtes Gehirn haben, welches durch das dorsale Schlundganglion repräsentirt wird. Was versteht nun Steiner unter einem höheren Sinnesnerven? Rechnet er die Nerven hinzu, welche dem sogenannten „chemischen Sinn“ dienen, dann ist auch das Unterschlundganglion der Arthropoden ein Gehirn, denn der sogenannte Geschmacksinn dieser Thiere hat seine Endorgane in den Mundtheilen und diese werden vom Unterschlundganglion (Mundganglien) innervirt und, dass dieses mindestens ebenso sehr allgemeines Bewegungscentrum ist wie das Oberschlundganglion, hätte er aus den Arbeiten von Faivre und Ward u. s. w. ersehen können. Hält er nur den Opticus für einen höheren Sinnesnerv, vielleicht auch noch den Otocysticus, dann haben die blinden Höhlenkäfer nach seiner Definition auch kein Gehirn. Das allgemeine Bewegungscentrum erkennt er daran, dass nach einseitiger Abtragung des Centrums Kreisbewegung eintritt. Ich werde zeigen, dass dieselbe durchaus nicht nothwendige Folge dieser Operation ist. — Uebrigens hat schon Loeb¹⁵⁾ die Definition Steiner's in vortrefflicher Weise zurückgewiesen.

Versuche an *Astacus fluviatilis* (Flusskrebs).

Wie bekannt sein dürfte, verfügt *Astacus* wie die meisten makruren Decapoden über zwei Arten der Fortbewegung. Einmal kann er mit Hülfe seiner acht Schreitbeine, zu denen eventuell noch die Scheerenbeine hinzukommen, gehen, und ausserdem ist er im Stande, sich durch Schwanzschläge fortzuschellen. Der Schwanz (Abdomen) ist ein stark muskulöses, nach der Bauchseite gut flectirbares Organ, das am Ende eine fächerförmige Verbreiterung trägt, die aus dem Telson (letztes Abdominalsegment) und den beiden einklappbaren „*Pedes spurii*“ des vorletzten Segmentes, deren Exopodit und Endopodit plattenartig verbreitert sind, gebildet wird. Das Ende des Schwanzes nennt man „Schwanzfächer“, und ich will schon hier bemerken, dass er beim normalen Thier immer symmetrisch gehalten wird. Entweder ist er aus einander gespreizt oder zusammengeklappt, aber nie ist die eine Hälfte ausgebreitet und die andere Seite des Fächers zusammengelegt. Mit Hülfe der starken Flectoren kann der Schwanz kräftige Schläge machen, indem immer zu gleicher Zeit die Beine unbewegt nach vorne gestreckt werden, um möglichst

wenig Widerstand leistende Flächen darzubieten. Durch diese Schwanzschläge wird das Thier im Wasser recht bedeutende Strecken zurückgeschwimmt. Diese Art der Fortbewegung tritt aber nur bei einem plötzlichen Reiz ein, wenn es gilt, sich vor einer feindlichen Macht zurückzuziehen. Die gewöhnliche Art der Fortbewegung ist der Gang. Man kann daher das Fortschwimmen mit Schwanzschlägen wohl als einen „Fluchtreflex“ bezeichnen. Dieser Reflex kann sowohl auf dem Lande wie im Wasser durch jeden heftigen, plötzlichen Reiz ausgelöst werden. Besonders auf Lichtreiz tritt er immer gut ein. Plötzliche Belichtung, schnelle Bewegung eines Gegenstandes über dem Wasserspiegel des beleuchteten Bassins genügt, um ihn auszulösen. (Nach Schwärzung der Augen fällt der Reflex bei Lichtreizen fort.) Er kann also sowohl ein Tangoreflex wie ein Photoreflex sein. Der Schwellenwerth ist je nach Temperatur und Lebensfähigkeit des Individuums sehr verschieden. Bei schwachen Thieren tritt der Reflex erst auf kräftige mechanische Reize ein. (Ich verwandte zu Versuchen immer nur Thiere, bei denen die Schwanzschläge leicht auslösbar waren. Erfolgt der Reflex träge oder nur auf starke Reize, so kann man mit Sicherheit darauf rechnen, dass das Thier bald stirbt oder wenigstens eine grössere Operation nicht überlebt.) *Astacus* geht ungefähr gleich gut vorwärts und rückwärts. Sehr selten sieht man ihn seitwärts oder schräg gehen. Bei der langgestreckten Figur des Thieres ist dies Verhalten sehr verständlich, da die wasserverdrängende Fläche beim Gang nach der Seite sehr erheblich viel grösser ist als beim Gang nach vorne oder rückwärts. Wenn der Seitwärtsgang einmal angewandt wird, so ist das immer nur ganz vorübergehend und die erreichte Geschwindigkeit sehr gering. Auch beim Vorwärts- und Rückwärtsgang werden nie grosse Geschwindigkeiten erreicht.

In Bezug auf die Setzung der Beine beim Gange folge ich den Angaben von List¹⁾, welche ich voll bestätigen kann:

„Die Reihenfolge der Gehfüsse einer Seite bei dem Vorwärtsgang ist folgende: 1., 3., 2., 4. Gehfuss (die umgekehrte Reihenfolge findet beim Rückwärtsgang statt).

Mit dem 1. Gehfusse der rechten Seite tritt gleichzeitig der 3. der linken in Function, in gleicher Weise der 3. mit dem 1., der 2. mit dem 4. und der 4. mit dem 2. Gehfusse.“

Die grossen Antennen, welche beim Gehen weit vorgestreckt und hin und her bewegt werden, werden auf Reiz an die Seite des Kör-

pers gelegt. Die inneren Antennen werden wenig bewegt und können auf Reiz angeklappt werden. Die gestielten Augen können in Gruben an den Seiten des Kopfes verborgen werden. Dieses Einklappen der Augen lässt sich einmal von der ganzen Körperoberfläche durch starke Reize auslösen, es tritt aber schon bei sehr geringen Reizen ein, wenn man entweder das Auge oder seinen Stiel selbst berührt oder aber eine Antenne oder die Haut des Kopfes reizt. Die Einziehung erfolgt meist nur einseitig; nur bei Berührung der Mittellinie der Kopfhaut oder bei sehr starken einseitigen Reizen, bei denen dann Erschütterungen schwer auszuschliessen sind, tritt immer Einziehung beider Augen ein.

Bei Verlagerung der Körperachse des Thieres zum Horizont treten deutliche Compensationsbewegungen der Augen ein, besonders bei Drehung um die Longitudinalaxe; doch sind die Ausschläge lange nicht so gross wie sie Clark¹⁷⁾ bei *Gelasimus pugilator* beschrieben und ich sie bei *Carcinus Maenas*¹⁾ gesehen habe.

Literatur.

Vulpian⁸⁾ (S. 786) findet, dass nach Herausnahme des ganzen Gehirns bei *Astacus* die Thiere ihre Beine bewegen, ohne aber dabei vom Platz zu kommen. Die Reflexvorgänge sollen gut ablaufen und die Scheeren kräftig zupacken, wenn man einen Gegenstand zwischen die Scheerenbranchen steckt. Nach Abtragung des halben Gehirns treten Kreisbewegungen nach der gesunden Seite auf, Hand in Hand mit einer Schwächung der gekreuzten Extremitäten, besonders der Scheeren. Einmal hat es ihm geschienen, als wäre der Schwanzfächer auf der operirten Seite mehr ausgebreitet. Nach Durchschneidung beider Längscommissuren im Abdominaltheil, führen die *Pedes spurii* des Hinterthiers noch rythmisch und spontan ihre Schläge aus. Nach Durchschneidung einer dieser Commissuren fand er eine Verzögerung im Schlag der *Pedes spurii* auf der operirten Seite. Reizte er auf dieser Seite das Abdomen, so sah er allgemeine Contractionen in allen Gliedmaassen des Körpers auftreten, ja der Effect soll grösser gewesen sein, wenn er auf der operirten Seite reizte, als wenn er es auf der gesunden Seite that. Wie weiter unten beschrieben werden wird, habe ich mich durchaus nicht hiervon überzeugen können. — Bei Reizung des Gehirns fand er allgemeine Körperbewegungen und Bewegungen der Antennen und Augen und tritt damit in einen Gegensatz zu anderen Autoren (Faivre), welche es, um die Analogie mit dem Grosshirn der Wirbelthiere, das man damals ja noch für nicht excitabel hielt, durchführen zu können, für nicht excitabel erklärten. Nach Spaltung des Gehirns in der Mittellinie sah er keine Lähmung der Antennen und Augen auftreten.

Lemoine¹¹⁾ hat die Versuche von Vulpian noch weitergeführt, macht aber in einigen Punkten gegen Vulpian einen Rückschritt. Während Vulpian angiebt, dass *Astacus* nach Fortnahme des Gehirns noch spontan die Beine bewegt, behauptet Lemoine, dass die Thiere immer still liegen und nur noch selbständig Bewegungen mit den *Pedes spurii* und den Mundfüssen ausführten.

Nach einseitiger Abtragung des Gehirns oder der Durchschneidung einer Schlundcommissur sah er Kreisgang nach der gesunden Seite, wie Vulpian. Reizte er die Antennen der gesunden Seite, so trat Abwehr mit der Scheere derselben Seite, aber nie mit der gekreuzten Scheere auf. Bei Reizung eines Beines der gesunden Seite fand allgemeine Reaction statt, auf der operirten Seite nur Contraction des gereizten Beines. Die Thiere drehen sich häufig um ihre Longitudinalachse um 180° und bleiben dann unbeweglich auf dem Rücken liegen, ohne Umdrehversuche zu machen. Die Schwanzanhänge der operirten Seite sind meist eingeklappt.

Nach Durchschneidung beider Commissuren zwischen den Mundganglien und dem Scheerenganglion waren die Thiere unbeweglich, mit Ausnahme von Bewegungen der *Pedes spurii*, welche aber nicht mehr synchron verliefen. Kein Umdrehversuch, kein Gang beim Reizen, keine Versuche der Vertheidigung bei Reizung eines Beines wurden beobachtet, nur isolirte Reflexcontractionen der gereizten Extremität. Nach Durchschneidung hinter dem ersten Beinganglion verhielt sich das Hinterthier ebenso; das Vorderthier zeigte keine wesentlichen Störungen. Nach Durchschneidung einer Commissur zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion theilten sich die beiden hinter der Operationsstelle gelegenen Beine nicht am Gang.

Ward¹²⁾. Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur findet er eine weitgehende Asymmetrie in Form und Bewegungen. Das Abdomen ist nach der gesunden Seite gekrümmt, indem auf der operirten Seite die Abdominalsegmente lose an einander sitzen. Der Schwanzfächer ist auf der gesunden Seite wie sonst ausgebreitet, auf der operirten schlaff und zusammengefallen. Schwanzschläge werden nur selten ausgeführt, und die Thiere sind nur schlecht im Stande, sich aus der Rückenlage zur Bauchlage umzudrehen. Nur sehr wenige Exemplare gingen bisweilen gerade; gewöhnlich gehen sie in Kreisen nach der gesunden Seite. Beine und Scheere der operirten Seite zeigen sich bisweilen geschwächt, ebenso sind das Auge und die Antennen wenig reflexerregbar. Die äussere Antenne der operirten Seite wird dem Körper angelegt gehalten und nicht wie die der gesunden Seite vorgestreckt und hin und her bewegt. Das Auge der operirten Seite weicht in der Ruhestellung nach aussen von der Normalstellung ab und ist mehr vorgestreckt. Diese Thiere zeigen nun keinen Verlust an Spontanität und Zweckmässigkeit der Bewegungen. Sie suchen ihr Futter selbst und bleiben in keiner unbequemen (*uncomfortable*) Lage liegen. Alles dies fällt fort, wenn auch die zweite Schlundcommissur durchschnitten wird. Die Thiere liegen auf dem Rücken ganz still (nur die *Pedes spurii* machen ihre rhythmischen Bewegungen) oder sie vollführen Futter- und Reinigungsbewegungen. Steine, Fleisch, Papier u. s. w. werden zum Mund geführt und hineingestopft, doch weist der Mund Alles ausser Fleisch (?) zurück. Auf die Beine gesetzt, benehmen sie sich ganz anders als normale Thiere. Die Beine sind stark gestreckt, so dass der Körper hoch über dem Boden schwebt. In dieser Stellung machen sie auch Fütter- und Reinigungsbewegungen. Sie vermögen mit einer gewissen Coordination der Bewegungen 2—3 Schritte langsam und schwach vorwärts zu gehen. Fallen dann aber um. — Nach Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen den Mundganglien und dem Scheerenganglion sind die Thiere nicht im Stande, sich auf den Füssen zu erhalten und zu gehen. Sie liegen auf dem Rücken und reinigen sich. Berührte

Ward mit Futter ein Bein, so wurde es ergriffen, aber wie er sagt, sie schienen den Weg zum Munde vergessen zu haben, rieben es an der Basis der Scheeren oder versuchten es von aussen unter einen Maxillarfuss zu stecken. Wenn der richtige Ort (die Mitte zwischen den Maxillarfüssen) erreicht wurde, so liessen sie den Bissen nicht los. — Nach Längsspaltung des Gehirns treten Circusbewegungen auf.

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen dem Gehirn und dem Bauchmark.

Die Operationen an *Astacus* wurden grössten Theils unter der Westien'schen Lupe ausgeführt. Die Fesselung geschah auf folgende Weise: In ein auf vier Beinen stehendes Brett sind zwei Reihen von je vier correspondirenden Löchern gebohrt. Die Abstände der Löcher sind so gewählt, dass bei einem auf dem Rücken liegenden mittelgrossen Krebs die Verbindungslinie des ersten Paares in der Höhe des Zwischenraums zwischen Scheerenbeinpaar und erstem Gangbeinpaar liegt, die des zweiten Lochpaares im Zwischenraum des zweiten und dritten Gangbeinpaares, die des dritten und vierten Lochpaares in der Gegend des dritten und fünften Abdominalsegmentes. In der Höhe des ersten und zweiten Lochpaares sind auf jeder Seite des Brettes schräg nach unten gerichtet zwei Nägel eingeschlagen. Ein fünfter Nagel befindet sich am Hinterrande des Brettes in der Mitte. Der zu operirende Krebs wird je nach der vorzunehmenden Operation auf dem Rücken oder Bauch zwischen die Lochreihen gelegt; durch je zwei gegenüberliegende Löcher wird ein Bindfaden gezogen und auf der Unterseite des Brettes werden die Enden mit Schleifen zusammengebunden. Operirt man von der Bauchseite, so kann nach Bedürfniss die eine oder andere Fessel fortgelassen werden. Die Scheeren werden mit einem Faden umschlungen und das Ende des Fadens rechts und links straff ausgespannt an dem vorderen Nagel befestigt. Bei Operationen von der Bauchseite müssen auch die Beine jeder Seite mit einem Faden zusammengebunden und an dem zweiten Nagel befestigt werden. Je nach Bedürfniss sind auch die *Pedes spurii* mit einem Faden zu umschlingen und sein Ende an dem hinteren Nagel zu befestigen. Wenn in dieser Weise gefesselt, ist das Thier ganz immobilisirt.

Bei der Durchschneidung der Commissuren kann man verfahren, wie ich es in der Regel bei *Carcinus*¹⁾ gethan. Das Thier wird auf dem Rücken liegend gefesselt, die grossen Maxillarfüsse werden auseinander gezogen und mit Fäden an den seitlichen Nägeln befestigt. Es wird dann mit einer Scheere das weiche Feld, das den Mund vorne begrenzt, quer durchschnitten, durch die Wunde ganz wie bei *Carcinus* ein mit einem Arretirungsstift versehener scharfer Haken eingeführt und mit diesem beide oder eine der Schlundcommissuren durchschnitten. Für die beiderseitige Durchschneidung ist diese Methode zu empfehlen; einseitige Durchschneidungen werden aber nicht mit vollkommener Sicherheit ausgeführt, da die verhältnissmässig eng aneinander liegenden Commissuren nicht immer ganzin der Mitte liegen. (Ein Verschluss ist nach dieser Operation, wie bei *Carcinus*, nicht erforderlich, da eine Blutung kaum eintritt und, wenn sie eintritt, gleich nach dem Herausziehen des Hakens durch selbstthätige Aneinander-Lagerung der Wundränder steht.)

Ich habe es desshalb meist vorgezogen, die Operation vom Rücken her vorzunehmen und die Commissuren dicht am Gehirn zu durchschneiden. Das Thier

wird in Bauchlage gefesselt und ein Schlundrohr, wie bei *Carcinus*¹⁾, durch den Mund in den Magen geführt. Mit einer spitzen Zange wird ein Stück Chitin von der hinteren Breite des Rostrums (also etwa 7—8 mm) und einer Länge von 10—13 mm, anfangend 2—3 mm hinter dem Augenhöhlenrande, herausgearbeitet, ohne das darunter liegende Epithel zu verletzen. Hierauf wird der Mageninhalt etwas angesaugt und das Epithel vorne und an den Seiten durchtrennt. Nachdem dann die vorderen Magenmuskeln durchschnitten sind, wird der Rest des Magensaftes ausgesogen und eine Schlauchklemme vor den Saugschlauch gelegt. Nun nehme ich ein Messingblech von der Breite der Panzeröffnung, das etwas mehr wie rechtwinklig gebogen ist und an dessen einem Schenkel ein Faden befestigt ist, schiebe den anderen etwa 1 cm langen Schenkel vor den Magen, drücke durch Zug an dem Faden den Magen nach hinten unter den hinteren Panzerrand und befestige den Faden an dem hinteren Nagel. (Da die Commissuren und auch das Gehirn ziemlich tief liegen [etwa 10—15 mm vom Wundrande] und das Loch nicht allzu gross ist, so kommt man bei der gewöhnlichen Spiegelvorrichtung der Westien'schen Lupe mit dem Licht nicht bis zum Operationsfeld. Ich habe mir daher mittelst eines langen dicken Bleidrahts einen kleinen Planspiegel von 1,5 cm Durchmesser an der vorderen Fläche der Lupe angebracht. Dieser wird an den vorderen Rand der Panzeröffnung gebogen und um 45° gegen die Horizontale geneigt. Das Licht, das von der Lampe kommt, wird von dem hinteren Lupenspiegel auf diesen kleinen Spiegel geworfen und von hier senkrecht nach unten in die Operationshöhle reflectirt.) Das die Höhle erfüllende Blut wird mit einer Glaspipette herausgesogen und die Commissuren werden gleich oder nach Fortnahme einer dünnen Bindegewebsschicht sichtbar. Die Durchschneidung erfolgt nun leicht mit Hilfe der Fingerscheere¹⁾. Der Magensaft wird nun wieder eingblasen und der Verschluss, wie bei *Carcinus*¹⁾, mit Wachs bewerkstelligt.

Eine Leitung der Reize von den Körpertheilen, welche vom Gehirn innervirt werden, zum Bauchmark und seinen Organen und umgekehrt findet nicht mehr statt. Wenigstens erfolgt keine Reaction des Hinterthiers, so stark man auch eine Antenne oder ein Auge reizen mag.

Die Thiere, welche am wenigsten Abnormitäten zeigen, zum Studium also am besten geeignet sind, liegen sich selbst überlassen ohne Ortsveränderung auf dem Bauch am Boden des Bassins, bewegen aber fortwährend die Beine, bald alle, bald nur wenige, indem sie entweder mit den Beinen im Tact der Gehbewegungen auf- und abpendeln, oder sich gegenseitig oder den Körper putzen. Die *Pedes spurii* scheinen im Tact ihrer fortwährenden schwingenden Bewegungen, durch die das Athemwasser in Circulation gehalten wird, nicht verändert. Hin und wieder sistiren sie ihre Bewegungen für kurze Zeit ganz, um dann plötzlich wieder anzufangen. Dies ist auch beim normalen Thier oft zu beobachten, ohne dass hier wie dort eine äussere Ursache dafür gefunden werden kann. Der Schwanz-

fächer ist seltener ausgebreitet als zusammengeklappt. Betrachtet man die Lage des Thieres genauer, so findet man, dass der Körper nicht, wie bei normalen Exemplaren, den Boden berührt, sondern etwas erhoben ist (Ward). Dies kommt dadurch zu Stande, dass die Beine im Hüftgelenk stärker flectirt sind als normal, so dass sie steiler stehen. Oft allerdings liegt der Krebs nicht gerade, sondern etwas auf eine Seite geneigt. Reizt man das Thier durch Berühren, so fängt es an zu gehen, wobei der Körper noch mehr gehoben wird. Die Beine werden in derselben Reihenfolge gesetzt, wie bei einem normalen Thier. Das Tempo ist langsam, und auch durch kräftigeres Reizen lässt sich kein schneller Gang hervorrufen. Dabei schwankt er leicht hin und her, geht aber ganz gerade vorwärts. Wenn er so etwa 20—25 cm vorwärts gegangen ist, wird der Gang langsamer, und nachdem er noch einige Zeit auf der Stelle Gangbewegungen gemacht hat, bleibt er ruhig stehen und fängt wieder an zu putzen oder langsam mit den Beinen zu pendeln. Seitliche Stützpunkte oder dunkle Ecken werden nie aufgesucht. Er bleibt stehen, wo er gerade hinkommt. Durch einen neuen Reiz lässt sich dann wieder ein kurzer Gang hervorrufen; er geht aber nie von selbst. Rückwärtsgang lässt sich auf keine Weise auslösen.

Dreht man das Thier um, so dass es auf den Rücken zu liegen kommt, so fängt es sofort an, mit den Beinen zu strampeln und energische Umdrehbewegungen zu machen. Bei einigen Exemplaren blieb es nun bei diesen Bewegungen, ohne dass es zu einer Umdrehung des Körpers kam, bei anderen gelang die Umdrehung kaum schwieriger als bei normalen Thieren. Kaum hatte man sie auf den Rücken gelegt, so hatten sie sich auch schon umgedreht. (Die früheren Autoren haben eine Umdrehung nie gesehen, nicht einmal den Versuch dazu.) Das Umdrehen geschieht immer nur mit den Beinen, während der normale *Astacus* zwei Möglichkeiten der Umdrehung hat: entweder mit Hilfe der Beine oder durch starke Schwanzschläge. Legt man das Thier auf den Rücken, hält es in dieser Lage kurze Zeit fest und lässt dann ganz behutsam, ohne das Thier zu erschüttern, los, so bleibt es, ohne dass der Umdrehreflex eintritt, auf dem Rücken liegen (Thiere, welche über Umdrehversuche nicht hinauskommen, hören nach einiger Zeit mit diesen Versuchen auf). Dabei werden die Beine fortwährend im Rhythmus des Gehens bewegt. Hin und wieder hören einzelne Beine mit der Bewegung auf, oft alle Beine einer Seite. Plötzlich setzen sie wieder ein, oder es

tritt eine vollkommene Pause ein, während der nur die Abdominalfüsse in ruhigem Tempo weiter schlagen. So liegen die Thiere oft lange Zeit. Es treten in der Rückenlage auch ausser den Gangbewegungen noch andere complicirte Bewegungserscheinungen zu Tage, so vor Allem die von Ward beschriebenen Putz- und Fütterbewegungen. Zuweilen beobachtet man auch, dass die Scheere eines Gangbeines das gegenüber liegende Bein ergreift und an ihm zerrt, oder dass die beiden Scheeren in einander greifen und sich hin- und herziehen. Stört man aber das Thier in seinen Bewegungen durch Berührung, besonders durch Kitzeln des Rückens, so tritt sofort der Umdrehreflex ein und das Thier dreht sich, wenn es dazu im Stande ist, wieder zur Bauchlage um.

Ergreift man das Thier, wenn es ruhig auf dem Bauch im Wasser liegt, an einem Bein, so wird dies sofort zurückgezogen, aber mit weniger Kraft als normal. Lässt man nicht los, dann stemmen sich die beiden benachbarten Beine gegen die Hand wie bei einem normalen Thier, nur dass dort die Kraft ebenfalls grösser ist, mit der die Beine eingestemmt werden und meist gleichzeitig heftige Schwanzschläge auftreten, welche beim Thier mit beiderseits durchschnittenen Schlundcommissuren bei diesem Reiz nie erfolgen. Giebt man das Bein noch nicht frei, so kommen auch die übrigen Beine und die Scheeren zur Abwehr herbei. Das Kneifen der Scheeren ist nicht mehr schmerzhaft für den Finger, und es documentirt sich gerade hierin eine bedeutende Schwächung der Musculatur. Bei Reizung anderer Körperstellen ausser den Kopforganen findet ebenfalls immer eine gut localisirte Abwehr statt.

Hebt man das Thier am Carapax hoch, so bemerkt man, dass alle Beine in den meisten Gelenken stärker flectirt sind als normal. Die Scheeren werden nur mässig hochgehoben, während sie das normale Thier beim Hochheben gerade ausgestreckt nach vorne und oben hält. Das Abdomen macht keine Schläge, sondern hängt entweder schlaff herab oder ist untergeschlagen.

Das Thier ist im Stande, zu fressen und trifft dabei eine Auswahl. Zwar werden häufig Steinchen, Holzstücken oder dergleichen mit den Scheeren der Gangbeine erfasst und zum Munde befördert, aber, wenn sie in die Nähe des Mundes gelangt sind, werden sie fortgeworfen. Ein Stück Fleisch wird aber immer in den Mund geschafft und gekaut. Das Schlucken ist hier wie bei *Carcinus* erschwert. Häufig bleibt der Bissen lange zwischen den *Pedes maxillares*,

ohne verschluckt zu werden und fällt schliesslich zu Boden. Papierstücken, die mit Fleischsaft getränkt sind, werden ebenso verarbeitet. Auch Steine, die mit Fleischsaft bestrichen sind, werden bis zum Munde befördert, werden aber nicht gekaut, sondern meist gleich nachdem sie die Pedes maxillares berührt haben, fallen gelassen. Bringt man ein Stück Fleisch in die Nähe des Mundes, ohne das Thier zu berühren (das Experiment ist unter Wasser auszuführen), so tritt zuerst nach einigen Secunden eine Bewegung der äusseren Maxillarfüsse ein und dann greift eine Scheere mit ziemlich grosser Treffsicherheit danach und führt es zum Munde. Die Entfernung vom Munde kann bis zu 4 cm betragen. Wir sehen also, dass die Fütterbewegungen, d. h. das Greifen nach Gegenständen und ihre Beförderung zum Munde durch Berührungsreize (das Aufheben von Steinchen, die die Beine zufällig am Boden berühren) und durch chemische Reize in Verbindung mit Berührungsreizen ausgelöst werden können, dass aber zur Aufnahme zwischen die Pedes maxillares erstens ein gewisser chemischer Reiz (Nichtaufnahme von gewöhnlichen Steinen und reinem Papier) und zweitens ein gewisser mechanischer Reiz, nämlich der, den weiche Körper auf die Maxillarfüsse ausüben, nothwendig ist, da ja harte Steine, auch wenn sie den chemischen Reizstoff an sich tragen, zwar näher an den Mund befördert werden als andere, aber doch nach der Berührung mit den Maxillarfüssen fortgeworfen werden.

Das von Ward beschriebene Phänomen, dass nämlich die Bewegungen, besonders die der Pedes spurii, durch eine Berührung des Anus plötzlich gehemmt werden, habe ich oft beobachtet.

Schläge mit dem Abdomen sind sehr schwer auslösbar. Es gehört ein ziemlich starker Druck auf das Abdomen dazu und dann erfolgt bei Thieren, die vor mehreren Tagen operirt sind, immer nur ein Einzelschlag. Gleich nach der Operation habe ich aber an einem Thier beobachten können, dass es auf ziemlich geringen Reiz des Abdomens jedes Mal mit mehreren Schlägen wie ein normales Thier reagierte.

Spaltung des Gehirns in der Mittellinie.

Diese Operation, welche Ward für eine sehr schwierige erklärt, bereitet bei der vorher (S. 460) beschriebenen Methode der Oeffnung und Freilegung der Commissuren und des Gehirns keinerlei Schwierigkeiten. Das Bindegewebe, das in dünner Lage das Gehirn bedeckt, wird so weit entfernt, dass das Gehirn gut

sichtbar ist und dann mit dem kleinen Messer von hinten zwischen den Commissuren einsetzend mit einem vorsichtig ziehenden Schnitt gespalten. Da die Topographie der einzelnen Hirntheile gut zu sehen ist, gehört nur wenig Geschicklichkeit dazu, den Schnitt gut in der Mitte zu führen.

Nach der Operation sind die Kopforgane gewöhnlich noch kurze Zeit reflectorisch, wenn nicht die Operation zu lange gedauert hat; nach einigen Minuten hören aber die Kopfflexe ganz auf, und das Thier bietet zunächst die Erscheinungen eines Astacus, dem beide Schlundcommissuren durchschnitten sind. Nach einigen Stunden oder einem Tage kehren dann alle Kopfflexe wieder. Es ist also auch hier, ebenso wie bei Carcinus, zu constatieren, dass durch die Operation selbst keine Hemmung gesetzt wird, dass aber in Folge der gestörten Circulation und wohl auch der Einwirkung der Luft die Function des Gehirns für einige Zeit aufgehoben wird. Ist der Schnitt nicht ganz in der Mitte geführt, sondern weicht er nach einer Seite ab, so findet man auf dieser Seite das Auge immer ausgestreckt. Es wird auf keinen Reiz eingezogen, und drückt man es in die Augenhöhle hinein, so schnellt es beim Loslassen gleich wieder vor. Es geht daraus hervor, dass hier wie bei Carcinus Maenas¹⁾ ein Theil des Gehirns, der zum Zustandekommen der Flexion des Augenstieles nothwendig ist, der Mittellinie nahe liegt.

Ist die Operation gut ausgefallen, dann findet man, dass die Augen weit reflexerregbarer sind, wie beim normalen Thier. Ein leiser Reiz der Antennen, der Kopfhaut, ja des Thorax genügt, um das Auge derselben Seite zur Einziehung zu bringen. Auch bei der leisesten Berührung des Augenstieles erfolgt sofort das Einklappen. Sie sind so reflexerregbar, dass es öfter so scheint, als ob bei Berührung eines Auges oder einer Antenne auch das gekreuzte Auge eingezogen würde. Dies beruht aber, wie eine genauere Prüfung ergab, auf Erschütterung. Ein Schlag ins Wasser, oder eine Erschütterung des Bassins genügt, um beide Augen momentan zur Einziehung zu bringen. Reizt man aber unter Vermeidung von Erschütterung das eine Auge, so wird nur dieses, nie das gekreuzte eingezogen. Beim Herausnehmen aus dem Wasser werden sie ebenfalls immer eingezogen und werden auch bei längerem Verweilen an der Luft fast nie wieder vorgestreckt. Aus diesem Grunde hat die Prüfung auf Compensationsbewegungen der Augen unter Wasser zu geschehen. Sie ergiebt, dass nicht die Spur von Compensation nach der Operation zurückgeblieben ist.

Die Antennen zeigen normale Reflexerregbarkeit. Die Thiere liegen im Wasser und auch auf dem Trocknen immer auf dem Bauch. Es gelingt nicht, wie beim beiderseits Commissurlosen, sie durch längeres Festhalten in der Rückenlage zum Verharren in dieser Stellung zu bringen. Sofort nach dem Loslassen dreht sich das Thier mit sichtlichem Geschick zur Bauchlage zurück. Dies geschieht für gewöhnlich mit Hülfe der Beine. Nur dann, wenn man das Thier heftig reizt, indem man es stösst oder am Abdomen kneift, werden mehrere Schwanzschläge ausgeführt, bei denen zuweilen die Umdrehung wie beim normalen Thier erfolgt. Der Gang ist etwas schwankend, aber gerade; die Beine sind mehr gespreizt als normal. Von Circusbewegungen, wie sie Ward angiebt, ist keine Spur vorhanden. Wie normale Thiere suchen sie gern Ecken und Winkel auf. Hierbei ist aber nicht zu bemerken, dass sie dunkle Ecken hellen vorziehen und da sie auch am Tage Wanderungen unternehmen, z. B. über die 20 cm hohen Scheidewände meiner Aquarien klettern, was normale Thiere nur Nachts thun, so glaube ich behaupten zu können, dass sie in Folge der Operation den negativen Phototropismus verloren haben, und dass das Aufsuchen der Winkel auf einer anderen Eigenschaft beruht, welche ich Kalyptrotropismus¹⁾, das Suchen nach mechanischer Bedeckung, genannt habe.

Beim Reiz einer Antenne oder eines anderen Körpertheils flüchten sie meist mit starken Schwanzschlägen nach rückwärts. Dabei fallen sie leicht um, doch passirt dies auch bei normalen Thieren. Immerhin soll nicht geleugnet werden, dass das Gleichgewicht dieser Thiere labiler ist als bei normalen. Hält man sie an irgend einem der Kopforgane fest, so erfolgt locale Abwehr mit beiden Scheeren. Nachher wird das gereizte Organ mit den beiden ersten Gangbeinen häufig längere Zeit geputzt.

Eine Schwächung der Muskelkraft konnte nicht constatirt werden. Auffallend ist, dass die Thiere nie selbstständig rückwärts gehen, was sonst bei *Astacus* so sehr häufig, besonders auf photische Reize, aber auch ohne sichtbaren Reiz zu beobachten ist. Ich glaubte eine Zeit lang, dass sie diese Fähigkeit ganz verloren hätten. Es gelang mir aber bei einem Exemplar, es durch leichte Reize des Kopfes zu einigen Rückwärtsschritten zu veranlassen, so wie der Reiz aber etwas stärker wurde, ging das Thier zu schnellem Vorwärtsgang über, lief also gerade auf das reizende Object los, falls nicht die Reizschwelle zum Eintritt

des Schwanzschlagreflexes überschritten wurde. Dieses Übergehen vom Rückwärtsgang zum Vorwärtsgang bei fortdauerndem Reiz habe ich bei normalen Thieren nie hervorrufen können.

Keins dieser Thiere war dazu zu bringen, Futter aufzunehmen. Es sind also hauptsächlich drei Punkte, in denen sich die Thiere mit längsgespaltene Gehirn von normalen unterscheiden: Fortfall der Compensation der Augen, Fortfall der Reizübertragung bei Reizung einer Kopfseite auf die gekreuzte und Fortfall des negativen Phototropismus.

Durchschneidung einer Längscommissur zwischen dem Gehirn und Bauchmark.

Ich beschreibe hier die Verhältnisse, wie sie sich bei einem Thier zeigen, dem die rechte Commissur durchschnitten ist, da sich Unterschiede zwischen rechts und links operirten nicht ergeben. (Ist die Operation von oben geschehen, so tritt bei manchen Exemplaren für einige Stunden ein Zustand ein, der dem Bilde der beiderseits operirten Thiere gleicht. Gleichzeitig zeigen dann die Kopforgane geringe oder gar keine Reaction. Es ist dies auf gestörte Circulation und auf die Einwirkung der Luft auf das Gehirn bei der Blosslegung zurückzuführen.)

Die Antennen beider Seiten und auch die Augen sind meist gleich gut reflectorisch. Bisweilen lässt sich allerdings eine Abnahme in der Reflexerregbarkeit der rechten Kopforgane constatiren. Charakteristisch ist, dass selten die grossen Antennen beider Seiten symmetrisch gehalten werden (Ward), wie dies beim normalen Thier wenn auch nicht immer, so doch meistentheils der Fall ist. Auch bei den Augen lässt sich eine Asymmetrie in der Haltung nachweisen. Das rechte Auge weicht in seiner Stellung von der Norm ab, während das linke wie beim normalen Thier gehalten zu werden scheint. Der rechte Augentheil bildet mit dem Rostrum einen grösseren Winkel als normal, er liegt dem seitlichen Augenhöhlenraude beinahe an und wird weiter vorgestreckt als sonst (Ward). Die Augen machen ausgiebige Compensationsbewegungen, doch nicht ganz symmetrisch.

Der Effect, welchen eine Reizung der Kopftheile auf die vom Bauchmark innervirten Gliedmaassen ausübt, ist ausserordentlich verschieden, je nachdem sie rechts oder links geschieht. Auch schon bei mässiger Berührung der linken Kopfseite greift die Scheere derselben Seite und bei etwas stärkerem Reiz auch

die der andern Seite **ganz local** nach der gereizten Stelle. Zugleich tritt Flucht nach rückwärts ein (Schwanzschlag oder Gehbewegungen). Dieselben Reize rechts angebracht, bewirken gar keine Reaction der Thoraxgliedmaassen. Erst, wenn man eine Antenne oder das Auge recht energisch kneift, tritt eine allgemeine Unruhe und ein schwaches Zurückweichen auf, niemals aber ein Hingreifen mit den Scheeren, ein geordneten Abwehrreflex.

In den bisher erwähnten Punkten stimmen die Resultate an allen operirten Thieren überein. Anders ist es mit der Ruhelage und dem Gange. Manche Exemplare liegen ganz wie normale im Wasser (wenigstens so weit ich es beurtheilen kann). Andere liegen rechts immer höher als links, indem die rechten Beine stärker gekrümmt, mehr gespreizt und mit den Dactylopoditen spitzer eingesetzt sind. Noch andere liegen bald mehr nach rechts, bald mehr nach links geneigt häufiger allerdings nach links. In diesem Fall kann man häufig beobachten, dass die Beine der höher liegenden Seite fortwährend pendelnde Bewegungen machen.

Manche Exemplare gehen nun besonders in den ersten Tagen nach der Operation **vollkommen gerade**, ein wenig schwankend. Die Mehrzahl verhält sich aber anders. Wenn sie von selbst zu gehen anfangen, so gehen sie auch ziemlich gerade, etwas nach links im Kreise herum. Diese Kreise sind aber so gross, dass die Drehung in einem kleineren Bassin kaum bemerkt wird (Durchmesser etwa 1—2 m). Dabei werden die Beine auf beiden Seiten im gleichen Tempo bewegt, ganz in der Reihenfolge normaler Tiere, wenn man sie aber reizt, so verändert sich das Bild sofort. Die rechten Beine beginnen mit sehr schnellen Gangbewegungen und greifen weit nach vorne aus, während die linken Beine entweder im gewöhnlichen Tempo weiterschreiten oder das Tempo noch verringern. Auf diese Weise entstehen dann oft sehr kleine Kreise links herum, vom Beschauer aus im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers (Durchmesser 15—25 cm). Nachdem einige derartige Kreise beschrieben sind, wird die Lebhaftigkeit der rechten Beine immer geringer, die Kreise werden grösser und grösser, d. h. aus dem Kreisgang wird ein Spiralgang, die linken Beine, wenn sie vorher nur hin und wieder eine Mitbewegung gemacht haben, beschleunigen sich, und schliesslich geht das Thier fast gerade aus. Aber die Thiere sind auch im Stande, nach rechts umzubiegen, doch nur dann, wenn sie

nicht gereizt worden sind. Besonders deutlich sieht man dies, wenn ein Thier bei seiner Wanderung — sie wandern viel mehr umher, wie normale Thiere und lassen sich nur selten zu kurzer Ruhe in einem dunklen Winkel, meist mit seitlichen Stützpunkten, nieder — mit der linken Kopfseite an eine Wand stösst. Dann biegt das Thier nach rechts aus, bis es wieder freie Bahn hat, und beginnt nun die grossen Kreise nach links von neuem.

Die Beine und besonders die Scheeren der rechten Seite zeigen sich deutlich geschwächt. Die Kraft, mit der ein rechtes Bein zurückgezogen wird, wenn man es festhält, mit der die andern Beine sich gegen die Finger anstemmen, mit der die Scheere kneift, steht bedeutend hinter den Kraftleistungen der entsprechenden Organe der linken Seite zurück.

Am Schwanzfächer zeigen sich regelmässig Unsymmetrien. Nur selten ist er auf beiden Seiten gleich stark ausgebreitet oder auf beiden Seiten gleichzeitig eingeklappt. Bald ist er rechts ganz eingeklappt und links ausgebreitet, bald umgekehrt. Der erste Fall ist häufiger. Das ganze Abdomen zeigt auf der rechten Seite geringeren Tonus der Muskulatur. Es sind nämlich die Abdominalringe rechts lose und leicht beweglich, wie bei einem todten Thier, während sie links fest aneinander gezogen sind. In Folge dessen ist das Abdomen nach links gekrümmt und links concav. Es tritt dies bei verschiedenen Exemplaren in verschiedener Stärke und Deutlichkeit zu Tage. (Bereits von Ward beobachtet.)

Die Thiere sind immer im Stande, sich aus der Rückenlage, in die sie beim Gehen bisweilen von selbst geraten, da sie leichter umfallen als normale Thiere, zur Bauchlage umzudrehen. In der Regel benutzen sie dazu nur die Beine. Reizt man sie aber am Abdomen, während sie auf dem Rücken liegen, so machen sie einige Schwanzschläge und können dabei die Bauchlage wie normale Thiere wieder gewinnen.

Operationen an der Bauchstrangkette.

Die sechs ersten Thorakalganglien, deren Nerven die sechs Mundgliedmaassenpaare (1 Paar Mandibeln, 2 Paar Maxillen, 3 Paar Maxillarfüsse) versorgen, sind ziemlich undeutlich von einander abgesetzt. Man sieht zwar Einkerbungen an den Rändern und Querfurchen auf der Oberfläche, welche die Grenzen der den einzelnen Mundgliedmaassenpaaren zugehörigen Ganglien bezeichnen, aber deut-

lich tritt die Zusammensetzung aus mehreren Ganglien erst bei mikroskopischer Untersuchung zu Tage. Man findet daher vielfach noch in den Lehrbüchern die Gruppe der sechs ersten Thorakalganglien als erstes Thorakalganglion bezeichnet. Ich werde im Weiteren diese Gruppe der ersten sechs Thorakalganglien, wie bei Carcinus, die Mundganglien nennen. — Die nächsten vier Paare der Bauchstrangkette (ich nenne sie Scheerenganglion und erstes, zweites, drittes Schreitbeinganglion) sind durch deutliche Längscommissuren von einander getrennt; zwischen dem neunten und zehnten Thorakalganglion, also dem zweiten und dritten Schreitbeinganglion, tritt das grosse, vom Herzen absteigende arterielle Blutgefäss durch die Bauchkette, um sich dann in den nach vorne und den nach hinten ziehenden Ast des ventralen Blutgefässes zu spalten. Das dritte und vierte Schreitbeinganglion sind wieder weniger deutlich von einander abgesetzt. Danach folgt dann die Kette der Abdominalganglien.

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen den Mundganglien und dem Scheerenganglion.

Diese Operation ist nicht ganz einfach, da die Lage der Commissuren eine recht ungünstige ist. Die Mundganglien werden auf der Unterseite bedeckt von den Mundgliedmaassen, deren Ansatzgelenke der Mittellinie so nahe liegen, dass ein Platz zur Präparation zwischen ihnen nicht gewonnen werden kann. Höchstens zwischen den Ansatzgliedern der dritten Maxillarfüsse ist an ein Eindringen zu denken. Das sechste Ganglion ragt nach hinten etwas über den Ansatz der dritten Maxillarfüsse in dem Zwischenraum zwischen diesen und den Scheerenbeinen vor. Das Scheerenganglion liegt mitten zwischen den Ansätzen der Scheerenbeine, zwischen denen ein Raum von kaum mehr als 1 mm Breite frei bleibt. Der Zwischenraum zwischen den dritten Maxillarfüssen und den Scheeren ist etwa 3 mm lang und unter diesem liegen in gleicher Ausdehnung die gesuchten Commissuren. (An eine Operation an der Bauchkette vom Rücken her ist natürlich nicht gut zu denken, da der Magen, die ganze Leber und die übrigen Eingeweide, besonders das Herz mit seinen grossen Gefässen die Bauchkette von oben decken und ausserdem das nothwendig werdende Fortbrechen der das Bauchmark schützenden Chitinbrücken auf grosse Schwierigkeiten stösst.) Dieser Zwischenraum wird zum Theil aus festem Panzerchitin, zum Teil aus dem weichhäutigen Chitin der anstossenden Gelenke gebildet. Der feste Chitintheil ist 3 mm lang und wenig mehr als 1 mm breit. Bei der Operation darf nur das harte Chitin verletzt werden, und zwar muss an den Wundrändern noch hartes Chitin stehen bleiben, da nur auf diesem das zum Verschliessen verwendete Wachs haftet. Um nun an diese Stelle herankommen zu können, müssen die Scheeren so weit wie möglich aus einander und nach hinten gezogen werden. Das Thier wird in Rückenlage gefesselt und der Magen ausgepumpt. Die Scheeren werden mit Fäden an den

hinteren beiden Seitennägeln des Brettes angebunden. Ein zweiter Faden wird um das Ansatzglied eines jeden Scheerenbeines geschlungen und festangezogen am Nagel des Hinterrandes des Brettes befestigt. Auch die dritten Maxillarfüsse werden aus einander gebunden. Das Operationsfeld ist dann immer noch recht eng und schwer zugänglich. Mit einem kleinen $\frac{1}{2}$ mm breiten Drillbohrer, der in einem Stiel befestigt ist, wird mit schwachen Drehungen der Hand etwas von der Seite her neben der Crista des erwähnten harten Chitinstückes ein Loch gebohrt und dieses mit einer spitzen kleinen Zange nach allen Seiten erweitert, bis nur noch ein schmaler Rand des harten Chitinstückes übrig ist. Man sieht dann darunter das grosse Bauchgefäss pulsiren und durch dasselbe die beiden Commissuren durchschimmern. Eine Schonung des Gefässes ist kaum möglich. Bei den Versuchen, es zur Seite zu schieben, reisst es gewöhnlich ein. Ebenso wird eine Unterbindung desselben durch die Dünnwandigkeit vereitelt. Ich führe einen kleinen Haken in die Wunde ein, schiebe ihn neben dem Gefäss seitlich vorbei, drehe ihn unter die beiden Commissuren und ziehe sie mit sammt dem Gefäss nach oben. Dann schneide ich mit der Fingerscheere die Commissuren mit sammt dem Gefäss durch. Ist der Magen gut ausgepumpt, so ist die Blutung wie auch bei den weiter hinten zu beschreibenden Operationen meist nicht bedeutend. Ich tupfe dann das Blut mit Fliesspapierstiften gut ab, bis es nur noch langsam hervorquillt, passe einen Moment ab, in dem die Chitinränder trocken sind, und drücke mit einem kleinen Spatel schnell ein kleines, die Wunde gerade deckendes Modellirwachsstück auf. Dieses wird dann mit einer heissen Nadel an den Rändern umfahren, bis es fest an dem Chitin klebt. — Bei der Durchschneidung einer der beiden Commissuren verfare ich etwas anders, da es nöthig erscheint, die zu schonende Commissur nicht zu berühren. Ich resequire ein Stück des Blutgefässes, spalte mit dem kleinen Messerchen das Bindegewebe, welches beide Commissuren verbindet, ziehe die zu durchschneidende Commissur mit einem Häkchen hoch und durchschneide sie mit der Scheere.

Die Thiere sind gewöhnlich gleich nach der Operation ziemlich schlaff und zeigen wenig Reflexe. Nach 24 Stunden haben sie sich ganz erholt und bleiben in dem dann zu Tage tretenden Zustande bis zum Tode.

Die Kopforgane zeigen normale, vielleicht etwas gesteigerte Reflexe. Die Augen machen gute Compensationsbewegungen. Die Mundgliedmaassen zeigen sich nicht in ihren Bewegungen verändert. Reize, welche am Vorderthier angesetzt werden, werden vom Hinterthier nicht beantwortet. Ebenso umgekehrt. Es ist dies ausser dem Augenschein bei der Ausführung der Operation der beste Beweis dafür, dass wirklich die Commissuren durchschnitten sind.

Die Thiere liegen fast immer auf dem Rücken. Dreht man sie zur Bauchlage um, so fallen sie bald wieder auf die Seite oder auf den Rücken. Ein Versuch aber, sich umzudrehen und die normale Bauchlage zu erlangen, wurde nie be-

merkt. Ebenso fehlt jede Andeutung des Ganges. Die Beine führen eine Menge complicirter Bewegungen aus, aber niemals solche, die mit den normalen Gehbewegungen irgend welche Aehnlichkeit haben. Der Schwanz ist sehr träge. Der Schwanzfächer wird bald ausgebreitet, bald zusammengeklappt, meist verharrt er aber lange in letzterer Stellung. Rhythmische Schwanzschläge auf Reizung des Hinterthiers kommen nicht zu Stande. Auch Einzelschläge sind ziemlich schwer auszulösen. Jedoch sah ich einmal einen sehr kräftigen auf Kneifen der Schwanzflosse erfolgen, der das Thier 4 cm im Wasser rückwärts beförderte. Die Pedes spurii spielen rhythmisch und hin und wieder aussetzend wie beim normalen Krebs. Die Bewegungen der Beine erfolgen ziemlich träge. Fast nie sind die Beine gerade gestreckt, sondern meist im Vergleich zum normalen Thier stark flectirt. Erfasst man ein Bein, so wird es zurückgezogen. Lässt man es nicht los, so stemmen sich die benachbarten Beine gegen die Hand, und schliesslich bei zunehmendem Reiz kommen alle Beine und auch die Scheeren zur Abwehr heran. Diese Abwehr erfolgt ganz local und vom normalen Thier nur durch die Langsamkeit, in der die einzelnen Phasen auf einander folgen, verschieden. Daneben ist eine Schwächung der Muskelkraft wie nach Durchschneidung der Schlundcommissuren zu constatiren.

Selten tritt eine Pause in der Bewegung der Beine ein. Meist sind sie unaufhörlich damit beschäftigt, das Abdomen, die Pedes spurii oder sich gegenseitig zu putzen und zu scheuern. Dabei kommen sehr complicirte Bewegungen zu Stande; so krümmt sich z. B. ein Bein öfter zusammen, um die Haare am Baselglied mit der kleinen Scheere zu kämmen. Daneben tasten die Beine überall suchend umher. Giebt man einer Zange eines Gangbeins ein Stück Fleisch oder Papier, so kommen sofort andere Beine heran, fassen es gut und befördern das Stück zum Mund. Wenn man es z. B. in die Zange des vierten Schreitbeines giebt, so fasst zunächst die gegenüberliegende Zange mit an und beide übergeben es dem dritten Beinpaar, welches es zum zweiten weiter befördert. Nun fasst das erste Beinpaar und die Scheeren mit zu und alle zusammen oder die Scheeren und ersten Beine allein führen es zum Munde und zwar, wie ich im Gegensatz zu Ward betonen muss, immer ganz local. Es ist so überraschend, zu sehen, wie diese Gliedmaassen mit vollkommener Treffsicherheit die Stücken zum Munde befördern und sie zwischen die Maxillarfüsse zu schieben suchen, trotzdem gar keine

Leitung zwischen den Mundtheilen und den Beinen mehr besteht, dass man jedes Mal versucht ist, an der guten Ausführung der Operation zu zweifeln. Meist verweigern die Mundgliedmaassen die Annahme des Stückes, auch wenn es Fleisch ist. Dann halten es die Beine (meist das erste Paar) mit ihren Zangen Stunden lang an den Mund oder vielmehr an die Maxillarfüsse gepresst immer wieder (besonders bei irgend einem leichten Reiz) versuchend, es hineinzuschieben. Die Pedes maxillares wehren dann jedes Mal wieder ab. So sah ich einmal, dass ein Fleischstück 32 Stunden vor den Mund gehalten wurde. Ich nahm es dann fort und danach wurden die beiden ersten Beine, die nun leer waren, doch noch eine ganze Zeit vor den Mund gepresst. Nur durch sehr starke Reize vermag man, die Beine, welche einen Bissen vor den Mund halten, dazu zu bringen, das Stück fallen zu lassen. Es tritt hierbei noch augenscheinlich eine Auswahl im Material ein. Ein Stück Fleisch, ein Stück Papier, es mag ganz rein oder mit Fleischsaft durchtränkt sein, werden gleich sicher gefasst und zum Munde geführt. Steine dagegen werden wohl gefasst, aber bald wieder fallen gelassen. Einmal sah ich, wie ein Stück Fleisch, das zum Munde befördert war, von den Maxillarfüssen angenommen, von den zutragenden Gefässen nachgestopft, aber schliesslich, wie es schon halb verschluckt war, festgehalten wurde. Trotzdem wurde es verschluckt, da die Maxillarfüsse es wohl mit grösserer Kraft an sich zogen, als die kleinen Zangen der Gefässe leisten konnten. Auch wenn ich versuchte, den vor dem Munde mit einem Stück Fleisch ruhenden Zangen dieses zu entziehen, setzten sie Widerstand entgegen. Es ist also der Fütterreflex mit einer überraschenden Vollkommenheit erhalten, zum Loslassen des Futterbissens aber augenscheinlich nicht das Ziehen von den Mundgliedmaassen her das auslösende Moment, sondern ein Impuls, der von den Mundganglien den Beinganglien zugeführt wird, welcher bei diesen Thieren aber, da die verbindenden Commissuren durchschnitten sind, ausbleibt.

Einmal beobachtete ich auch, wie die Beine ein Papierstück in kleine Stücke zerrissen und diese zum Munde führten, eine Erscheinung, die beim normalen Thier oft zu beobachten ist. Ward, der dasselbe beobachtete, bestreitet, dass es sich hierbei um denselben Vorgang handelt, wie beim normalen Thier.

Durchschneidung einer Längs-Commissur zwischen Mundganglien und Scheerenganglion (Rechte Commissur).

(Operation siehe Seite 469.)

Reizt man die Kopforgane links, so findet locale Abwehr mit den linken Scheeren und Beinen statt. Die rechten Bauchgliedmaassen gerathen nur in Unruhe. Bei Reiz rechts findet ebenfalls locale Abwehr mit den linken Gliedmaassen statt, doch ist die Reizschwelle bedeutend grösser als links. Die Beine sind auf beiden Seiten stärker flectirt als normal, rechts stärker als links und hier meist ganz untergeschlagen. Die Thiere liegen immer auf dem Bauch und fallen nicht um. Ob sie sich von der Rückenlage zur Bauchlage umdrehen können, habe ich zu untersuchen vergessen. Ich zweifle jedoch nicht daran. Sie gehen im Bassin umher auch ohne äusseren Reiz. Dabei zeigt sich eine grosse Unbeholfenheit. Die linken Beine bewegen sich vorwiegend, aber auch die rechten werden schwach, wenn auch nicht bei jedem Schritt mitbewegt. In Folge dessen drehen die Thiere rechts. Drehen nach links habe ich auf keine Weise auslösen können.

Reizt man eine rechte Antenne, so resultirt Rückwärtsgang, wobei wieder die linken Beine hauptsächlich arbeiten und die rechten nur zeitweise schwache Mitbewegungen machen. Bei Reiz einer linken Antenne wird der Rückwärtsgang stärker, besonders links, ja es können Schwanzschläge erfolgen, die von rechts nicht auslösbar sind.

Der Schwanzfächer ist selten symmetrisch gehalten (auf beiden Seiten gespreizt oder eingeklappt). Meist ist die rechte oder linke Fächerhälfte eingezogen, während die andere mehr oder weniger ausgebreitet ist.

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen dem ersten und zweiten Beinganglion.

Diese Operation ist leicht von unten auszuführen. Das Thier wird in Rückenlage gefesselt, die Beine und Scheeren nach der Seite gebunden und die beiden ersten Pedes spurii nach hinten zurückgeklappt und so gefesselt. Zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar liegt ein hartgepanzertes Chitinfeld, das vorne etwa 3 mm, hinten 4 mm breit ist und eine Länge von 7 mm hat. Unter dem Vorderende dieses Feldes liegt das Ganglion des zweiten Beinpaares, im Zwischenraum zwischen dem zweiten und dritten Beinpaar und etwas dahinter das dritte und vierte Beinganglion zu einer Masse vereinigt. Es wird zunächst der Magen aus-

gepumpt und dann das Chitinfeld mit einem kleinen Handbohrer angebohrt und von diesem Loch aus (es muss dabei vermieden werden, das daruntergelegene Blutgefäss anzustechen) mit einer kleinen Zange die Wunde nach Bedarf aufgebrochen, es soll aber an allen Seiten ein Rand von festem Chitin stehen bleiben. Man erblickt dann am vorderen Rande dicht hinter dem Ansatz des ersten Beinpaars das zweite Beinganglion unter dem Blutgefäss. Ich schiebe dann einen Haken unter die vorderen Commissuren und durchschneide mit dem kleinen Messer, an dem Haken entlang fahrend, beide Commissuren mitsammt dem Gefäss. Der Haken muss sich dann glatt herausziehen lassen zum Zeichen, dass die Commissuren durchtrennt sind. Ein Heraufziehen der Commissuren mit dem Haken ist nicht anzurathen, da das zweite Beinganglion zu leicht dabei verletzt oder die Nerven gezerrt werden. Um mit der Scheere die Commissuren zu durchschneiden, ist die Oeffnung zu klein. Man hat nicht die genügende Uebersicht, da der vordere Rand des Ganglions bereits unter dem vorderen Wundrande liegt, man das Instrument also schräg nach vorne einführen muss. Die Blutung ist meist nicht bedeutend, wenn man sich davor hütet, das Gefäss schräg zu durchschneiden oder einzureissen. Verschluss mit Wachs.

Eine Veränderung in den Reflexen der Kopforgane ist nicht zu bemerken. Augen und Antenne werden normal gehalten. Der Gang ist sehr unbeholfen, da er nur mit Hülfe der Scheeren und des ersten Beinpaars geschieht. Die drei übrigen Beinpaare betheiligen sich beim Gange gar nicht. Umdrehen von Rückenlage zur Bauchlage wurde nicht beobachtet, aber unzweifelhafte Umdrehversuche des Vorderthiers wurden gemacht. Es ist keine Leitung vom Hinterthier zum Vorderthier oder umgekehrt zu demonstrieren.

Die Pedes spurii schlagen rhythmisch und setzen wie beim normalen Thier hin und wieder aus, um nach einiger Zeit wieder anzufangen. Die drei Gangbeinpaare des Hinterthiers machen oft schwache Bewegungen, hauptsächlich solche, welche als Putzbewegungen angesehen werden können. Sie zeigen gute Reflexerregbarkeit und wehren auch ab, wenn man ein Bein festhält. Fütterbewegungen wurden nicht bemerkt. Dagegen verhalten sich die vor der Durchschneidungsstelle gelegenen Extremitäten (die Scheeren und das erste Schreitbein) auch in dieser Beziehung ganz normal.

Ein ganz ähnliches Bild zeigt sich, wenn man die beiden Längscommissuren zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion durchschnitten hat. In diesem Falle bethätigen sich auch die zweiten Beine am Gange, und der Gang ist in Folge dessen weniger ungeschickt. Ein Unterschied in den Reflexen des dritten und vierten Beinpaars

gegen die vorige Operation ist nicht zu bemerken. — Die vor der Operationsstelle gelegenen Extremitäten machen alle Bewegungen und Bewegungscomplexe, die ihnen normaliter zukommen, und auch beim Gang ist die Reihenfolge in der Beinsetzung nicht verändert. Es scheint also die Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen zwei Beinganglien den Bewegungsmechanismus und überhaupt die Functionen des Vorderthiers nicht zu verändern, oder wenigstens nur in so weit, als sie von Reizungen abhängig sind, die von den dahinter liegenden Körperparthien normaler Weise zugeleitet werden, d. h. es fehlen die Reflexe des Vorderabschnittes, welche beim gesunden Thier auftreten, wenn man das Thier hinten reizt. Beim Hinterthier dagegen fällt der Gang, der Umdrehreflex und wahrscheinlich auch der Fütterreflex ganz fort, während andere complicirte Bewegungen noch möglich sind (Reinigungen, Abwehr), vor allen Dingen aber in keinem Glied die geringste Lähmungserscheinung auftritt, auch nicht bei den Beinen, welche von dem der Durchschneidungsstelle zunächst liegenden Ganglion innervirt werden.

Durchschneidung einer Längscommissur zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion (rechts).

Ueber die Operation siehe Seite 273. Zu bemerken ist dazu nur noch, dass auch bei dieser Operation das grosse Blutgefäss nicht geschont werden kann. Ich durchtrenne es mit der Scheere, tupfe das vorquellende Blut mit Fliesspapierstiften ab, bis sich die Blutung beruhigt hat und die Commissuren wieder deutlich zu sehen sind, und durchschneide dann die betreffende mit der Fingerscheere unter der Westien'schen Lupe.

Nach dieser Operation ist eine Aenderung im Verhalten der ganzen linken Thierhälfte und der rechten bis zur Operationsstelle nicht zu bemerken, also bis zum zweiten Bein dieses mit inbegriffen. Das Thier geht ziemlich gut mit allen linken Beinen und den beiden ersten rechten. Dabei ist die Reihenfolge der Bewegungen ganz normal, nur dass die Schritte des dritten und vierten Beines rechts dabei fehlen. Das dritte rechte Bein wird meist schräg nach vorne gehalten, das vierte nach hinten. Es kommt nun vor, dass beim Vorwärtsgehen des Thieres das rechte dritte Bein hin und wieder eine Mitbewegung zu machen scheint. Diese ist jedoch, wie sich demonstriren lässt, nur zum Theil activ. Zieht man nämlich dieses meist nach vorne gerichtete Bein nach hinten, so bewegt es sich beim Loslassen wieder nach vorne, es setzt also der Verlagerung

aus der natürlichen Lage Widerstand entgegen. Beim Vorwärtsgen hakt es nun hin und wieder hinter einem Steinchen fest, wird nach hinten gezogen und setzt sich nun activ wieder vor. So wird eine Mitbewegung vorgetäuscht. Das vierte Bein, welches nach hinten gerichtet ist, schleift dagegen ruhig nach. Es zeigt aber dieselben Erscheinungen, die das rechte beim Vorwärtsgang aufweist, beim Rückwärtsgang, indem es nun an Steinen festhakt, und, wenn es durch die Verschiebung des Körpers nach rückwärts ganz nach vorne gezogen ist, sich activ wieder nach hinten streckt. Der Rückwärtsgang bei so operirten Thieren tritt spontan nicht auf, wenigstens habe ich es nicht beobachtet, kann aber durch vorne angesetzte Reize erzielt werden. Da die Steuerung dabei auf einer Seite fehlt, geht das Thier im Kreise. Durch vorne angesetzte Reize lassen sich auch Schwanzschläge hervorrufen; ob links besser wie rechts, habe ich zu untersuchen vergessen.

Diese Thiere vermögen sich noch gut aus der Rückenlage umzudrehen, sowohl mit Hülfe der Beine als auch durch starke Schwanzschläge.

Die *Pedes spurii* schlagen gut, aber nicht normal. Die der rechten Seite kommen nämlich beim Schlagen immer etwas zu spät. Ausserdem kann man beobachten, dass die *Pedes spurii* oft eine Zeit lang nur auf einer Seite (hauptsächlich auf der linken) schlagen, während die der anderen Seite stillstehen. — Das Abdomen ist immer deutlich nach links gekrümmt, der Schwanzfächer meist unsymmetrisch gehalten.

Spontane Bewegungen des dritten und vierten Beines rechts sind seltener zu bemerken, als nach Durschschneidung beider Commissuren; sie sind dann ziemlich matt und ohne bestimmte Tendenz.

Hält man auf der linken Seite ein vor der Operationsstelle gelegenes Bein, z. B. das zweite, fest, so kommen zunächst die Beine und die Scheere derselben Seite, dann aber auch die Scheere und das erste und zweite rechte Bein zur Abwehr heran. Im dritten und vierten Bein ist eine gewisse Unruhe ohne deutlich ausgesprochene Tendenz zu bemerken. Reizt man auf dieselbe Weise das dritte oder vierte linke Bein, so betheiligen sich zuerst wieder alle linken Extremitäten an der Abwehr, dann greifen die rechten Gliedmaassen des Vorderthiers zur gereizten Stelle hinüber und schliesslich bei verstärktem Druck auch die

beiden rechten Beine des Hinterthiers, das gerade gekreuzte zuerst und energischer als das schräg gekreuzte. Ganz anders ist es beim Reiz der rechten Extremitäten. Drückt man ein rechtes Bein des Vorderthiers auch noch so heftig, es kommen immer nur die Extremitäten des Vorderthiers zur localen Abwehr heran. Die dritten und vierten Beine beider Seiten werden ganz ruhig gehalten, höchstens tritt eine geringe Unruhe im linken dritten und vierten Bein ein. Kneift man das dritte oder vierte Bein rechts, sagen wir das dritte, so kommt zunächst das vierte rechte Bein recht gut heran und stemmt mit allerdings sehr geringer Kraft gegen die Hand. Darauf langt das dritte linke und schliesslich das vierte linke Bein zur insultirten Stelle hinüber, eine Reaction des Vorderthiers wird aber nie bemerkt. Wenn man schliesslich losgelassen hat, so krümmt sich das gereizte Bein in allen Gelenken, rollt sich, so zu sagen, ganz ein, streckt sich wieder und fährt damit eine ganze Zeit fort, während es von dem andern rechten Hinterbein an der vorher gereizten Stelle gescheuert und geputzt wird. Eine derartig anhaltende Reaction auf Druck kommt bei normalen Thieren und auch auf der normalen Seite dieser Thiere nicht vor.

Reizt man die rechte Seite des Abdomens, so findet nur eine schwache und langsame Contraction des Schwanzes statt. Hin und wieder wird auch mit dem dritten, öfter mit dem vierten rechten und linken Bein nach der gereizten Stelle gegriffen. Die übrigen Beine verhalten sich ganz passiv, höchstens ist eine leichte Vorwärtsbewegung zu bemerken, welche aber auf die Erschütterung zurückzuführen ist, da sie oft ganz ausbleibt. Reizt man dagegen links am Abdomen, so erfolgen meist mehrere kräftige Schwanzschläge und hält man das Thier am Abdomen links fest, so greifen die Scheeren und Beine nach die der gereizten Stelle zu localer Abwehr hin.

Durchschneidung der Quercommissur zwischen den beiden Ganglienhälften des zweiten Beinganglions oder des dritten Beinganglions.

Die Oeffnung geschieht in der auf Seite 473 angegebenen Weise. Das Blutgefäss wird über der Stelle, wo das zweite, respective das dritte und vierte Beinganglion sichtbar wird, durchschnitten. Wenn die Blutung nachlässt und das

überschüssige Blut mit Fliesspapierstiften abgesaugt ist, wird mit dem kleinen Messer die Quercommissur mittelst eines scharfen Schnittes durchtrennt. Beim dritten Beinganglion ist dabei Vorsicht nothwendig, um nicht die Quercommissur des vierten Ganglions mit zu durchtrennen.

Die Erscheinungen nach dieser Operation sind am dritten Beinganglion meist etwas intensiver als am zweiten. Ich beschreibe sie daher hierfür und werde an den betreffenden Stellen die Unterschiede hervorheben.

Von irgend einer Lähmung der zum Ganglion gehörigen Beine ist gar keine Rede. Sie sind vollkommen reflectorisch und bewegen sich in allen Gelenken. Der Gang scheint, wenig alterirt. Die beiden dritten Beine werden im selben Tempo mitbewegt, in dem die andern marschiren. Dabei ist nur eins zu bemerken: während sonst das rechte und linke dritte Bein nach einander im $\frac{3}{8}$ Tact bewegt werden, wobei die Bewegung des einen auf das erste Drittel, des andern auf das zweite Drittel fällt, kommt es jetzt öfter vor, dass sich das zweite etwas verzögert oder zu früh kommt, ja, nicht selten kommen sie fast gleichzeitig.

Beide dritte Beine zeigen nun in ihrer Haltung eine Abweichung gegen die Norm. Während sie sonst beim Gange ziemlich stark gekrümmt sind (beinahe in einem Halbkreis), sind sie jetzt mehr gestreckt. Dadurch kommt die Beinspitze ausserhalb der Reihe der andern Beine zu liegen und ist vom Ansatzpunkt weiter entfernt als normal. Da nun der Excursionswinkel des Beines beim Gehen nicht verändert zu sein scheint, so überstreicht es einen grösseren Flächenraum als die anderen und sein Schritt scheint grösser zu sein. (Dies Phänomen tritt beim zweiten Bein weniger deutlich hervor.)

Hält man ein drittes Bein fest, so stemmen sich die benachbarten dagegen an, wie normal und schliesslich (besonders wenn man das Thier auf den Rücken legt) kommen alle Beine zur Abwehr heran, nur das gekreuzte dritte Bein verhält sich vollkommen passiv.

Durchschneidung der Quercommissuren des dritten und vierten Beinganglions und Durchschneidung der Quercommissuren des zweiten, dritten und vierten Beinganglions.

Die Störung des Ganges nach Durchschneidung der Quercommissuren des dritten und vierten Beinganglion ist nicht grösser als beim vorigen Versuch. Eine leichte Unregelmässigkeit oder vielmehr ein Schwanken im Tact des dritten und vierten Beinpaares ist fast immer zu constatiren, auch werden diese vier Beine weniger gekrümmt,

als normal der Fall ist und werden bei jedem Schritt mehr vom Boden erhoben. Doch schwanken beide Erscheinungen nicht unerheblich bei ein und demselben Thier. Reizt man ein drittes Bein rechts durch Festhalten, so kommen alle Beine derselben Seite und die Scheere und das erste und zweite Bein der linken Seite zur Abwehr heran, niemals aber ist eine Andeutung von einem Herübergreifen des dritten und vierten linken Beines zu bemerken. Hält man das erste Bein der rechten Seite fest, so wehren alle rechten Gliedmaassen und die Scheere und das erste und zweite Bein der linken Seite ab, niemals aber das dritte und vierte Bein der linken Seite. Es betheiligen sich also bei der Abwehr, ganz egal, ob man eine Extremität vor der Operationsstelle oder neben derselben reizt, immer nur die Gliedmaassen derselben Seite und diejenigen gekreuzten, welche mit der Reizseite durch quere Commissuren verbunden sind.

Bei Durchschneidung der Quercommissuren des zweiten, dritten und vierten Beinganglions tritt fast immer eine sehr starke Blutung ein, und es ist mir nicht gelungen, derartige Thiere länger als 4 Tage am Leben zu erhalten. Das Maximum von erhaltenen Reflexen zeigte ein Thier gleich nach der Operation, und ich will dieses hier beschreiben, ich zweifle aber nicht daran, dass es Ausfälle zeigte, welche nicht nothwendig Folge dieser Operation sind. Das Thier strampelte sofort nach der Entfesselung mit allen Beinen, zog jedes auf Druck gut an und zeigte beim Festhalten gute Abwehr, aber immer nur einseitig. Ins Wasser gesetzt, machte es einige Schwanzschläge (Schwanzschläge konnten auch durch Reiz am Kopf, ebenso wie bei den Thieren der vorigen Gruppe, ausgelöst werden. Der Schwanzfächer wurde immer symmetrisch ausgebreitet). Dann fing es an zu laufen in ziemlich schnellem Tempo. Dabei wurden alle Beine bewegt, aber in normaler Weise und normaler Reihenfolge nur die beiden ersten. Alle anderen machten zwar den Tact dieser mit, aber nicht nur setzten oft zwei gegenüberliegende Beine gleichzeitig, sondern oft auch zwei hinter einander liegende, ja, oft setzte das dritte oder vierte früher als das vorhergehende nach vorne, sodass es über dasselbe fortsetzte und sich mit ihm verhakte. Alle sechs hintern Beine wurden anormal gespreizt und bei jedem Schritt stark vom Boden erhoben. Diese Erscheinungen, die Unregelmässigkeit im Tempo, das häufige Uebereinandersetzen der Beine u. s. w.,

dauerten noch am andern Tage fort. Am dritten Tage waren die Beine hinter der Operationsstelle alle gelähmt, nur noch das erste Beinpaar und die Scheeren waren reflectorisch.

Operationen an den Abdominalganglien.

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen dem ersten und zweiten Abdominalganglion.

Ich spalte mit einem Messer das vierte Gelenkchitin vor dem zweiten Abdominalsegment an der Unterseite und durchschneide dann mit der Scheere beide Commissuren. Durch die Wundränder wird eine Nadel gelegt und mit dünner Gelatine verschlossen.

Der Schwanzfächer wird immer symmetrisch gehalten. Die Pedes spurii schlagen fast immer aber nur schwach an Kraft gegen normale Thiere. Das Tempo ist gestört. Oft schlägt nur ein Paar, was ich beim normalen Tier nie gesehen habe, und häufig beide Pedes spurii nicht zu gleicher Zeit. Wenn alle zugleich schlagen, richten sie sich nie alle gleichzeitig auf, sondern langsam eins nach dem andern, um dann gleichzeitig nach hinten zu schlagen. Die Poditen sind ziemlich schlaff und nicht selten überkreuzen sie sich mit denen der andern Seite, verheddern sich sogar in einander. Schwacher Reiz des Abdomens regt sie zu lebhaften Bewegungen an.

Auf Reiz des Abdomens hinter der Operationsstelle krümmt es sich langsam ein. Die einzelnen Segmente hängen schlaff aneinander. Reactionen des Vorderthiers können vom Abdomen nicht ausgelöst werden, ebenso umgekehrt. Bei Reiz des Vorderthiers kann allerdings das Abdomen nach unten geschlagen werden, diese Bewegung beschränkt sich aber nur auf das erste Segment, welches noch vom Vorderthier innervirt wird und wird hauptsächlich durch die langen Abdominalmuskeln besorgt, welche wohl nur von Thorakalganglien mit Nerven versorgt werden.

Durchschneidung einer Längscommissur zwischen dem ersten und zweiten Abdominalsegment (rechts).

Der Schwanzfächer ist meist unsymmetrisch ausgebreitet. Die Pedes spurii schlagen fast nie synchron. Die rechten bleiben beim Schlag immer zurück. Oft schlagen nur die linken.

Drückt man den Schwanz rechts, so erfolgt immer nur eine schwache Krümmung in den letzten Segmenten. Niemals wird von

einem Bein nach der gereizten Stelle gegriffen. Hin und wieder entsteht eine leichte Unruhe in den Beinen, ob sie auf Erschütterung zurückzuführen ist, bleibt zu entscheiden. Reizt man dagegen links, so erfolgen heftige Schwanzschläge und ein Hingreifen mit Beinen und Scheeren beider Seiten nach der gereizten Stelle. Diese Schwanzschläge werden zum grössten Theil von den langen Abdominalmuskeln besorgt.

Anzuführen sind hier noch einige Versuche, welche zu keinem befriedigenden Resultat geführt haben. Ich durchtrennte bei einigen Thieren die Längscommissuren vor und hinter dem zweiten Beinganglion, bei einigen anderen spaltete ich ausserdem noch die Quercommissur zwischen beiden Hälften dieses Ganglions. Ich unternahm diese Versuche, um festzustellen, welche Bewegungen eines Beines noch möglich sind, nachdem man das ganze Ganglion oder die eine Hälfte vom übrigen Nervensystem isolirt hat. Meine Versuchsthiere sind mir, wohl in Folge des nicht unerheblichen Blutverlustes und der weitgehenden Zerstörung des grossen Bauchgefässes, alle nach kurzer Zeit gestorben, ehe sich noch die betreffenden Nervensystemtheile von der Operation erholt hatten. Bei beiden Operationen liess sich nur das feststellen, dass das resp. die zugehörigen Beine nicht gelähmt waren, dass sich auf Druck des Beines leichte Contractionen und auch leichte Streckbewegungen zeigten. Sicher ist aber zu erwarten, dass grössere Reste von Bewegungen nach diesen Operationen übrig bleiben können und übrig bleiben würden, wenn die Thiere nicht mit dem Tode abgingen, und ich glaube bestimmt, dass man Thiere auch nach dieser Operation lange am Leben erhalten kann, wenn man die genügende Menge von Material zur Verfügung hat. Ich habe mich nicht allzusehr in dieser Richtung bemühen zu müssen geglaubt, da aus den vorher beschriebenen Resultaten mit grosser Wahrscheinlichkeit gefolgert werden kann, wie sich diese Thiere verhalten würden. Da weder die Durchschneidung beider Längscommissuren vor, noch hinter dem zweiten Beinganglion die zweiten Beine in irgend einem Gelenk lähmt und nach beiden Operationen noch complicirte Bewegungen möglich sind, da andererseits die Durchschneidung der Quercommissur auch keine Lähmungen hervorruft, sondern nur die Reizleitung zwischen links und rechts aufhebt, so wird man annehmen dürfen, dass bei Isolirung des ganzen zweiten Beinganglions beide zweiten Beine sich in allen Gliedern bewegen können, auf Reiz angezogen werden, beim Festhalten des

einen das andere zur Abwehr herüber kommt, und dass bei Isolirung einer Ganglionhälfte, der Reflex der Beinanziehung auf Reiz hin und das spätere wieder Ausstrecken des Beins erhalten bleibt, kurz, dass in jeder Hälfte eines Ganglions die einfachsten Bewegungsformen, die Möglichkeit der Umsetzung von Reiz in Bewegung, die Auslösung der Reflexe der Flexion und Extension localisirt sind.

Zusammenfassung der Versuche an *Astacus*.

1) Die einseitige oder beiderseitige Durchtrennung des Centralnervensystems übt hauptsächlich einen Einfluss auf die Bewegungen des Hinterthiers aus. Geringe Wirkungen sind auch beim Vorderthier zu constatiren und zwar an den Organen, die vom Gehirn aus innervirt werden. (Ruhestellung der Augen und Antennen.) Liegt die Durchschneidungsstelle caudalwärts von den Mundganglien, resp. erstem Beinganglion, so ist ein derartiger Einfluss auf das Vorderthier nicht mehr nachweisbar.

2) Einseitige Durchtrennung des Nervensystems bringt immer Asymmetrien hervor, welche sich am meisten in der Ruhelage kund thun und wohl hauptsächlich auf eine Veränderung im Tonus zurückzuführen sind (Assymmetrie in der Haltung der Schwanzflosse und Abweichen des Abdomens nach der gesunden Seite nach allen einseitigen Operationen an den Längscommissuren, stärkere Flexion der Beine der operirten Seite nach Durchschneidung der Schlundcommissuren u. s. w.).

3) Durch eine Längscommissur wird nur dann ein Reiz mit Localzeichen des Reizortes von einem vorderen zu einem hinteren Ganglion oder umgekehrt fortgeleitet, wenn der Reiz auf derselben Thierhälfte angebracht wird, auf der die Commissur liegt, d. h. ein Reiz, welcher im Gebiet eines Ganglions einseitig angesetzt, im Gebiet eines andern Ganglions eine localisirte Reaction hervorruft, wird nur durch die Längscommissur zugeleitet, welche mit dem Reizort auf gleicher Seite liegt. (Ausbleiben einer localen Abwehr bei Thieren, denen eine Schlundcommissur durchschnitten ist, bei Reizung der Kopforgane auf der operirten Seite, aber locale Abwehr mit den Extremitäten beider Seiten bei Reizung der gesunden Kopfseite. — Ausbleiben einer localen Abwehr mit den Extremitäten des Hinter- oder Vorderthiers auf Reizung der operirten Seite vor resp. hinter der Durchschneidungsstelle bei Thieren, denen eine Längscommissur der Rauchstrangkette durchschnitten ist.) Die Quercommissur eines

Ganglions ist also nicht geeignet, Reize, welche auf einer Seite angebracht werden, so auf die andere Seite zu übertragen, dass sie mit Localzeichen des Reizortes durch die Längscommissur dieser Seite zu andern Ganglien fortgeleitet werden können.

4) Die Quercommissur eines Ganglions ist aber im Stande, Reize ohne Localzeichen des Reizortes auf die Längscommissur der anderen Seite zu übertragen, so dass diese Reize, durch die Längscommissur anderen Ganglien zugeleitet in den Organen derselben unlocalisirte Reactionen hervorzurufen im Stande sind. (Unruhe der Beine bei Reiz der rechten Kopfseite von Thieren mit rechts durchschnittener Schlundcommissur und Unruhe des dritten und vierten Beines links, wenn man bei Thieren mit rechts durchschnittener Längscommissur zwischen dem zweiten und dritten Beinganglion ein rechtes Bein des Vorderthiers reizt.)

5) Die Quercommissur eines Ganglions ist im Stande, Reize mit Localzeichen auf die andere Hälfte desselben Ganglions zu übertragen, gleichgültig, ob sie durch die peripheren Nerven oder durch die Längscommissur der ersten Seite zugeführt werden (locale Abwehr mit dem linken dritten und vierten Bein nach Durchschneidung der rechten Längscommissur zwischen zweitem und drittem Beinganglion bei Reizung des rechten dritten Beines, aber keine Betheiligung des Vorderthiers. Locale Abwehr auch mit den gekreuzten Beinen, wenn man bei einem Thier mit rechts durchschnittener Schlundcommissur die linke Kopfseite reizt, und locale Abwehr auch mit den gekreuzten Beinen des Vorderthiers, wenn man bei einem Thier mit rechts durchschnittener Längscommissur zwischen zweitem und drittem Beinganglion das dritte linke oder vierte Bein reizt).

6) Die Quercommissur eines Ganglions ist der einzige Weg, auf dem ein Reiz von der einen Seite auf die andere Seite übertragen werden kann. (Nach Spaltung einer oder mehrerer Quercommissuren entstehen Reflexe nur an denjenigen Extremitäten, welche auf der gereizten Seite liegen, und denjenigen der gekreuzten Seite, deren zugehörige Quercommissur intact ist.)

7) Dem Gehirn ist insofern eine Betheiligung bei den Gangreflexen nicht abzusprechen, als nach Eliminirung desselben 1. eine Schwächung der Musculatur und der Kraft der Gehbewegungen, 2. eine anormale Haltung der Extremitäten und eine grössere Ungeschicklichkeit der Gangbewegungen und 3. eine auffallende Ruhelosigkeit der Extremitäten in Ausübung von Gangbewegungen (und

auch anderen Bewegungen) zu constatiren ist. Es ist aber der Kreisgang nach der gesunden und ungeschwächten Seite, welcher nach einseitiger Zerstörung des Gehirn oder nach Durchschneidung einer Schlundcommissur beschrieben ist, nicht eine nothwendige Folge dieser Operationen.

8) Die Masse der Mundganglien ist als der Sitz desjenigen Organs anzusehen, in welchem die Gangeoordination zu Stande kommt. (Es fällt jede Spur von Gangbewegungen fort, nachdem die beiden Commissuren zwischen Mundganglien und Scheerenganglion durchschnitten sind bei vollkommener Erhaltung einer Menge anderer complicirter Reflexe.) Es werden Gangimpulse durch die Quercommissuren der Beinganglien auf die gekreuzte Seite übertragen, d. h. es werden nicht alle Impulse zur Gangbewegung vom Gangcentrum (Mundganglien) durch die Längscommissuren auf die Beinganglien übergeleitet. (Mithbewegung der rechten Gangbeine nach Durchschneidung der rechten Commissur zwischen Mundganglien und Scheerenganglion).

9) Nach Eliminirung des Gehirns fallen die spontanen Bewegungen, d. h. Bewegungen, deren äussere Ursache nicht nachweisbar ist, nicht nur nicht fort, sondern sie sind sogar stärker vorhanden wie beim normalen Thier. In Folge dessen ist im Gehirn ein Hemmungscentrum zu suchen. Auch nach Durchschneidung der Längscommissuren an mehr caudal gelegenen Stellen fallen die spontanen Bewegungen nicht fort.

10) Die Scheeren und Beine vermögen noch mit ganz localer Erreichung des Zieles den Fütterungsreflex auszuüben, nachdem die nervöse Verbindung mit dem Ziel des Reflexes, nämlich dem Mund, aufgehoben ist.

B. Versuche an *Squilla mantis*.

Squilla mantis ist ein Vertreter der artenarmen Ordnung der Stomatopoden, welcher in Neapel in grosser Masse zu Gebote steht. Das Thier zeichnet sich durch eine grosse Beweglichkeit der Thorakalsegmente aus, indem hier die Bildung eines eigentlichen Cephalothorax, wie er uns bei den höher stehenden Decapoden entgegentritt, fehlt. Der Kopf, welcher ein Paar langgestielter Augen und zwei Paar Antennen trägt (die ersten Antennen enthalten keine Otocysten, wenigstens sind bis jetzt keine darin, wie überhaupt an

diesem Thier, aufgefunden worden. Trotzdem beschreibt Steiner¹⁸⁾, dass er Squillen (durch Abschneiden der ersten Antennen?) der Otcysten beraubt habe. Es genügt dies festzustellen!), ist frei gegen den folgenden Körperabschnitt beweglich. Dieser umfasst acht mit einander ziemlich fest verbundene Segmente, nämlich die acht ersten Thorakalsegmente, und trägt ein Paar Mandibeln, zwei Paar Maxillen und fünf Paar Maxillarfüsse. Das erste Paar ist langgliedrig, dünn und trägt am Ende eine kleine Zange, welche nach Art einer Bürste stark mit Haaren besetzt ist. Diese Extremität kann weit ausgestreckt werden und fast zu allen Theilen des Körpers hinlangen. Sie dient hauptsächlich zum Reinigen (Abbürsten) der übrigen Mundtheile und besonders der Pedes spurii, welche Kiemenbüschel tragen. Das zweite Maxillarfusspaar ist mächtig entwickelt und stark muskulös. Das letzte Glied, welches in eine Rinne des vorletzten passt, besitzt eine scharfe, harte Chitinspitze und ist an der Innenseite mit scharfen Zähnen besetzt. Diese Extremität soll den Autoren gemäss zur Erlegung und Zerkleinerung der Beute dienen. Hauptsächlich wird sie aber wohl zur Vertheidigung benutzt. Fasst man das Thier an oder kommt ein anderes Thier ihm zu nahe, so schleudert es diese beiden Organe mit grosser Kraft gegen den Feind vor, bohrt ihm die Spitze tief in den Leib und reisst die Wunde mit den nach vorn gerichteten Zähnen auf. Sehr häufig wird allerdings das Ziel verfehlt, ja die Thiere verletzen sich sogar mit dieser gefährlichen Waffe selber. So durchbohrte ein Thier, das ich in der Hand hielt, sein eigenes Abdomen. Die nächsten drei Mundfusspaare sind weniger stark ausgebildet und tragen kleine Zangen am Ende. Sie dienen wohl ausschliesslich zur Nahrungsaufnahme und zum Putzen. Beim Gang sah ich sie nie betheilig. Darauf folgen die drei letzten gegen einander gut beweglichen Thorakalsegmente, welche die eigentlichen Gangbeine tragen, jedes ein Paar ziemlich dünner, spaltfussartiger Beine. Darauf folgt das sehr kräftige Abdomen mit sechs Paar Pedes spurii, von denen die ersten fünf mit Kiemen besetzte, breite Spaltfüsse sind, welche, wie bei den Makruren (*Astacus* u. s. w.), rhythmisch schwingen und auch beim Schwimmen benutzt werden, das sechste mit dem Telson in die Bildung des Schwanzfächers eingeht. Das Abdomen trägt auf der Dorsalseite kleine Stacheln, und das Telson, wie das letzte Paar Pedes spurii ist durch einige harte, lange Stacheln ausgezeichnet. Diese dienen auch zur Vertheidigung. Fasst man ein Thier am

Thorax mit Umgreifung der Raubbeine, so dass es sie nicht vorschleudern kann, dann stemmt das Thier unter Krümmung des Abdomens diese Stacheln sehr empfindlich gegen die Finger.

Squilla mantis ist ein geschickter Schwimmer. Mit starken Schlägen des Abdomens erhebt sich das Thier vom Boden in's freie Wasser und schwimmt dann streckenweise nur mit Hülfe der Ruderbewegungen der *Pedes spurii* im Wasser dahin. Ein starker Schwanzschlag treibt es dann wieder schnell vorwärts oder nach oben. Häufig sieht man es mit einem Purzelbaum in die Tiefe stossen. Mit Hülfe der drei Gangbeinpaare bewegt es sich ziemlich langsam, aber in gerader Linie und oft grosse Strecken auf dem Boden fort. Die beiden Beine eines Paares werden beim Gang nie gleichzeitig eingesetzt, sondern immer abwechselnd. Es werden auch nie zwei hinter einander folgende Beine einer Seite gleichzeitig bewegt. Der Bewegungsmodus ist etwa folgender: Jedes Bein wird gleichzeitig eingesetzt mit dem gekreuzten des nächsten Beinpaars. Es bewegen sich also synchron das erste Bein links, das zweite Bein rechts und das dritte Bein links, und andererseits das erste Bein rechts, das zweite Bein links und das dritte Bein rechts. Dabei mögen kleine zeitliche Differenzen normaler Weise auftreten, welche eine genauere auf diesen Gegenstand gerichtete Untersuchung herausfinden mag, deren genaue Feststellung für die folgenden Versuche aber nicht nöthig erschien. Die Gangbeine werden nur zum Gehen benutzt und zur eigenen Reinigung, aber nicht zur Abwehr (bei Festhalten eines Gangbeines stemmen sich die benachbarten nicht gegen den reizenden Gegenstand, sondern gerathen nur in Gehbewegungen oder auch das nicht einmal, während die Raubbeine und das Abdomen mit seinen Stacheln die Vertheidigung übernehmen), zum Reinigen anderer Theile oder zur Nahrungsaufnahme.

Die grossen auf gut beweglichen Stielen sitzenden Augen zeigen bei allen Exemplaren eine mehr oder weniger deutliche Compensation. Dies ist deswegen von besonderem Interesse, weil diese Thiere keine Otcysten besitzen.

Der facetirte Theil der Augen hat längliche Eiform und ist an den viel dünneren Augenstiel beinahe senkrecht angesetzt. Es ist daher leichter, bei der Beobachtung sein Augenmerk auf die Stellung der Augenachse zur Körperachse zu richten als auf die der Stielachse zur Körperachse. Wie schon bemerkt, ist das Phänomen bei verschiedenen Exemplaren verschieden deutlich. Auch bei ein und

demselben Exemplar ist es nicht unerheblichen Schwankungen unterworfen. Wenn man die Thiere z. B. auf einem Brett fesselt, um sie ungefährdeter vor den Angriffen mit den Raubbeinen drehen zu können, wird die Compensation fast ganz gehemmt. Eine deutliche Veränderung in der Augenstellung bei Drehung um die Longitudinalachse (also wenn man das Thier auf die Seite legt) habe ich nicht feststellen können. Dagegen ist ein reichlicher Ausschlag bei Drehung um die Querachse um 90° (auf den Kopf stellen) zu constatiren. Während in der horizontalen Bauchlage die lange Augenachse mit der Körperlängsachse gewöhnlich einen Winkel von etwa $110\text{--}115^{\circ}$ bildet, beträgt der Winkel nach Drehung um 90° nach vorne (also, wenn der Kopf nach unten gerichtet ist) $90\text{--}80^{\circ}$. Die Compensation beträgt also $20\text{--}35^{\circ}$.

Wenn man die Cornea beider Augen mit Asphaltlack schwärzt, so dass kein Licht mehr an die Retina gelangen kann, dann ist jede Spur von Compensation verschwunden. (Die Thiere zeigen sich nach der Schwärzung sehr ungeberdig, wälzen sich am Boden umher, versuchen den Lack abzukratzen, schleudern die Raubbeine unaufhörlich vor und schwimmen wild im Bassin umher, oft auf dem Rücken, nehmen aber am Boden gleich wieder die Bauchlage ein. Ich habe diese Thiere nicht lange genug beobachten können, da sie den Lack bald abgekratzt haben, um mir ein Urtheil darüber bilden zu können, ob diese Störungen beim Schwimmen richtige Gleichgewichtsstörungen sind.) Dabei ist aber die Beweglichkeit der Augen vollkommen erhalten, sie bewegen sich sogar mehr wie sonst. Da, wie ich vorher gesagt habe, die Compensationsbewegungen leicht durch starke Reize gehemmt werden, so kann man im Ungewissen sein, ob wir es hier wirklich mit einem Ausfall in Folge der Corneaschwärzung oder nur mit einer Hemmung zu thun haben, und ich selber möchte mich nicht mit Bestimmtheit zu einer der beiden Ansichten hinneigen.

Erwähnen will ich hier noch, dass die Thiere sich häufig, wenn sie am Boden liegen, in die Höhe richten, sich hinten über auf den Rücken werfen oder vorn über einen Purzelbaum schlagen und dann sich entweder nach der Seite mit Hülfe der Beine wieder auf die Bauchseite umdrehen oder aber viel häufiger den Thorax ventralwärts umschlagen und den ganzen Körper mit einem Schwunge über das Abdomen fortrollen, so dass sie wieder auf den Bauch zu liegen kommen. Die Zahl der operirten Thiere war nicht gross, so dass es leicht möglich ist, dass ein späterer Untersucher nach den einzelnen

Operationen ein Plus von erhaltenen Functionen des normalen Thieres findet.

Durchschneidung beider Schlundcommissuren.

Die Thiere können an der Luft nur kurze Zeit ohne grössere Schädigung leben, nicht so lange als eine Operation Zeit in Anspruch nimmt. Man muss für Respiration sorgen. Ich fessele sie daher auf einem Brett, das in der ganzen Ausdehnung der Pedes spurii einen rechteckigen Ausschnitt von etwa 6 cm Länge und $3\frac{1}{2}$ cm Breite hat. Das Thier wird so auf das Brett gelegt, dass die Pedes spurii mit den Kiemenbüscheln auf den Ausschnitt kommen, und dann das Brett gleich in eine Schale mit Wasser gelegt, so dass die Pedes spurii in das Wasser kommen und dort weiter schlagen können. Das Brett ist so unterstützt, dass der Vorderkörper über Wasser liegt. Mit Bindfäden, die durch Löcher des Brettes, welche die Umrisse des Thieres wiedergeben, gezogen sind, wird das Thier aufgebunden. Es genügen vier Fäden. Einer über der Mitte des Thorax, der zugleich die Raubbeine festhält, einer über den Gangbeinen, einer über der Mitte und dem Ende des Abdomens. Da das Gehirn wenig widerstandsfähig gegen die Einwirkung der Luft ist, werden die Schlundcommissuren, welche sich vom Kopf bis zum hinteren Rande des Thoraxschildes, wo sie erst auf die Mundganglien stossen, erstrecken, im Bereich des Thorax durchschnitten. Dabei vermeidet man auch eine Schädigung der Antennen-Muskulatur. Ich schneide mit einer Scheere, 5—7 mm hinter dem Vorderrande des Thoraxschildes anfangend, einen Streifen von 1 cm Breite und $\frac{1}{2}$ cm Länge aus dem ziemlich weichen Chitin heraus, aber so, dass er auf einer Seite mit dem Panzer in Verbindung bleibt, und klappe ihn zur Seite. Man sieht dann den sich weit nach vorne erstreckenden Magen, schiebt ihn zur Seite und stösst nun am Grunde der Körperhöhle auf die beiden dicken Schlundcommissuren (etwa 4 mm von einander entfernt). Sie werden dann leicht mit einer Scheere durchschnitten. Weiter nach hinten einzugehen, ist nicht günstig, da hier die Commissuren tiefer liegen und der Oesophagus stört. Der Chitinlappen wird wieder herübergeklappt, und die Wundränder mit Gelatine, und diese nach dem Erstarren mit Tannin bestrichen. Bei einseitiger Durchschneidung verfare ich ebenso.

Nach dieser Operation sind die Augen und Antennen gut reflectorisch. Die Augen scheinen nicht ganz normal, sondern etwas nach aussen rotirt zu stehen. Auch die lamellosen Anhänge der zweiten Antenne werden weniger gespreizt gehalten als normal.

Die Thiere sind zuerst sehr ungeberdig, werfen sich auf den Rücken, drehen sich u. s. w., beruhigen sich aber in etwa einer Stunde, worauf einige Stunden ziemlicher Erschlaffung folgen.

Eine Reizleitung über die Durchschneidungsstelle hinaus ist weder von vorn nach hinten noch von hinten nach vorn zu constatiren. Die Thiere zeigen eine grosse Neigung zu Bewegungen. Besonders wird fast unaufhörlich mit dem ersten und dem dritten,

vierten und fünften Mundfusspaar an den Kiemen und dem übrigen Körper herumgeputzt. Die Thiere können sich gut in Bauchlage erhalten. Beim Putzen liegen sie wie normale Thiere oft auf der Seite eingerollt. Die Gangbeine sind dabei auch mit in Bewegung. Die Pedes spurii schlagen rhythmisch und normal. Häufig schiessen sie wie normale Thiere Kobolt und rollen sich dann, wie oben beschrieben, mit dem Oberkörper über das Abdomen zur Bauchlage zurück oder drehen sich mit Hilfe der Beine zur Bauchlage um.

Auf Reiz machen sie entweder Schwanzschläge oder gehen ganz gerade und gut, nur etwas langsam und schwankend mit richtiger Beinsetzung vorwärts. Auch spontan sieht man sie bisweilen gehen. Alle Bewegungen verlaufen etwas matter als normal. Hält man sie fest, z. B. am Abdomen, so schlagen sie das Abdomen ein und schleudern die Raubbeine nach der insultirten Stelle.

Sie schwimmen nie spontan und, wenn man sie in die höheren Wasserschichten bringt, so fallen sie auf den Rücken und machen kaum Bewegungen, welche sich den normalen Schwimmbewegungen vergleichen liessen.

Durchschneidung einer Schlundcommissur (rechts).

Wie ich oben bemerkt, leidet das Gehirn von Squilla bei der Blosslegung sehr. Ebenso scheint auch die Leitungsfähigkeit der Commissuren durch die Einwirkung der Luft, vielleicht auch durch Störungen in der Circulation, welche nicht leicht vermieden werden können, verloren zu gehen. Daher zeigen die Thiere nicht selten nach Durchschneidung einer Commissur die Erscheinungen beiderseits operirter Thiere. Hat das Thier die Operation aber gut überstanden, so zeigen sich etwa folgende Verhältnisse:

Eine deutliche, locale Reaction auf Reizung der Kopforgane, z. B. das Hinschleudern der Raubbeine nach dem insultirenden Werkzeug, findet nur statt, wenn links gereizt wird.

Am Vorder- und Hinterthier treten Asymmetrien deutlich zu Tage. Die Augen und zweiten Antennen werden fast nie auf beiden Seiten gleich gehalten. Von den lamellosen Anhängen der zweiten Antenne ist bald der der rechten Seite, bald der der linken Seite mehr gespreizt. Das rechte Auge ist meist der Mittellinie mehr genähert als das linke. — Der Körper ist in allen frei beweglichen Segmenten nach links gekrümmt (links concav), besonders das Abdomen weicht stark nach links ab. Es ergibt sich daraus, dass

ein stärkerer Tonus in den Körpermuskeln der linken Seite besteht, dass der Tonus der rechten Körpermusculatur gegen normal herabgesetzt ist. Der Schwanzfächer ist meist auf beiden Seiten verschieden stark ausgebreitet, links gewöhnlich mehr als rechts. Die rechten Gangbeine sind steiler eingesetzt, so dass das Thier rechts höher liegt.

Gleich nach der Operation zeigen sich gewöhnlich einige Drehungen um die Längsachse rechts herum. Diese Erscheinung ist aber nur ganz vorübergehend. Nachher passirt es nur noch bisweilen, dass das Thier nach der Seite umfällt. Es kann aber immer gut wieder auf eine der oben beschriebenen Arten in die Bauchlage zurückkommen. Der Gang ist träge und wird selten auf grössere Strecken mit den Beinen beider Seiten gleichzeitig ausgeführt. Arbeiten die Beine beider Seiten, so werden sie in normaler Reihenfolge gesetzt, und gewöhnlich ist von einer Abweichung von der geraden Linie nichts dabei zu bemerken. Hin und wieder kommen aber grosse Kreisbewegungen nach links herum (mit einem Durchmesser von etwa $1\frac{1}{2}$ —2 m) vor. Jedenfalls ist es aber sicher, dass diese Thiere gerade gehen und sogar nach rechts abbiegen können. Einmal beobachtete ich auch ein Thier in gerader Linie in Sprüngen, welche durch Einstemmen des Abdomens und Hochschnellen des Vorderkörpers hervorgebracht werden und bei normalen Thieren nicht selten vorkommen, das 2 m lange Aquarium durchmessen. Daneben beobachtet man aber nicht selten, dass die Thiere in kleinen Linkskreisen von etwa 30 cm Durchmesser und weniger langsam herumgehen. Dabei bewegen sich aber nur die rechten Beine, und nur ganz vereinzelt wird ein Bein der gesunden (linken Seite) mit bewegt. Dass hierbei Kreise nach links entstehen müssen, liegt auf der Hand. So wie man das Thier reizt, fangen auch die linken Beine an zu arbeiten, und das Thier bewegt sich geradlinig fort.

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen den Mundganglien und dem Gangbeinganglion.

In Folge der Umwandlung von fünf Beinpaaren in Maxillarfüsse und ihrer Concentration in der Nähe des Mundes sind auch die zugehörigen fünf Ganglien mit den Ganglien der eigentlichen Mundextremitäten (Mandibeln und Maxillen) zu einer langen Platte ohne äusserlich deutliche Gliederung vereinigt. Da nun ausserdem diese

Platte sehr schwer zugänglich ist, so kann eine Operation, wie man sie bei *Astacus* zu machen im Stande ist, nämlich die Durchtrennung beider Längscommissuren zwischen dem sechsten und siebenten Thorakalganglion (das ist bei *Astacus* zwischen dem dritten Maxillarfussganglion und dem Scheerenganglion) nicht stattfinden. Es kann daher nicht geprüft werden, in wie weit bei diesem Thier die Function des geordneten Ganges, zu welchem bei *Astacus* die Verbindung der ersten Thorakalganglien mit den eigentlichen Beinanglien nothwendig ist, von diesen Ganglien abhängig ist. Eine Durchschneidung der Längscommissuren ist erst wieder vor dem ersten Gangbeinganglion möglich.

Dem Thier werden mit einer Schlinge die beiden gefährlichen Raubbeine am Thorax befestigt. Dann wird es mit einigen Fäden in Rückenlage auf einem Brett aufgebunden, und dieses schräg in eine Schale mit Meerwasser gestellt, so dass die *Pedes spurii* mit den Kiemenbüscheln unter Wasser sind, der Vorderkörper aber bis zum zweiten oder dritten Gangbein aus dem Wasser hervorragt. Ich führe dann mit einer Scheere einen Querschnitt von 5—6 mm Länge durch das weichhäutige Chitin zwischen dem letzten Kieferfusssegment und dem ersten Gangbeinsegment. Es liegt dann das grosse Bauchgefäss zu Tage, durch das man die beiden gesuchten Längscommissuren durchschimmern sieht. Eine Schonung des Gefässes ist nicht leicht möglich. Mit einer Scheere oder einem Messer werden die Commissuren zugleich mit dem Gefäss durchschnitten. Die Blutung ist ziemlich bedeutend. Wenn ich mich dann noch einmal von der richtigen Ausführung der Operation überzeugt habe, lege ich eine Nadel durch die beiden Wundränder und verschliesse den Spalt mit Gelatine. Da sich die Gelatine nach 2—3 Tagen ablöst, und eine Heilung der Wunde nicht, wenigstens nicht in dieser Zeit eintritt, so sterben die Thiere nach 2—4 Tagen in Folge des Seewassereintritts in die Körperhöhle.

Nach der Durchschneidung sistirt zunächst die Athmung; die *Pedes spurii* sind ganz bewegungslos. Nach einigen Minuten stellen sich krampfartige Einzelschläge der *Pedes spurii* ein, und nach einigen Stunden haben sich wieder frequentere Athembewegungen eingestellt. Der Rhythmus bleibt aber bis zum Tode gegen normal verändert. Beim normalen Thier läuft der Schlag der *Pedes spurii* wellenförmig von hinten nach vorn, und wenn das letzte Paar eben geschlagen hat, richtet sich das erste Paar schon wieder auf. Die einzelnen Wellen laufen rhythmisch hinter einander, nur hin und wieder schneller oder langsamer werdend, oder auch einmal für kurze Zeit ganz stockend, aber meist erfolgen viele Schläge in einer Reihe hintereinander. Bei den operirten sind längere Pausen häufiger, und es folgen selten mehr als zehn Schläge hinter einander. Ausserdem

ist zwischen jedem Schlag eine kleine Pause etwa von der Dauer einer ganzen Welle zu bemerken, und die einzelne Welle läuft schneller ab als beim normalen Thier. Gewöhnlich ist der Gang der: es folgen 5—7 kräftige Wellen mit den kleinen Zwischenpausen hinter einander, dann ein Tact Pause, dann eine Reihe von 5—10 langsamer und kraftloser Wellen, worauf plötzlich wieder die kräftigen und schnelleren Schläge einsetzen. Schwacher Reiz des Pedes spurii erhöht die Kraft ihrer Schläge, wie auch die Frequenz. Kitzeln des Anus bringt eine Pause hervor.

Eine Leitung vom Vorderthier zum Hinterthier ist nicht zu constatiren. Es erfolgt zwar hin und wieder, wenn man das Hinterthier stark reizt, ein Ausschleudern der Raubbeine in irgend eine Richtung, aber nur dann, wenn das Hinterthier sich lebhaft in Folge des Reizes bewegt. — Das Gelenk an der Durchschneidungsstelle ist schlaff. Fasst man das Thier am Vorderkörper, so hängt das Hinterthier herab und umgekehrt.

Die Reflexe des Vorderthiers sind gut erhalten. Die Raubbeine werden auf Reiz des Vorderthiers vorgeschleudert, Augen und Antennen bewegen sich normal, und die Mundfüsse putzen sich und das übrige Vorderthier, aber niemals die Kiemen, was beim normalen Thier so oft der Fall ist. Ja, wenn einmal das Abdomen in ihre Nähe kommt, d. h. wenn es untergeschlagen ist, so greifen sie es wie ein fremdes Thier an, kneifen und zwicken es, sodass es zu den heftigsten Reactionen kommt, deren das Hinterthier noch fähig ist. Das Vorderthier ist ebensowenig wie das Hinterthier im Stande, den Körper aus der Rückenlage in die Bauchlage umzudrehen; die Thiere liegen daher meist auf dem Rücken.

Die Gangbeine sind gut reflectorisch und sind häufig damit beschäftigt, einander zu putzen. Bringt man ein Thier in Bauchlage und reizt das Hinterthier, so beginnen die steil eingesetzten 6 Gangbeine Gehbewegungen mit normaler Reihenfolge der Beinsetzung: Es folgen immer nur 5—7 Schritte auf einmaligen Reiz; doch genügen diese, um zu constatiren, dass das erste und dritte linke gleichzeitig mit dem zweiten rechten gesetzt wird, und in der Pause das erste und dritte rechte gleichzeitig mit dem zweiten linken. Niemals werden zwei gegenüber liegende oder zwei aufeinander folgende Beine gleichzeitig gesetzt. Dabei wird eine wirkliche Vorwärtsbewegung erzielt, indem das Vorderthier vor dem Hinterthier hergeschoben wird. Das erste

Gangbeinpaar ist immer beim Gange betheilig, während es beim normalen Thier nicht selten hochgehoben wird und sich dann beim Gange nicht betheiligt.

Auf heftigeren Reiz des Abdomens wird es gewöhnlich untergeschlagen; starke hinter einander ablaufende Schwanzschläge habe ich nicht beobachtet.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate an *Squilla mantis*.

1) Der Gang wird vom Gehirn wenig beeinflusst. Nach Ausschaltung des Gehirns bleibt er in Bezug auf den Rhythmus unverändert.

2) Nach Durchschneidung einer Schlundcommissur muss nicht nothwendiger Weise Kreisgang nach der gesunden Seite entstehen; kommt Kreisgang zu Stande, so sind dabei fast ausschliesslich die Beine der operirten Seite thätig.

3) Der nervöse Mechanismus, welcher zum Zustandekommen der Gangreflexe vorhanden ist, ist hauptsächlich in den drei Ganglien der Gangbeine selber localisirt und nicht wie bei *Astacus* in den vordersten Thorakalganglien.

Versuche an Insecten.

Von den Insecten habe ich nur drei Repräsentanten untersucht: eine Heuschrecke (*Pachytylus cinerascens*), die Honigbiene (*Apis mellifica*) und einen Schwimmkäfer (*Hydrophilus piceus*). Bei den beiden ersten hat sich meine Untersuchung nur auf die im Kopf gelegenen Theile des Centralnervensystems erstreckt, beim Wasserkäfer habe ich aber auch eine Reihe von Versuchen an den Thorakalganglien unternommen. (Es wäre zwar auch bei Heuschrecken sehr gut möglich, an den Thorakalganglien zu experimentiren, ich musste es aber aus Mangel an Material unterlassen.)

Ich habe oben bereits die Resultate erwähnt, welche Steiner bei seinen „einseitigen Abtragungen des Dorsalganglions“ erzielt hat, will aber hier noch einige Worte darüber sagen, wie er zu seinen Resultaten gekommen ist, um dieselben gleich von der Discussion ausschliessen zu können. Steiner beschreibt diese Operation bei Insecten wie folgt: „Die einseitige Abtragung des Dorsalganglions

geschieht in der Weise, dass man durch einen scharfen Scheerenschnitt die eine Seite des Kopfes abträgt, wobei man den Schnitt nach hinten etwas schief verlaufen lässt. Auf der Schnittfläche sieht man das durchschnittene Ganglion.“

Sehen wir von der Rohheit dieser Operation ab, so finden wir, dass Steiner einmal wieder unterlassen hat, sich die nothwendigsten Vorkenntnisse zu verschaffen, sich nämlich über die topographische Anatomie dieser Thiere zu unterrichten. Steiner ist offenbar in dem Irrthum begriffen gewesen, dass im Kopftheil der Insecten nur das Oberschlundganglion gelegen ist. Ich glaube, man braucht nicht Zoologe zu sein, um zu wissen, dass ausser dem Oberschlundganglion auch das Unterschlundganglion im Kopf gelegen ist, und wenn er es nicht wusste, hätte er es in dem einfachsten Zoologiebuch finden können. Wie viel er nun vom Oberschlundganglion, wie viel vom Unterschlundganglion bei seiner eleganten Operation entfernt hat, ist schwer zu entscheiden, jedenfalls können aber Resultate derartig unzweckmässiger Versuche nicht discutirt werden.

A. Versuche an Heuschrecken (*Pachytylus cinerascens* Fabricius).

Dieses Thier gehört zu den Acridiern (Feldheuschrecken).

Exstirpation des ganzen Gehirns.

Zur Operation an diesem Thier bediente ich mich eines kleinen Operationstisches, der folgendermaassen construirt ist: Auf einem kleinen Brett sind zwei parallele Leisten von der Höhe einer Heuschrecke so befestigt, dass ein Thier mit angelegten Sprungbeinen gerade dazwischen Platz hat. Diese Leisten haben am vorderen Ende auf der Unterseite einen Ausschnitt, so dass also ein Stab von dem dem Brett anliegenden Theile der Leisten nach vorne vorragt. Da nun die ruhig sitzende Heuschrecke mit dem Körper den Boden nicht berührt, dieser vielmehr durch die Beine schwebend gehalten, und der Körper beim Gehen bei jedem Schritt noch etwas gehoben wird, so wird ein Thier dadurch, dass man es in Bauchlage so zwischen die beiden Leisten schiebt, dass die nach den Seiten gestellten vier Vorderbeine unter die vorragenden Stangen zu liegen kommen, und die Femora dieser Beine durch ihren eigenen federnden Druck den Stangen anliegen, schon ganz immobilisirt. Bei jedem Versuch, vorwärts zu gehen oder zu springen, drücken sich die Femora noch mehr gegen die Stangen an, und das Thier kann nicht vorwärts. Ich binde dann noch einen Faden über die Flügel und unterstütze den Kopf von unten mit einem kleinen Keil, der mit einem Modellirwachspolster bedeckt ist, in das die Kiefer eingedrückt werden. Ich schneide dann mit einer kleinen Scheere einen Lappen aus dem Chitin zwischen den Augen

und Antennen, also über der Stelle, wo das Gehirn liegt, heraus und klappe ihn nach hinten, wo er mit einem kleinen Modellirwachsstück, das vorher an den Kopf angedrückt ist, festgehalten wird. Darauf präparire ich das Gehirn mit einer kleinen Pinzette und einem kleinen Häkchen frei, bis es klar daliegt, und trage es mit Hülfe des kleinen Messers unter der Lupe ab. (Ein sicheres Durchschneiden der Commissuren ist nicht gut möglich, daher ist die Abtragung des Gehirns vorzuziehen.) Ich klappe dann das Chitinstück wieder über die Wunde und umziehe sie, nachdem sie von dem reichlich fließenden Blut gesäubert ist, mit Hülfe eines heißen Drahtes mit Modellirwachs.

Gleich nach der Entfesselung zeigt sich ein interessantes Phänomen, dessen Beschreibung folgende Bemerkung vorhergeschickt werden muss. Die von dem fortgenommenen Gehirn aus innervirten Antennen hängen schlaff herab, eine Reizung derselben lässt weder jetzt noch später irgend eine Reaction des Thieres erkennen. Es ist also keine Leitung mehr vorhanden. Trotzdem kann man nun Folgendes beobachten: Das Thier, das sich gleich nach der Operation gut in Bauchlage auf den Beinen erhält, beugt den Kopf auf der einen Seite herunter, fasst mit dem Vorderbein dieser Seite über die Antenne, setzt den Fuss mit der darunter liegenden Antenne auf die Erde und zieht nun unter Strecken der Beine und Heben des Kopfes die Antenne unter dem Fuss durch, gerade wie ein normales Thier thut, wenn man die Antenne gereizt hat oder Schmutz daran sitzt. Nachdem dies auf einer Seite geschehen ist, wird es auf der anderen Seite ebenso ausgeführt. Bei einem Thier sah ich dies dreimal auf jeder Seite ausüben. Dabei ist es erstaunlich, wie gut die Antenne, die gar nicht mehr in nervösem Zusammenhang mit dem Bein steht, oft schon beim ersten Hinlangen mit dem Bein erfasst wird. Manchmal fasste das Bein allerdings mehrmals hin, ehe es sie zu fassen bekam. Niemals aber setzte das Bein auf die Erde, und machte der Kopf die Bewegung nach oben, ohne dass die Antenne gefasst war. Offenbar wird durch die Operation ein Reiz gesetzt, welcher zum Theil der Reizung der Antenne entspricht. Durch diesen Reiz wird dieser complicirte Abwisch- oder Reinigungsreflex ausgelöst. Zunächst erregt der Reiz die Theile des Unterschlundganglions, welche den Bewegungen des Kopfes vorstehen. Es wird der Kopf nach unten und nach der Seite geneigt. Zugleich wird das erste Bein derselben Seite zum Erheben und nach Vornstrecken und zum Umhergreifen in der Gegend, wo sich die Antenne normaler Weise befindet, angeregt. Das wäre der erste Theil des Processes. Die Berührung der Antenne löst nun, aber nicht von

der Antenne, sondern vom Bein aus, einen Tangoreflex aus, welcher darin besteht, dass das Bein nun unter einer derartigen Regulirung, dass der erfasste feste Körper nicht entwischt, zur Erde gesetzt wird. Die Berührung mit dem Boden löst einen neuen Tangoreflex aus: das Strecken der Beine und Heben des Kopfes. Diese Erscheinung habe ich nur unmittelbar nach der Operation beobachtet und durch keinen Reiz der Antenne auslösen können, woraus mit Sicherheit hervorgeht, dass der auslösende Reiz durch die Operation selbst gesetzt wird.

Die Thiere sitzen gewöhnlich ruhig da, und ohne äusseren Reiz erfolgen selten andere Bewegungen als die oben erwähnten gleich nach der Operation und Bewegungen mit den Palpen des Mundes. Es ist sehr gut möglich, dass man bei der Operation vieler Thiere in diesem Punkt zu anderen Resultaten kommen würde, und ich glaube es sogar, weil die Thiere, die ich in geringer Anzahl von einem Neapolitaner Händler erhielt, nicht sehr lebenskräftig waren. Yersin fand allerdings auch bei seinendes Gehirns beraubten Grillen eine sehr geringe spontane Beweglichkeit. — Der Körper wird mehr vom Boden erhoben als bei normalen Thieren. Dies wird hauptsächlich dadurch hervorgerufen, dass die vier Vorderbeine besonders im Hüftgelenk stärker flectirt sind, die sonst schräg nach oben stehenden Femora also jetzt horizontal gerichtet sind. Diese Erscheinung tritt am stärksten kurze Zeit nach der Operation hervor. Sie mindert sich im Laufe eines Tages auf ein bestehen bleibendes Maass herab. Auf einen symmetrischen Reiz hin, z. B. beim Drücken der Flügel, werden einige langsame Schritte gemacht, welche den Körper gut vorwärts tragen, und deren Reihenfolge mit der beim normalen Gange identisch ist. Die Beine werden hierbei anormal hoch vom Boden erhoben. Auf Reiz des Abdomens oder starke andere Reize erfolgt ein kräftiger, oft hoher Sprung, wobei die Thiere das Gleichgewicht nicht verlieren, sondern gut wieder auf die Erde kommen. Mehrere Sprünge hinter einander auf einen Reiz sah ich nie.

Auf Reiz einer Mundpalpe zuckt das Thier zusammen und macht dann locale Abwehrbewegungen mit dem ersten Fuss derselben Seite. (Bei starkem Reiz erfolgt ein Sprung.) Drückt man einen Fuss, so wird er zunächst zurückgezogen. Drückt man stärker, so fängt das Thier an zu gehen und zwar nach der entgegengesetzten Seite, so dass das Thier also beim Druck auf den linken Vorderfuss schräg nach rechts fortgeht. Dabei werden die Beine der linken Seite erst

dann angezogen, wenn sie ganz ausgestreckt sind, eine Erscheinung, die beim normalen Thier nicht vorkommt.

An einem hingehaltenen Holzstab hält sich das Thier gut fest und, wenn man den Stab horizontal langsam dreht, so geht es entgegengesetzt der Drehung, so dass es also immer seine horizontale Lage beibehält.

Gegen Umdrehen auf dem Rücken setzt es grossen Widerstand entgegen. Legt man es mit Gewalt auf den Rücken, so dreht es sich schnell und geschickt wieder zur Bauchlage um.

Exstirpation der einen Gehirnhälfte (rechts).

Fesselung und Oeffnung wie bei der vorigen Operation. Nach der Freilegung des Gehirns wird mit dem kleinen Messer ein scharfer Schnitt in der gut sichtbaren Mittelfurche des Gehirns bis auf den Oesophagus herabgeführt. Dann hebe ich die abzutragende Hälfte mit einem kleinen Haken hoch und durchtrenne mit dem Messer vorsichtig die Tracheenstämmchen, welche vom Oesophagus heraufziehen und sich am Gehirn verzweigen, bis ich zum lateralsten Punkte des Oesophagus gekommen bin und durchtrenne hier die Schlundcommissur, dann den Opticus und Antennarius und nehme das Gehirnstück heraus. Vor einer Verletzung des Oesophagus muss man sich hüten. Verschluss wie bei der vorigen Operation.

Gleich nach der Operation liegen die Thiere stark nach links geneigt, indem der Körper auf der rechten Seite gehoben ist. Die Sagittalebene des Körpers weicht etwa um 30° von der Senkrechten nach links ab. Es kommt dies dadurch zu Stande, dass die beiden ersten Beine der rechten Seite im Hüftgelenk stärker flectirt sind. Auf diese Weise ist der Körper rechts höher aufgehängt als links. Da die linken Beine sonst normal gehalten werden, liegt der Körper jetzt den Femora der linken Seite fast an. Die Füsse der rechten Seite sind ausserdem mehr seitwärts eingesetzt als normal, das Thier steht also rechts breitbeiniger als links. Das linke Sprungbein wird normal gehalten; das Femur steht fast senkrecht nach oben. Das rechte Sprungbein dagegen ist weit nach hinten ausgestreckt, so dass der sonst spitze Winkel zwischen Femur und Tibia rechtwinklig oder stumpf ist. Diese Neigung gleicht sich bis zu einem gewissen Grade im Laufe der nächsten Tage aus, so dass die Neigung des Körpers nach links schliesslich nur noch etwa 10° beträgt. — Die Thiere sitzen fast nie ruhig, sondern gehen unaufhörlich und zwar nach links im Kreise herum (Durchmesser etwa 12 cm). Bei genauerer Beobachtung findet man nun Folgendes: Wenn einmal ein Stillstand

eingetreten ist, so geht das Gehen immer (wenn kein Reiz erfolgt) von den rechten Beinen aus. Sie greifen aber nicht wie beim normalen Thier nach vorn, sondern nach links vorn aus und verschieben nun beim Strecken den Körper nach links vorn. Dadurch wird der Körper noch mehr nach links herüber geneigt, in Folge dessen greifen die linken Beine reflectorisch ebenfalls nach links herüber, um das Umfallen zu vermeiden. Auf diese Weise wird der Kreisgang eingeleitet, und es ist zu erkennen, dass die Progressivbewegung fast nur von den rechten Beinen besorgt wird, während die linken Beine nur bei jedem Schritt nach links setzen, um das Gleichgewicht zu erhalten, und nur soviel nach vorn, als ihr Aufhängepunkt am Körper durch das Verschieben mit den rechten Beinen gegen die vorherige Lage im Raum verschoben ist. Sie machen also nur Mitbewegungen, die der Tendenz der Progressivbewegung entbehren; dass hierbei der Gangrhythmus ziemlich bewahrt wird, ist nicht verwunderlich, einerseits bei der innigen Verbindung der beiderseitigen Bewegungscentren, welche wir annehmen müssen, andererseits bei dem Reiz, welcher rhythmisch durch die Bewegung der rechten Beine in den Gelenken der linken Beine gesetzt wird. Es kommen denn auch bisweilen Incoordinationen vor, indem manchmal der Schritt eines linken Beines gar nicht erfolgt, oder z. B. das zweite linke Bein nicht gleichzeitig mit dem ersten rechten, sondern später gesetzt wird. Mit der abnehmenden Neigung des Körpers werden auch die Kreise grösser. Die rechten Beine setzen jetzt nicht mehr so stark nach links herüber, sondern mehr vorwärts; in Folge dessen wird auch der Antheil der Bewegung der linken Beine, welcher auf das Setzen nach links fällt, geringer gegen den Theil, welcher auf das Setzen nach vorn verbraucht wird. — Anders ist es, wenn das Thier im gereizten Zustande geht. Es werden zwar durch einen Reiz, z. B. der Flügel, auch die Bewegungen der rechten Beine schneller und energischer, vor Allem ist aber ein Zuwachs an Energie in der Bewegung der linken Beine zu bemerken. Das Thier geht jetzt immer noch im Kreise nach links, aber der Kreis ist gegen den ungereizten Zustand bedeutend grösser geworden.

Man ist nun aber im Stande, durch bestimmt angebrachte Reize Gang in gerader Linie, ja Gang nach der rechten Seite hervorzurufen. Zunächst sei bemerkt, dass man auf photorefactorischem Wege die Neigung des Körpers nach links ganz aufzuheben und dadurch den Gang fast gerade zu

machen im Stande ist. Die linke Seite des Gehirns und damit auch die Verbindung mit dem linken Auge ist bei der Operation erhalten geblieben. Bewegt man nun die Hand oder irgend einen grösseren Gegenstand schnell von der linken Seite auf das Thier zu, während es in dem gewöhnlichen Kreisgang begriffen ist, so richtet sich das Thier momentan mit den linken Beinen auf, so dass der Körper wagrecht zu liegen kommt. Bewegt man den Gegenstand schnell parallel zur Körperaxe vor dem Auge in einer Entfernung von etwa 5 cm hin und her, so bleibt das Thier aufgerichtet und geht beinahe gerade vorwärts. (Auf eine Reizung durch die verursachte Luftströmung kann dieser Reflex nicht zurückgeführt werden, da man recht kräftig das Thier aufblasen muss, um eine ähnliche Reaction hervorzurufen.) Um ganz geraden Gang oder gar Gang nach rechts hervorzurufen, ist dieser Reiz nicht stark genug. Dies lässt sich aber leicht dadurch auslösen, dass man eines der beiden linken Vorderbeine drückt oder wiederholt mit einer leichten Nadel klopft. Das Thier richtet sich dann ebenfalls links auf, die linken Beine fangen an energischer auszugreifen, und je nach Stärke des Reizes tritt gerader Gang oder Gang schräg nach rechts vorwärts mit paralleler Verschiebung der Körperaxe oder sogar Gang im Kreisbogen nach rechts ein. Wenn man aber das rechte erste Bein reizt, so tritt nicht ein stärkerer Kreisgang nach links ein, als das Thier für gewöhnlich ausübt, vielmehr ist eher eine grössere Tendenz zum Geradegehen zu bemerken.

Auch bei Reiz der linken Antenne kann Kreisgang nach rechts eintreten, gewöhnlich tritt allerdings Rückwärtsgang ein. Auch Yersin hat bei Grillen mit einseitiger Verletzung des Gehirns beobachtet, dass die Thiere öfters von dem Kreisgang nach der gesunden Seite abweichen und gerade gehen. Er beschreibt auch die Neigung des Körpers nach links nach Durchschneidung der rechten Schlundcommissur. — Die linke Antenne ist gut reflectorisch. Reizt man sie stark, so tritt Abwehr mit dem ersten linken Bein ein.

Reizt man das Abdomen durch Druck, so tritt immer ein kräftiger Sprung ein, bisweilen auch mehrere. Dabei verliert das Thier leicht das Gleichgewicht und kommt oft beim Herabfallen zunächst auf die rechte oder linke Seite zu liegen, richtet sich dann aber gleich wieder auf, wie es sich auch aus der Rückenlage gut zur Bauchlage umdreht. Die Richtung des Sprunges ist nicht immer

gleich. Bisweilen ist der Sprung gerade, meist aber weicht er bedeutend nach rechts oder links ab.

Ich habe keine Prüfungen über die Kraft, welche die rechten Beine im Vergleich zu den linken auszuüben vermögen, anstellen können, möchte aber mit Bestimmtheit behaupten, dass die rechten Beine an Kraft den linken Beinen nachstehen. Den gewöhnlichen Gang im Kreise nach rechts, der dem widersprechen könnte, führe ich darauf zurück, dass die linken Beine, noch unter der Herrschaft des linken Gehirns stehend, von dort aus gehemmt werden (ein normales Thier zeigt nie einen derartig ruhelosen Gang, der in meinem einen Fall sieben Tage lang ununterbrochen Tag und Nacht dauerte — von der Operation bis zum Tode —, sondern macht oft lange Ruhepausen), während die Hemmung auf der rechten Seite fortgefallen und daher hier ein hemmungsloser Gang eingetreten ist. Ich glaube, dass die genaue Beobachtung dieses Linksganges, deren Beschreibung ich oben gegeben habe, zu dieser Ansicht berechtigt. Bei der Reizung, besonders wenn sie links erfolgt, wird die Hemmung vom Gehirn her aufgehoben, und die linken Beine fangen mit ihrer ganzen Kraft an zu arbeiten und drehen nun den Körper nach rechts. Hieraus geht nun allerdings noch keineswegs hervor, dass die linken Extremitäten stärker sind als die rechten, da ja auch das hirnlose Thier auf Reiz eines linken Beines nach rechts ausbiegt. Sicher scheint mir aber daraus hervorzugehen, dass bei der Reizung eines rechten Beines das Thier nicht stärker nach links ausbiegt, als es schon bei seinem Kreisgange thut, sondern im Gegentheil mehr gerade geht. Der Reiz, der dem rechten Beine applicirt wird, erregt die rechten Beine und die linken; beide Seiten fangen an, stärkere Bewegungen zu machen, da aber das Maximum des natürlichen Ausbiegens nach links bei dem gewöhnlichen Kreisgang überschritten ist, so richten die linken stärkeren Beine, trotzdem sie auch nach links hinstreben, die Gangrichtung nach dem geraden Wege zu aus.

Auch die verschiedene Abweichung, die der Körper von der Geraden beim Sprung macht, dass nämlich der Sprung bald nach links, bald nach rechts abweicht, glaube ich in ähnlicher Weise erklären zu müssen. Die Reflexe scheinen nämlich auf der operirten Seite leichter auflösbar zu sein. In Folge dessen kann einmal beim Reiz des Abdomens der Sprung nach links abweichen. Wenn aber ein anderes Mal das linke kräftigere Sprungbein zur vollen Entfaltung kommt,

weicht der Sprung nach rechts ab. Dafür spricht, dass gerade bei den höchsten und weitesten Sprüngen thatsächlich regelmässig eine Abweichung nach rechts stattfindet.

Wenn man die Thiere in die Luft wirft, so breiten sie gewöhnlich die Flügel aus und fangen damit an zu schwirren, ohne dass dadurch aber ein Erheben des Körpers in höhere Luftschichten zu Stande kommt; der Fall zur Erde wird nur etwas verlangsamt. Ich glaube, dass sich unter einer grösseren Anzahl von operirten Thieren das eine und andere finden würde, bei denen auch noch ein Erheben in die Luft möglich ist.

Ausschaltung des Ober- und Unterschlundganglions.

Ich glaube wohl, dass sich diese Operation in der Weise würde ausführen lassen, dass man die Commissuren zwischen dem Unterschlundganglion und dem ersten Thorakalganglion im Kopftheil freilegte und hier durchschnittete. Diese Operation würde aber doch recht schwierig sein und daher habe ich den einfacheren Weg vorgezogen, nämlich den ganzen Kopf mit der Scheere abzuschneiden und den Austritt von Blut aus dem Hinterthier durch einen auf die Halswunde aufgesetzten Wachspfropf zu verhindern.

Die Thiere vermögen sich in Bauchlage zu erhalten. Dabei liegt der Körper wie bei den gehirnlosen höher als normal über dem Boden und ist oft mehr oder weniger auf die Seite geneigt. Gegen Umdrehen setzen sie einigen Widerstand entgegen. Hat man sie auf den Rücken gelegt, so treten unzweifelhafte Versuche, den Körper wieder in die Bauchlage zu bringen, ein. Meist bleiben diese Versuche aber ohne Erfolg, doch kann es nach längerem Umherrampeln mit den Beinen zur Umdrehung kommen. Es ist also der Umdrehreflex noch vorhanden, aber die Exactheit der dazu nöthigen Bewegungen steht weit hinter der normaler und gehirnloser Thier zurück.

Auf Reiz treten einige ungeschickte Schritte ein, bei denen der Körper hin- und herschwankt. Da es meist nur einige wenige Schritte sind (3—4), so ist mit Sicherheit nicht zu entscheiden, ob der Rhythmus in der Beinsetzung noch normal ist, jedenfalls ist er aber insofern normal, als niemals zwei gegenüberliegende Schreitbeine gleichzeitig vorgesetzt werden. Auf Drücken des Abdomens tritt ein Sprung ein, der niemals die Höhe des normalen Sprunges erreicht. Die Thiere kommen aber meist gut in Bauchlage auf den Boden herab und

fallen nicht beim Herabkommen um, knicken aber öfter mit den Beinen ein, so dass der Körper auf den Boden aufschlägt. Der Sprung ist gerade und weicht nicht nach der Seite ab. Bei starkem Reiz tritt Schwirren mit den Flügeln ein, wodurch das Thier aber nicht vom Boden erhoben wird.

Aehnliche Beobachtungen machte Yersin⁹⁾ an Grillen (*Gryllus campestris*), denen er die beiden Längscommissuren zwischen dem Unterschlundganglion und dem ersten Thorakalganglion durchschnitten hatte. Zu erwähnen ist, dass er die so operirten Thiere Wochen lang am Leben erhielt. Die Thiere vermochten sich, auf den Rücken gelegt, gut umzudrehen. Auf Reiz gingen sie einige Schritte, je nach der Stelle des Reizes gerade oder nach der Seite. Dabei fielen sie bisweilen um. Auf Reiz machten sie auch Fliegeversuche, ohne sich in die Luft erheben zu können. Er beobachtete sogar ein Männchen, das schon eine Spermatophore von sich gegeben hatte, in richtiger Weise die Begattung mit einem in derselben Weise operirten Weibchen vornehmen, nachdem er es auf das Weibchen heraufgesetzt hatte.

Zusammenfassung der wichtigsten Resultate an *Pachytylus* (Heuschrecke).

1. Weder das Gehirn noch das Unterschlundganglion sind zum Zustandekommen des Ganges, des Umdrehreflexes, des Springens und des beiderseits gleichartigen rhythmischen Schwingens mit den Flügeln nothwendig.

2. Die Exactheit der Reflexe nimmt nach Fortnahme des Gehirns nicht oder wenigstens nicht deutlich ab, dagegen wird sie durch Ausschaltung des Unterschlundganglions stark geschädigt.

3. Nach einseitiger Abtragung des Gehirns sind die Thiere noch im Stande, gerade und sogar nach der operirten Seite zu gehen. In der Regel machen sie aber Kreisgang nach der gesunden Seite hin. Dies ist darauf zurückzuführen, dass die Beine der operirten Seite der centralen Hemmung entbehren.

4. Es können geordnete complicirte Reflexe noch in Bezug auf einen Körpertheil ausgeführt werden, der mit den ausführenden Organen in keinem nervösen Zusammenhang mehr steht (Säubern der Antennen nach Fortnahme des Gehirns).

B. Versuche an Bienen. (*Apis mellifica*.)

So weit mir bekannt ist, hat bis jetzt Niemand Versuche am Centralnervensystem der Bienen publicirt. Die Kleinheit der Thiere könnte einen allerdings davon zurückschrecken, da aber diese Thiere ein recht grosses Gehirn haben und sich Material immer in grosser Masse beschaffen lässt, habe ich doch einige Versuche angestellt. Die technischen Schwierigkeiten liegen mehr darin, genügend feine Operationsinstrumente zu beschaffen, als in dem Mangel an feineren Bewegungen der menschlichen Hand, denn es ist erstaunlich, wie feine Bewegungen man noch zu machen im Stande ist, wenn man die Bewegungen nur genügend vergrössert sieht. Die stereoscopische Lupe scheint mir dazu allerdings unbedingt erforderlich zu sein.

Exstirpation des ganzen Gehirns.

Bei der Construction eines Operationstisches für Bienen war das Hauptaugenmerk darauf zu richten, eine Verletzung des Stachels auszuschliessen, denn es ist bekannt, dass Bienen nur wenige Stunden leben, wenn sie ihren Stachel verloren haben. Ich habe meine Operationstische daher folgendermaassen construirt: An einer Glasröhre von etwa 5 cm Länge, deren Lumen den Hinterleib einer Biene bequem aufnehmen kann, ist ein dünner, weicher Messingdraht an einem Ende so befestigt, dass das eine Ende des Drahtes etwa 5 cm über die Oeffnung der Röhre hinausragt. Dieser Rand der Röhre ist ausserdem mit einem Ringe von Modellirwachs umgeben, der an einer Stelle ein kleines, 4 mm breites Polster von Wachs trägt, das 2 mm über den Rand des Rohres hervorragt. Die zu operirende Biene wird mit einer Pincette am Thorax gefasst und mit dem Hinterleib in die Röhre geschoben, die Bauchseite dem Wachspolster zugekehrt. Die Beine liegen dem Rande der Röhre auf, ebenso die Flügel. Darauf wird der Draht über den Kopf gebogen, so dass er in die Halsfurche zu liegen kommt und das freie Ende um den oberen Theil der Röhre gewickelt. Die Biene kann jetzt nicht aus der Röhre heraus, ohne dass der Draht abgewickelt wird, und jeder Versuch, mit dem Stachel zu stechen, gleitet an der glatten Glaswand machtlos ab. Es werden dann die Beine, welche bei der Operation stören würden, mit kleinen Wachsfüsschen an dem Wachsring befestigt, ebenso die Antennen, und der Kopf mit den Kiefern in das Wachspolster gedrückt. Dadurch ist das Thier ganz immobilisirt, ohne beschädigt zu sein. Nur die Flügel können noch schwirren, aber das schadet nichts. — Ich schneide dann mit der Fingerscheere zunächst die Haare am Scheitel des Kopfes möglichst sauber ab und öffne mit demselben Instrument vorsichtig den Chitinpanzer zwischen und hinter den beiden Augen. Mit einem kleinen Haken und einer spitz geschliffenen Pincette wird dann, was an Muskeln und Tracheen die Aussicht behindert, abpräparirt, bis das Gehirn, nach vorne die *Lobi antennarum* und nach den Seiten die beiden *Nervi optici*

mit den Augenganglien freiliegen. Ich durchschneide dann mit dem Messer zuerst die beiden Antennennerven, dann die beiden Optici und, indem ich mit einem Haken die Gehirnmasse hochhebe, trenne ich sie mit dem Messerchen von den Commissuren und dem Oesophagus los. Die Blutung ist meist nicht unbedeutend. Nachdem das vorquellende Blut mit einem spitzen Fliesspapierstreifen abgesogen ist, drücke ich schnell, ehe neues Blut über die Wundränder quillt, ein kleines Modellirwachsplättchen von der Grösse der Wundöffnung, welches vorher zurechtgeschnitten ist und mit einem nassen glatten Metallspatelchen hochgehoben wird, auf die Wunde auf. (Das Spatelchen muss nass sein, weil sonst beim Hochheben des Spatels nach dem Andrücken das Wachsplättchen am Spatel kleben bleibt.) Dann umfahre ich den Rand des Wachsplättchens mit einer heissen Nadel, so dass es auf dem Chitin festschmilzt und entfessele das Thier.

Die so operirten Thiere werden am besten gleich nach der Operation beobachtet. Länger als einen Tag überdauern sie die Operation überhaupt nicht, und schon wenige Stunden nach der Operation nehmen die Ausfallerscheinungen zu, und das Thier ähnelt dann mehr und mehr einem Thier, dem man den Kopf abgeschnitten hat. Augenscheinlich leidet das Unterschlundganglion durch die Operation in Folge der gestörten Circulation und stellt seine Function ein.

Die Antennen sind bewegungslos. Ihre Reizung übt keinen Effect auf das Thier aus, wie zu erwarten ist. Die Mundtheile bewegen sich und sind reflectorisch. Reizt man sie, so wird mit dem ersten Bein derselben Seite, wo gereizt wird, öfter auch mit beiden ersten Beinen local abgewehrt. Die Thiere liegen wenigstens während der ersten Zeit immer auf dem Bauch. Legt man sie auf den Rücken, so drehen sie sich sofort geschickt um.

Die Thiere sind in fortwährender Bewegung. Entweder putzen die Füsse sich gegenseitig, oder das Abdömen, oder sie machen Gehbewegungen. Sie laufen gut, schnell und sicher, ohne umzufallen, oder zu schwanken. Die Reihenfolge in der Beinsetzung ist normal. Bei stärkerem Reiz fangen die Thiere an, mit den Flügeln zu burren, ohne dass dabei aber der Körper in die Luft erhoben wird. Auch spontan sieht man sie hin und wieder burren, indem sie zugleich das Abdömen in die Höhe strecken, wie normale Thiere, wenn sie „heulen“ (Ausdruck der Bienenzüchter für eine Erscheinung, welche man immer beobachten kann, wenn der Bienenstock stark beunruhigt wird. Die Thiere setzen sich aufs Flugbrett, strecken das Abdömen in die Höhe und burren mit den Flügeln. Der dabei entstehende Ton ist tiefer, als das Summen beim Fliegen, die Zahl der Flügel-

schläge also geringer). Bei starkem Reiz wird das Abdomen zur insultirten Stelle hingestreckt und mit dem Stachel gestochen. Nahrungsaufnahme habe ich nicht beobachtet.

Spaltung des Gehirns in zwei symmetrische Hälften.

Oeffnung wie vorher. Freipräpariren des Gehirns bis zum Austritt der Optici. Die beiden Hälften des Gehirns sind deutlich von einander abgesetzt. Ich durchschneide vorsichtig sägend mit steiler Messerhaltung das Gehirn, der Mittelfurche folgend. Es gelingt nicht immer, den Schnitt gerade in der Mitte bis zum Oesophagus herabzuführen. Schon eine geringe Abweichung nach der Seite erzeugt asymmetrische Erscheinungen.

Ist die Operation gut gelungen, d. h. der Schnitt gut in der Mitte geführt, so sind die Bewegungen ganz symmetrisch. Schon geringe Abweichungen nach einer Seite rufen ähnliche Erscheinungen hervor, wie sie nach Durchschneidung einer Schlundcommissur auftreten.

Die Thiere zeigen nicht die grosse Unruhe der gehirnlosen, sondern benehmen sich im Grunde ganz wie normale Thiere. Ich glaube kaum, dass ihnen auch ein guter Imker etwas anmerken würde. Er würde sie höchstens für etwas matt erklären, und ich glaube, dass diese Mattigkeit auf den Blutverlust zurückzuführen ist. Es ist ja bekannt, wie stark die Bienen von äusseren Einflüssen abhängig sind.

Bald sitzen sie still, fangen dann langsam an zu gehen, beschleunigen das Tempo, laufen schnell dahin und klettern an den Wänden des Kastens in die Höhe. Bald setzen sie sich hin, strecken den Hinterleib in die Höhe und heulen. Dies kann auch, wie häufig bei normalen, stillsitzenden Thieren, durch Berühren des Rückens hervorgerufen werden. Dann putzen sie wieder die Flügel und die Augen, kratzen mit den Vorderbeinen das von der Fesselung her an den Antennen sitzen gebliebene Wachs ab, oder versuchen, sich in die Luft zu erheben. Sie richten sich dabei in die Höhe, burren mit den Flügeln und erheben sich auch etwas vom Boden, fallen aber gleich wieder herab, wie normale Bienen, die durch einen Regenguss oder durch einen anstrengenden Flug ermüdet, oder von der Abendkühle draussen überrascht sind. Reizt man eine Antenne oder das Auge, so werden Abwehrbewegungen gemacht und das insultirte Organ gewischt; die Antennen sind gut reflectorisch und „tasten“ auf dem Boden umher. Legt man sie auf den Rücken, so drehen sie sich geschickt mit den Beinen um, oder burren, wie

oft normale Thiere thun, mit den Flügeln, wodurch sie in die Höhe gehoben werden und dabei die Bauchlage wieder gewinnen. Einen im Kasten befindlichen Honigtropfen finden sie selbst auf und saugen ihn gut ein. Eine so operirte Biene nahm in 2 Stunden 3 Tropfen Honig auf. Lässt man sie fallen, so breiten sie sofort die Flügel aus, fangen an zu burren und fliegen dabei etwas vorwärts, erheben sich aber nicht in höhere Luftschichten. Beim Herabkommen auf die Erde prallen sie nicht hart auf, sondern lassen sich behutsam herab.

Als einzigen sicheren Ausfall kann ich Folgendes hinstellen:

Setzt man ein Thier zum Stock zurück, so bekümmert es sich um seine Genossen gar nicht. Die Biene kriecht auf dem Flugbrett umher, strebt aber weder zum Eingange hin, noch geht sie mit Sicherheit, vor den Eingang selbst gesetzt, hinein. (Ein Thier, dem beide Antennen abgeschnitten sind, thut dies sofort.)

Diese Thiere habe ich bis zu $1\frac{1}{2}$ Tagen gut lebendig erhalten. Nach dieser Zeit fangen sie an, den genossenen Honig auszubrechen und gehen dann im Lauf einiger Stunden unter zunehmender Mattigkeit zu Grunde.

Durchschneidung einer Schlundcommissur oder Abtragung der einen Gehirnhälfte (rechts).

Die Oeffnung geschieht genau wie bei der vorigen Operation. Wenn ich die rechte Gehirnhälfte abtragen will, so führe ich einen Längsschnitt durch das Gehirn in der Mittellinie wie beim vorigen Versuch, hebe die abzutragende Hälfte mit einem Häkchen hoch und trenne sie mit dem Messerchen vom Oesophagus ab und durchschneide dann die Commissur und den Opticus. -- Die Durchschneidung der Commissur ist nicht leicht auszuführen, bietet auch keine anderen Erscheinungen als die Abtragung der einen Hälfte. Zunächst muss man sich über ihre Lage auf einer Frontal- und einer Querschnittsserie durch den ganzen Kopf (das Chitin wird in Alkohol erweicht, dem tropfenweise im Verlauf von acht Tagen Salpetersäure bis zu einer 20 %-Lösung in dem Alkohol zugesetzt wird) orientiren, da ihre Lage nur mit Hülfe mehrerer Zeichnungen demonstriert werden kann. Bei der Operation kann der Opticus nicht geschont werden. Er wird durchtrennt, das Opticusganglion herausgenommen und dann unter dem vorspringenden Gehirn ein Schnitt gegen den Oesophagus hin geführt. Wie der zu machen ist, lässt sich schwer beschreiben. Ganz sicher ist dabei nie, dass man nicht auch das Unterschlundganglion verletzt, da es fast bis zum Gehirn heranreicht. Die nachherige Untersuchung auf Querschnitten muss über den Erfolg der Operation belehren.

Die Thiere vermögen sich meist nach dieser Operation gut in Bauchlage zu erhalten, ohne umzufallen. Sie liegen aber nie gerade, sondern immer rechts höher, indem die rechten Beine im Hüftgelenk

stärker flectirt sind. Der Kopf wird meist schief gehalten, doch nicht constant nach derselben Seite; meistens ist er allerdings gegen den Körper so gedreht, dass die rechte Seite höher liegt. Das Abdomen weicht (wie bei *Astacus* und *Squilla*) nach links ab, woraus auf eine Schwächung im Tonus der rechten Körpermuskulatur gefolgert werden kann. Der rechte Flügel ist meist der Mittellinie mehr genähert als der linke. — Die linke Antenne ist beweglich, die rechte gelähmt, wenn die ganze Gehirnhälfte entfernt ist. Nach Durchschneidung der Schlundcommissur muss sie reflectorisch sein. Meist zeigen auch die Mundtheile der rechten Seite eine Schädigung, die aber Folge der Operation sein mag. Auf Reiz der linken Antenne wird mit dem ersten Bein der linken Seite öfter auch mit dem rechten abgewehrt. Nach dem Aufhören des Reizes wird die Antenne meist noch einige Male durch die Klauen gezogen. Aehnlich verhält sich das Thier beim Reiz des linken Auges.

Die Beine putzen sich häufig gegenseitig. Besonders eifrig sind dabei die rechten Beine. Die Thiere richten auch oft, wie normale, das Hintertheil in die Höhe und reiben die beiden Hinterbeine an einander. Wenn die rechten Beine nicht mit Putzen beschäftigt sind, so sind sie in fortwährenden Gehbewegungen begriffen. Dabei werden die linken Beine oft ganz ruhig gehalten und machen nur hin und wieder einen Schritt, wenn sie ihre Lage zum Körper durch die Fortbewegung durch die rechten Beine zu sehr verändert haben. In Folge dessen drehen die Thiere in ganz kleinen Kreisen nach links. Auf Reiz und öfter auch spontan fangen auch die linken Beine an zu gehen, und die rechten beschleunigen ihr Tempo. Der Rhythmus ist dann gegen normal nicht verändert, und die Kreise werden bedeutend grösser. Auf Reiz der linken Beine gelingt es, wie bei Heuschrecken, Ausweichen nach rechts hervorzubringen unter Aufhebung des Kreisganges nach links.

Häufig werden Fliegeversuche gemacht; es kommt aber nur zum Burren mit den Flügeln, ohne Erhebung in die Luft. Dabei fallen die Thiere leicht um.

Ausschaltung des Gehirns und Unterschlundganglions.

Dies geschieht am einfachsten in der Weise, dass man den Thieren den ganzen Kopf abschneidet. Wollte man beide Central-

apparate extirpieren, so müsste man den ganzen Kopf ausräumen, da ein isolirtes Durchschneiden der Commissuren zwischen dem Unterschlundganglion und dem ersten Thorakalganglion nicht gut möglich erscheint.

Die Mehrzahl der Thiere, bei denen diese Operation vorgenommen wird, ist nicht im Stande, sich auf den Beinen zu erhalten. Sie kugeln sich zusammen, putzen die Beine, fassen nach dem Kopf, der nicht mehr an seiner Stelle ist, machen aber keine Anstalten, sich auf die Beine zu bringen oder zu gehen, wenn man sie auf die Beine setzt, sondern fallen gleich wieder um. Dies ist aber nicht nothwendig der Fall; es bleibt bei einzelnen Exemplaren vielmehr von den normalen Erscheinungen erhalten, und dies sind die einzig verwerthbaren.

Die Thiere sind nach Abtragung des Kopfes im Stande, zu gehen. Der Gang zeigt im Rhythmus keine Veränderung gegen normale Thiere, ist aber langsam und ungeschickt. Die Beine sind weit gespreizt und gekrümmt und werden weit nach hinten bei jedem Schritt ausgestreckt, so dass der Körper vorn über liegt. Auf Reiz fangen sie an, mit den Flügeln zu burren, ohne sich dabei in die Luft zu erheben. Legt man sie auf den Rücken, so drehen sie sich mit Hülfe der Beine um. Lässt man sie fallen, so spreizen sie sofort die Flügel. Reizt man sie am Bauch, so umklammern sie den Gegenstand (Bleistift) mit den Beinen, ziehen ihn an sich, krümmen das Abdomen und versuchen hineinzustechen. Auch bei den Thieren, bei denen der Gang und Umdrehreflex nach der Operation erhalten bleibt, nehmen diese Reflexe schnell ab, und dann zeigen sie das Verhalten der anderen, weniger brauchbaren Exemplare (nach $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Stunde). Sie vermögen nicht, sich auf den Beinen zu erhalten, fallen um, versuchen wieder aufzustehen, vermögen es auch noch einige Male und fallen dann gleich wieder um, krümmen dann das Abdomen und fangen an, mit den Beinen zu putzen bis zu dem nach 3—4 Stunden eintretenden Tod.

Versuche über den Sitz des Stechreflexes.

Schneidet man ein Abdomen ab und reizt es an der Bauchseite der ersten Segmente, so krümmt es sich noch total, erreicht mit dem austretenden Stachel lokal den Reizort und es wird Gift ausgetrieben. Danach wird der Stachel zurückgezogen und einige Mal in einem gewissen Rhythmus ausgestreckt und wieder eingezogen,

bis er ganz in seiner Scheide geborgen ist, wie auch bei normalen Thieren, wenn der Stachel nicht beim Stechen verloren gegangen ist, zu beobachten ist. — Wenn nur noch die drei letzten Abdominalsegmente vorhanden sind, wird auch noch auf Reiz derselben, der gar nicht stark zu sein braucht, oder auf Kitzeln der Längscommissuren an der Schnittfläche mit einer Borste der Stachel ausgetrieben und sticht sogar noch in ein vorgehaltenes Tuch hinein unter Giftsecretion. Selbst dann, wenn man das letzte Abdominalsegment, in welchem der Stachel sitzt, einer Biene abschneidet, wird noch auf Reiz des Segments der Stachel vorgetrieben und wieder zurückgezogen.

Es ist also der Reflexmechanismus zum Austreiben des Stachels und zu seiner Zurückziehung (nach dem Stich) in dem letzten Abdominalganglion selbst enthalten.

Ich will an dieser Stelle noch mittheilen, dass eine normale Biene, welche ich in der Pincette hielt, das Abdomen nach vorne krümmte und sich den Stachel in den Kopf trieb. Sie starb nach 10 Minuten unter Krämpfen, indem zuerst die Mundtheile in Zuckungen geriethen und schlaff wurden, dann auch die Thorakalextrimitäten. — Lubbock¹⁹⁾ hat einen Fall beschrieben, dass eine Biene, welche ihn gestochen hatte und dabei den Stachel verlor, noch mehrere Stunden lebte und noch Honig sog. Man kann es sehr viel weiter treiben. Ich habe Bienen das ganze Abdomen abgeschnitten und sie noch über eine Stunde leben sehen, während welcher Zeit sie vom Augenblick der Operation an, wo ich sie zu Honig setzte, unablässig Honig sogen. Ja, ich habe einer Biene, die auf meiner Hand sass und daran sitzenden Honig aufsog, während dieser Beschäftigung plötzlich mit einer Scheere das Abdomen abgeschnitten. Sie richtete sich einen Augenblick hoch, sog dann aber ruhig weiter. Ob man bei derartigen Resultaten von Schmerzgefühlen oder überhaupt von Empfindungen sprechen kann, scheint mir doch zweifelhaft.

Zusammenfassung und Schlussfolgerungen.

1. Das Gehirn der Bienen ist ausser der Endstätte mehrerer Nerven (Antennarius und Opticus), vor Allem ein Organ der Reflexhemmung, und zwar jede Hälfte des Gehirns für die Organe derselben Körperseite. Hat man das Gehirn ganz entfernt, so führen die Extremitäten unaufhörlich und ungehemmt Bewegungen aus. Hat man es nur halb entfernt, so zeigt sich diese hemmungslose Be-

wegung nur auf der operirten Seite. Denselben Effect erreicht man bei Durchschneidung der Schlundcommissur dieser Seite.

2. Nach der Durchschneidung einer Schlundcommissur oder Abtragung einer Hirnhälfte tritt Kreisgang nach der normalen Seite auf. Dieser ist aber lediglich darauf zurückzuführen, dass die Beine der operirten Seite ungehemmt sind, da auf Reiz auch die Beine der nicht operirten Seite sich kräftig zu bewegen anfangen und so den Kreisgang aufheben.

3. Vom Gehirn wird ein Tonus auf die Körpermuskulatur ausgeübt, und zwar von jeder Gehirnhälfte auf die Muskeln der entsprechenden Körperseite.

4. Weder das Gehirn noch das Unterschlundganglion ist der Sitz des Gangrhythmus. Nach Fortnahme beider sind die spontanen Bewegungen nicht aufgehoben.

5. Der Reflex des Stachelvorstossens und Zurückziehens ist im letzten Abdominalganglion localisirt.

C. Versuche an *Hydrophilus piceus*.

(Grosser schwarzer Wasserkäfer.)

Hydrophilus ist durch den Bau seines Körpers mehr auf die Fortbewegung im Wasser als auf das Gehen auf dem Lande angewiesen. Immerhin kriecht er auf dem Lande noch verhältnismässig besser als mancher andere Wasserkäfer.

Ich will zuerst das Schwimmen beschreiben. Beim eigentlichen Schwimmen im freien Wasser — wenn das Thier weder die Wand des Gefässes noch den Boden berührt — werden von den drei Beinpaaren nur die beiden hinteren bewegt. Das erste Beinpaar ist nicht zum Schwimmen angepasst und wird bei dieser Bewegung stets dicht an den Körper angezogen gehalten (Taf. 1 Fig. 1). Die beiden anderen Beinpaare werden — so weit man dies direct beobachten kann — nur im Hüftgelenk activ bewegt. Im Tarsaltheil der Beine findet, je nach dem das Bein nach vorne oder rückwärts geführt wird, eine entgegengesetzte Krümmung statt, diese scheint aber nicht activ bewirkt, sondern durch den Widerstand des Wassers hervorgerufen zu werden. Die Tibia verändert ihre Lage gegen das Femur während der ganzen Excursionen des Beines nicht oder wenigstens nicht wesentlich, sondern ist bei dem zweiten Beinpaar in einem Winkel von etwa 150° , beim dritten von etwa 130° am Femur fixirt (siehe

Fig. 1 Taf. 1). Die beiden Beine eines Paares bewegen sich nun immer gleichartig, aber entgegengesetzt gerichtet, das eine schwingt vor, während das andere nach hinten schwingt, so dass die beiden Femora immer parallel zu einander bleiben. Es ist derselbe Effect, als wenn beide Beine unbeweglich mit einander zu einer Gabel (Schwimmgabel) verbunden wären, und diese Schwimmgabel als ein Ganzes um einen festen Punkt hin und her gewackelt würde, wie die Balancirstange an einer Balancépumpe. Die beiden Schwimmgabeln arbeiten nun wieder gleichzeitig, aber die gleichseitigen Gabelarme bewegen sich dabei in entgegengesetzter Richtung. Es läuft also die Schwimmbewegung in zwei Tacten ab: im ersten schwingt gleichzeitig das zweite linke Bein und das dritte rechte nach hinten und das zweite rechte und dritte linke nach vorne, im zweiten Tact schlägt das zweite linke Bein und das dritte rechte nach vorne, das zweite rechte und das dritte linke nach hinten. (Der erste Tact ist in seinem Anfangsmoment auf Fig. 1 Taf. 1 schattirt dargestellt, der zweite Tact im selben Moment gestrichelt.) Die Propulsion scheint dabei dadurch zu Stande zu kommen, dass 1. der Vorderrand der Beine scharfkantig ist und so beim Nachvorneschwingen des Beines dem Wasser weniger Widerstand entgegensetzt als der Hinterrand, der verbreitert ist und im Tarsaltheil mit Haaren besetzt ist, und 2. die Beine beim Nachhintenschwingen etwas gedreht werden, so dass die Breitseite des Beines stärker gegen das Wasser drückt, und vor Allem die Haare der Tarsen zur Ausbreitung kommen. Zu bemerken ist noch, dass die Excursionen der Beine, je nachdem das Thier langsam oder schnell schwimmt, verschieden gross sind. Bei Abweichung von der geraden Linie (beim Umbiegen) arbeiten die Beine in demselben Rhythmus (es sistirt nie die Bewegung der einen Seite ganz), es machen aber die Beine einer Seite grössere Excursionen unter Aufhebung der dauernd parallelen Stellung der Femora. Stösst das Thier an die Wand des Gefässes oder erreicht es den Boden (normale Thiere schwimmen immer, wenn man sie ins Wasser setzt, zunächst zum Boden herunter), so werden die Vorderbeine vorgestreckt und laufen an der Wand des Gefässes oder am Boden dahin, im Tacte der weiterhin Schwimmbewegungen machenden Hinterbeine laufend. Am Boden suchen normale Thiere dann in dieser Weise halb laufend, halb schwimmend einen Punkt zwischen Steinen, wo sie sich zwischen die Steine einklemmen können.

Ganz ebenso verhält sich die Bewegung der Schwimmbeine beim

Gang auf dem Lande mit dem einzigen Unterschied, dass die Tibia jedes Beines sich während des Schrittes im Tibiofemoralgelenk so beugt und streckt, dass sie sich parallel zu sich selbst verschiebt. Es wird dies durch einen Blick auf die Fig. 2 Taf. 1 sofort klar. Es ist ja selbstverständlich, dass die Beine nicht wie beim Schwimmen Kreisbogen beschreiben können, da sie ja in diesem Fall keinen festen Einsatz nehmen könnten, sondern über den Boden hinstreifen. Als Einsatzpunkt beim Gange dienen die beiden Dornen, welche jedes dieser Beine am distalen Ende der Tibia besitzt. Gegen die Bewegung beim Schwimmen ist noch der eine Unterschied zu bemerken, dass nämlich die Vorderbeine immer mit am Gang beteiligt sind, indem sie sich in den Bewegungsrhythmus der anderen Beine einreihen. Es wird also im ersten Tact das linke erste, das rechte zweite und das linke dritte Bein nach hinten ausgestreckt, während die entsprechenden gekreuzten Beine angezogen und vorgesetzt werden, im zweiten Tact bewegt sich das rechte erste, linke zweite und rechte dritte Bein nach hinten, während das linke erste, rechte zweite und linke dritte vorgesetzt werden. (Der Anfangsmoment des ersten Tactes ist in der Figur schattirt gezeichnet, der Anfangspunkt des zweiten punktirt. Der Angriffspunkt der beiden ersten Beine sind die Klauen.)

Diese Bewegung der Beine eines Paares als bildeten sie eine Gabel aus einem Stück, diese Bewegung beider in genau coordinirt entgegengesetzter Richtung ist — wie sich schon am normalen Thier zeigen lässt — tief in die nervösen Centralapparate eingewurzelt. Berührt man bei einem ruhig mit halb ausgestreckten Hinterbeinen sitzenden Thier das eine Hinterbein, so wird es angezogen, während sich zu gleicher Zeit das gekreuzte Hinterbein entsprechend streckt.

Im Wasser (beim Schwimmen liegt der Kopf immer unter Wasser) sind die Antennen immer eingezogen. Dieses Einziehen ist ein Reflex, der nur von den Antennen selbst ausgelöst werden kann, denn wenn man ein an einen Draht befestigtes Thier, bei dem die Antennen ausgestreckt sind, mit dem ganzen Leib vorsichtig ins Wasser senkt, so werden sie erst eingezogen in dem Augenblick, wo das Wasser die Fühler selbst berührt. Dagegen sind die Palpen immer im Wasser ausgestreckt (Fig. 1 Taf. 1). Auf dem Lande treten dagegen die Antennen immer in Function und werden symmetrisch hin- und herbewegt (Fig. 2 Taf. 1). Sie sind sehr stark reflectorisch. Ein

leichtes Berühren oder Anblasen, eine plötzliche Verdunklung oder Belichtung des Auges genügt, um sie zur Einziehung zu bringen.

Das Umdrehen aus der Rückenlage zur Bauchlage gelingt den Thieren nur schwer. So wie man ein Thier auf den Rücken gelegt hat, suchen die Beine den Boden und ampeln dort umher bis sie einen Anhaltspunkt gefunden haben, hinter dem sie festhalten können. Ist der gefunden, dann geht das Umdrehen leicht von statten, im andern Fall dauert das Umdrehen oft ausserordentlich lange, charakteristisch jedoch ist, dass ein auf dem Rücken gelegtes Thier sofort die Beine nach rückwärts zum Boden bewegt.

Hält man ein Thier an einem Bein fest, so steinmen die anderen Beine gegen die Finger an, und zwar mit den Dornen am Ende der Tibien. Ebenso ist es, wenn man ein Thier von hinten mit einen Fingergriff quer über die Flügeldecken hoch hebt.

Wenn man ein Thier ins Wasser setzt, so tritt fast momentan die Spreizung der vier hinteren Beine zu Schwimmgabeln ein, während das erste Bein angezogen wird, und beginnt zu schwimmen. Auch wenn man ein Thier auf ein Brett setzt, dieses auf die Oberfläche des Wassers legt und langsam herunterdrückt, so tritt in dem Augenblick, wo das Brett so weit gesenkt ist, dass der Körper, der specifisch leichter ist als Wasser, flottirt, die Spreizung und das Schwimmen ein, man mag noch so vorsichtig das Brett untertauchen. Es ist ja hierdurch, dass nämlich die Ausbreitung der Beine erst eintritt, wenn das Thier flottirt, d. h. mit den Füßen die Berührung mit dem festen Boden verliert, schon hinreichend bewiesen, dass der Schwimmreflex nicht durch die Berührung der Beine mit dem Wasser zu Stande kommt, da der Reflex nicht eintritt, wenn nur die Beine im Wasser stehen, aber dies genügte doch nicht, um den Vorgang in seinen auslösenden Ursachen zu erklären. Ich habe darum noch folgende Versuche unternommen: Man könnte sagen, dass der Reflex doch von der Berührung mit dem Wasser ausgelöst wird, aber erst dann, wenn das Wasser eine bestimmte Stelle des Körpers benetzt, z. B. die Linie, welche beim Liegen auf der Wasseroberfläche gerade noch vom Wasser umspült wird. Ich habe nun ein Thier in ein tiefes mit Wasser gefülltes Glas gethan und auf seinen Rücken ein kleines, an einem Faden befestigtes Gewicht gesetzt, so dass gerade der Unterschied im specifischen Gewicht überwunden wurde. Das Thier lief ruhig auf dem Boden umher. So wie ich aber das Gewicht an dem Faden hochzog und das Thier den Contact mit dem

Boden verloren hatte, trat der Schwimmreflex ein. Es ist also sicher ausser der Benetzung des Körpers mit Flüssigkeit auch der Mangel eines Contactes mit festen Gegenständen nothwendig, da, wie ich vorhin erwähnte, die Vorderbeine schon anfangen, Gangbewegungen zu machen, wenn sie nur die Wand des Gefässes berühren.

Ist nun die Benetzung des Körpers mit Wasser überhaupt zur Auslösung des Reflexes nothwendig? Ich drückte mit einer Zange die Enden eines dünnen Drahtes um den vorstehenden Rand der Flügeldecken in der Mitte des Mesothorax, drehte die anderen Enden über der Mitte der Flügeldecken zusammen und bog dann den Draht so, wie es in der Fig. 3 Taf. 1 dargestellt ist. (Das Umlegen einer Draht- oder Fadenschlinge um den ganzen Körper ist nicht zweckmässig, da dies einerseits eine nicht unbedeutende Hemmung hervorbringt, andererseits die Beine bei ihren Bewegungen leicht an die Schlinge anstossen.) Setzt man das Thier auf eine Glasplatte, so dass der absteigende Ast des Drahtes über den Rand steht, dann kriecht das Thier munter umher. Hebt man es jetzt an dem Drahthalter plötzlich in die Luft, so tritt fast regelmässig der Schwimmreflex ein, so wie die Füsse den Boden nicht mehr berühren. Die Benetzung des Körpers mit Wasser ist also zum Zustandekommen dieses Reflexes nicht nothwendig. Stellt man jetzt den Versuch in derselben Weise nur so an, dass das Thier unten, die Glasplatte oben ist (ich verwende eine Glasplatte, weil sich die Thiere daran nicht ankrallen können), so geht das Thier auch jetzt auf der Platte, von unten durch die haltende Hand vor dem Herabfallen bewahrt, umher, hebt man die Platte jetzt hoch, so sinken die Beine nach unten, berühren die Flügeldeckenränder und ampeln nach unten, wie ein Thier, das auf den Rücken gelegt ist und sich umzudrehen versucht. Das erste Beinpaar arbeitet dabei mit. Hin und wieder wird aber diese Thätigkeit unterbrochen, die ersten Beine angezogen und der Schwimmreflex tritt ein. Ist das häufige Ausfallen des Schwimmreflexes nun eine absolute Folge der Rückenlage, oder ist der Grund nur der, dass die Beine beim Hochheben der Platte zurücksinken? Die einzelnen Beine sind zwar schwerer als Wasser, aber der Unterschied im specifischen Gewicht ist doch lange nicht so gross als zwischen Bein und Luft, und die Beine können bei der Rückenlage unter Wasser nicht so leicht sinken. Taucht man nun das Thier mit einer auf die Beine gehaltenen Glasplatte

in Rückenlage unter Wasser und hebt jetzt die Platte hoch, so werden fast immer sofort die ersten Beine angezogen und der Schwimmreflex tritt ein. Es ist also das häufige Eintreten des Umdrehreflexes bei suspendirter Rückenlage in der Luft nur Folge des Zurücksinkens der Beine, und der Schwimmreflex wird allein ausgelöst durch Aufhebung des Contacts mit festen Gegenständen der Aussenwelt.

Die Thiere laufen auf einer glatten Fläche bei gleichmässiger Beleuchtung von allen Seiten gerade aus mit geringen seitlichen Abweichungen. Treffen sie auf einen Gegenstand, so bleiben sie dort entweder liegen oder weichen ihm aus, aber erst dann, wenn die Fühler oder ein Fühler den Gegenstand berührt, und zwar immer nach der Seite, welche durch die Berührung nicht oder weniger gereizt wird. Reizt man ein laufendes Thier durch Berührung eines Fühlers oder Beines, so biegt es nach der anderen Seite aus oder läuft nach dieser Richtung seitwärts, wobei der Gangrhythmus sich ändert, keine Ganggabeln mehr gebildet werden, sondern die Beine beider Seiten ziemlich unabhängig von einander arbeiten, indem die Beine der vorangehenden Seite weit nach der Seite ausholen und ziehen, während die der anderen Seite den Körper schieben.

Ist die Beleuchtung ungleichartig, z. B. im Zimmer am Fenster, so wenden sich die Thiere immer vom Licht ab, einen Kreisbogen beschreibend. Wenn man sie gerade gegen das Licht setzt, so ist es unsicher, nach welcher Seite sie ausbiegen werden, setzt man sie aber etwas schräg gegen das Licht, so geschieht immer die Umdrehung nach der Seite hin, deren Auge weniger durch das Licht getroffen wird. Auch durch plötzliche Platzveränderung der Lichtquelle (Lampe) lässt sich dieser Photoreflex (negativer Phototropismus) gut demonstrieren.

Literatur.

Ausser der Beobachtung von Treviranus³⁾, dass ein Laufkäfer noch gut läuft, nachdem man den Kopf abgeschnitten hat, und den ungenügenden Experimenten von Burmeister⁴⁾ und Steiner¹⁴⁾ existiren, soweit mir bekannt ist, über die Functionen des Centralnervensystems der Käfer nur die ausführlichen Untersuchungen von Faivre¹⁰⁾.

Faivre verschloss nach den Operationen an *Dytiscus* niemals die Wundöffnung. In Folge dessen zeigten seine Thiere schon nach wenigen Stunden in Folge des Eindringens von Wasser, wie er selbst

angibt, Erscheinungen, welche gleich nach der Operation nicht zu beobachten waren, und starben meist schon nach ein bis zwei Tagen.

Nach Fortnahme des ganzen Oberschlundganglions konnten die Thiere noch gehen und schwimmen, waren beim Schwimmen aber geschickter. Sie bewegten sich nur gerade vorwärts, nie seitlich, nie im Kreise.

Nach der Fortnahme der einen Hälfte des Oberschlundganglions lagen die Thiere auf der operirten Seite höher als auf der anderen und gingen im Kreise nach der gesunden Seite. Sie schwammen mit derselben Drehung und waren auf keine Weise zur geraden Fortbewegung oder zur Bewegung nach der operirten Seite zu bringen. Schon nach etwa fünf Stunden fing der Gang an schwach zu werden. Dann gingen sie auch meist gerade oder bald nach der operirten, bald nach der gesunden Seite im Kreise. Bei einigen Thieren beobachtete er, dass sie gleich nach der operirten Seite drehten, er hielt das aber für eine unerklärliche Ausnahme. „Si c'est le lobe droit qui a été enlevé, l'Insecte marche et nage à gauche; si c'est, au contraire, le lobe gauche, il marche et nage à droite.

Cette proposition, assez générale, n'est cependant pas absolue; ainsi quelques Insectes, dès qu'ils ont été opérés, tournent accidentellement du coté lésé, sans qu'on puisse en comprendre le motif, mais ces faits ne sont qu'exceptionnelles.“

Das Gehen der Thiere erfolgte nicht so gut wie das Schwimmen. Er folgert daraus, dass der Schwimmmact weniger abhängig vom Gehirn ist als der Gehact. Durchschnitt er nur eine der beiden Schlundcommissuren, so war dieselbe Kreisbewegung vorhanden wie nach Abtragung der entsprechenden Gehirnhälfte, jedoch weniger ausgesprochen, und es kam häufiger vor, dass die Thiere auch gerade oder im Kreise nach der operirten Seite gingen.

Nach Fortnahme des Unterschlundganglions sah er die Coordination der Bewegungen vollkommen schwinden. Auf dem Lande bewegten sie wohl hin und wieder die Beine einzeln oder zusammen, aber es kam keine Fortbewegung zu Stande, da das Zusammenarbeiten fehlte. Sie waren also nicht gelähmt. Auf Reiz bewegten sie sich gut reflectorisch. Auf den Rücken gelegt wurden die Beine ausgebreitet, aber keine Umdrehversuche unternommen. Im Allgemeinen lagen sie ganz still. Im Wasser war einige Fortbewegung zu bemerken, aber hier zeigte sich, dass auch die Coordination der Schwimmbewegungen fehlte.

Nach Verletzung der einen Hälfte des Unterschlundganglions sah er Rotation in sehr kleinen Kreisen nach der gesunden Seite hin auftreten. Die Thiere waren stark nach der gesunden Seite geneigt. Beim Schwimmen trat dieselbe Rotation auf. Schon nach wenigen Stunden verloren die Thiere die Fähigkeit, sich zu bewegen ganz in Folge der Einwirkung des Wassers. (Die Verletzungen bestanden in Einstechen mit einer Nadel oder einem Schnitt mit einem Messer.)

Zu erwähnen ist noch, dass er nach Fortnahme des Gehirns keinen Unterschied in den Athembewegungen des Abdomens fand, auch wurde beim Untertauchen unter Wasser noch die Luftkammer (unter den Flügeldecken) verschlossen. Nach Fortnahme des Unterschlundganglions sah er den Verschluss nicht mehr eintreten. Nach Fortnahme des Mesothorakalganglions verschwanden die Athembewegungen, kehrten aber bei Reiz wieder, bei Fortnahme des Metathorakalganglions blieben sie auch auf Reiz aus.

Aus seinen Resultaten zieht er den Schluss, dass das Oberschlundganglion der Sitz des Willens und der Direction des Körpers ist (vergleichbar dem Grosshirn der Wirbelthiere), das Unterschlundganglion der Sitz der Coordination der Bewegungen (vergleichbar dem verlängerten Mark). Zur Erklärung der Kreisbewegung nach der gesunden Seite (nach Abtragung der einen Gehirnhälfte und nach Verletzung der einen Hälfte des Unterschlundganglions) stellt er die Theorie auf, dass jede Hirnhälfte die Direction nach der gekreuzten Seite unter sich habe, so dass beim Zusammenarbeiten beider Hälften Geradegang und je nach dem Wollen des Thieres Umbiegen nach rechts oder nach links zu Stande käme, nach Fortnahme einer Hälfte aber die Rotation nach der gekreuzten Seite auftreten müsse. Zwar besteht, wie er aus der Neigung nach der gesunden Seite folgert, eine Schwächung der gekreuzten Extremitäten nach Fortnahme einer Hirnhälfte, aber diese soll nicht, wie das ja zunächst denkbar wäre, die Ursache der Rotation sein. Er nimmt vielmehr an, dass von jeder Gehirnhälfte aus die Extremitäten beider Seiten Directionen erhielten, so dass also nach Fortnahme einer Gehirnhälfte die Beine beider Seiten zum Zustandekommen der Zwangsbewegung nach der gesunden Seite beitragen. Er stützt dies durch folgende Experimente: Bei einer Reihe von Thieren, denen die linke Hirnhälfte fortgenommen war, durchschnitt er die rechte Commissur hinter dem Unterschlundganglion oder zwischen dem Prothorakalganglion und dem Mesothorakalganglion. Danach sollen die Beine der rechten Seite sich am

Gänge nicht mehr betheiligen. Er fand, dass diese Thiere nach rechts im Kreise drehten, indem die allein thätigen linken Beine den Körper nach rechts stiessen. Bei einer anderen Reihe von Thieren nahm er ebenfalls die linke Hirnhälfte fort und durchschnitt die Commissur auf der linken Seite. Es bethätigten sich nun die Beine der linken Seite nicht am Gange, und die thätigen rechten drehten den Körper, indem sie zogen, nach rechts. Wenn dies richtig wäre, so müsste allerdings die Ansicht Faivre's, das Gehirn der Käfer stehe der Direction der Bewegungen vor, als richtig angenommen werden. Wie ich zeigen werde, ist es aber nicht richtig beobachtet. Die Versuche sind in dieser Weise geglückt, weil es die vorher gemachte Theorie so erforderte.

Meine Versuché erstrecken sich nicht auf *Dytiscus*, sondern auf *Hydrophilus*. Eine genügende Anzahl von ersterem Thier konnte ich nicht auftreiben. Kleine Differenzen in den Functionen der Centraltheile mögen ja zwischen beiden Thieren bestehen, ich glaube aber doch bei der nahen Verwandtschaft dieser Thiere berechtigt zu sein, Faivre's Resultate an der Hand meiner eigenen zu kritisiren.

Der Operationstisch. (Taf. 1 Fig. 4.)

Um gute Operationen an *Hydrophilus* zu erzielen, muss das Thier gut gefesselt, vor allen Dingen dem Kopf jede Beweglichkeit genommen sein. Eine zweite Bedingung, um gut an die im Kopftheil gelegenen Centraltheile gelangen zu können, ist, dass der Kopf unter dem vorspringenden Rande des Prothorax hervorgezogen, in jeder Haltung fixirt werden kann. Ich habe mir einen Operationstisch gemacht, welcher diesen Bedingungen entspricht und den ich hier für eventuelle Nacharbeiter beschreiben will:

Ein Brett von 10,5 cm Länge und 7,5 cm Breite ist in der Quere in zwei Theile geschnitten (5,5 und 4,5 cm Länge), welche um eine gemeinsame Achse drehbar wieder aneinander befestigt sind. Zu dem Zweck sind an den Schnittenden auf jeder Seite Metallstreifen angeschraubt (a und b), die einander übergreifen und in der Mitte des überstehenden Theiles durchbohrt sind. Durch diese Löcher sind die abgedrehten Enden eines starken Messingdrahtes (d) gesteckt, welche distal mit einem Gewinde versehen sind. Ueber die Schraubenspindel ist dann noch eine Zwischenscheibe (z) geschoben und eine Schraubenmutter (m) geschraubt. Die beiden Bretter sind auf diese Weise um die Achse a drehbar und können durch Anziehen der beiden Schraubenmutter in jedem Winkel bis zu einem rechten zu einander fixirt werden.

Auf dem kleineren Brett sind am Rande zwei Holzklötze (H_1 und H_2) mit zwei daraufliegenden Messingblechen zusammen aufgeschraubt. Beide Bleche springen nach dem Zwischenraum um 6—7 mm über die Klötze vor und sind

hier in einem stumpfen Winkel nach abwärts umgebogen. Der Vorderrand des vorspringenden Streifens ist auf eine Strecke von 4 mm eingeschnitten und etwas nach oben gebogen (*e*). Das linke Blech hat auf der linken Seite ein Scharnier, an dem ein Messingblech (*b*) befestigt ist, das nach rechts herübergeklappt mit seinem Ausschnitt über die Schraubenspindel einer Wackelschraube passt; wird diese aufgerichtet und die aufsitzende Schraubenmutter angezogen, so wird der Deckel fixirt. bl_1 stellt die verticale Projection des Deckels *bl*, H_1b den Durchschnitt durch den Klotz H_1 dar). Der Deckel ist auf der Innenseite mit einer Gummiplatte (*G*) versehen. Dieser Theil dient zur Fixirung des Körpers. Der Käfer wird so zwischen die beiden Klötze gelegt, dass die hochgebogenen Enden (*e*) hinter den Vorderrand des Mesothorax greifen; dann wird der Deckel herübergeklappt und festgeschraubt. Dadurch wird das Mesothorax und Metathorax vollkommen fixirt.

Auf dem anderen Brett sind drei kleine glattgedrehte Träger (*tr*, tr_1 und tr_2) senkrecht aufgeschraubt. Ueber diese lässt sich ein kleiner Kreuzkopf schieben (die beiden Bohrungen stehen senkrecht auf einander und überschneiden sich) *kr*, in dessen andere Bohrung die Drahtachse einer kleinen Zange (*Zg*) passt. Durch Anziehen der Schraube wird der Träger so auf die Drahtachse gedrückt, dass sie beide fixirt sind. Die Zange kann durch Verschieben des Ringes (*R*) geschlossen werden. Mit der Zange wird die Oberlippe des gefesselten Hydrophilus gefasst, die Achse durch den Kreuzkopf gesteckt, dieser auf einen der Träger geschoben, der Kopf durch einen Zug an der Zange aus dem Prothorax hervorgezogen und durch Anziehen der Schraube fixirt. Vorher hat man den Brettern den Winkel gegeben, welcher zur Ausführung der Operation am günstigsten ist.

Durchschneidung beider Schlundcommissuren.

Zum Verschluss der Wunden, der sehr wesentlich ist, um die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten, dient, wie bei den früheren Versuchen, hauptsächlich Modellirwachs. Da nun bei dem reichlichen Ausfließen von Blut die Ränder sehr schwer trocken zu bekommen sind und das Wachs daher schwer haftet, überziehe ich den Theil des Kopfes, der nachher Wundrand sein wird vor der Eröffnung mit einem heissen in Modellirwachs getauchten Spatelchen mit einer dünnen Wachsschicht, indem ich das Thier mit dem Daumen und Mittelfinger der linken Hand halte und mit dem Zeigefinger den Kopf nach unten drücke, so dass der weichhäutige Halsansatz zum Vorschein kommt. Von dieser Unterlage lässt sich nachher das Blut leicht absaugen, und es haftet die Wachsplatte gut darauf. Zum Oeffnen des harten Chitins bediene ich mich eines Instrumentes, das von den Metallarbeitern unter dem Namen Reisszahn zum Zerschneiden von dicken Blechplatten gebraucht wird, nur in sehr verkleinerter Form. Ein Stahldraht ist am Ende dreikantig gefeilt und aus der einen Kante ein Zahn ausgefeilt, der zum Draht etwa senkrecht steht. Mit diesem Zahn zieht man mehrmals unter horizontaler Haltung des Stieles über das Chitin, wobei der Zahn in das Chitin eine Rinne gräbt. In Fig. 5 Taf. I ist mit dem quadratischen Feld der Theil des Chitins angedeutet, welcher auf diese Weise für die vorliegende Operation herausgearbeitet werden muss. Hat man die vier Kanten des Vierecks tief in das Chitin

eingekratzt (am Hinterrande muss eine Brücke harten Chitins stehen bleiben), dann wird an der Vorderkante an einer Stelle das Chitin ganz durchgekratzt, mit einem Excavator in die Oeffnung gegangen und das ganze Stück durch Hebelwirkung herausgesprengt. Ist das Chitin überall gut angekratzt gewesen, so springt die umgebende Kopfdecke nicht ein. Hierauf wird das Thier auf dem Operations-tisch gefesselt, die beiden Bretter im Winkel von etwa 140° gegen einander gestellt und der Kopf mit der Zange gefasst, vorgezogen und die Zange am mittleren Träger befestigt. Es liegen jetzt zunächst einige Tracheenstämme und Muskelbündel in der Wundöffnung. Sie werden mit einer kleinen gebogenen Scheerenpincette unter der Westien'schen Lupe herausgezupft, bis das Gehirn die Nervi optici und der Oesophagus hinter dem Gehirn ganz frei liegt. Man sieht dann auch die Schlundcommissuren etwas schräg nach hinten gerichtet auf beiden Seiten vom Gehirn an den Seiten des Oesophagus vorbeiziehen zu dem durch den Oesophagus verdeckten, auf der Figur mit dargestellten Unterschlundganglion. (Die daneben befindliche Fig. 5b zeigt das Lageverhältnis von Gehirn, Commissuren, Unterschlundganglion und Oesophagus auf dem Vertikalschnitt.) Ich schiebe dann ein ganz kleines Messer zwischen Gehirn und Oesophagus durch und durchschneide, das Messer nach beiden Seiten führend, die Schlundcommissuren. Darauf wird das überstehende gelbe Blut mit Fließpapierbäuschen abgesogen, in einem günstigen Moment schnell ein passendes Wachsplättchen aufgedrückt und die Ränder mit einem heißen Spatel umfahren, bis die Wachsplatte auf dem vorher angebrachten Wachsrand festgeschmolzen ist.

Die so operirten Thiere leben eine ganze Reihe von Tagen, oft mehr als eine Woche. Die Antennen sind reflectorisch, auch die stärksten Reize, die man an ihnen oder an den Augen ansetzt, haben keine Reaction des Hinterthieres zur Folge. Im Uebrigen ist von dem vom Gehirn aus innervirten Körperabschnitt nichts zu sagen. Die Erscheinungen des Hinterthieres sind ganz dieselben, als wenn man das Gehirn herausgenommen hat:

Die Mundtheile sind gut reflectorisch und bewegen sich spontan. Die Palpen bewegen sich wie sonst; hält man sie fest, so wird mit den Vorderbeinen gut abgewehrt. Der Körper ist über dem Boden erhoben, während er bei normalen Thieren in Ruhelage dem Boden aufliegt und beim Gange darüberhin schleift. Dieses Schweben des Körpers kommt durch eine anormale Haltung der Beine zu Stande. Erstens sind sie, besonders das erste Paar, mehr gespreizt als normal, und dann sind die Oberschenkel, deren Querschnitt sonst etwa mit der Längsachse horizontal liegt, im Hüftgelenk rotirt, so dass die Längsachse des Querschnittes jetzt einen spitzen Winkel mit dem Horizont bildet, wodurch die stärker als sonst flectirten Tibien senkrechter zu stehen kommen. Der Gang, der fast ununterbrochen ausgeführt wird, geschieht unter Bildung von Schreitgabeln und zeigt

denselben Rhythmus, wie ich ihn für normale Thiere beschrieben habe. Unregelmässigkeiten werden bisweilen, besonders gleich nach der Operation beobachtet. Die hinteren beiden Beinpaare arbeiten nicht immer ganz synchron; die Ganggabel des ersten Beinpaares klappt oft etwas nach. Die Aufeinanderfolge der Schritte ist verlangsamt; der Körper schwankt hin und her. Bei jedem Schritt wird der Körper zuerst noch mehr erhoben als in der Ruhelage, und beim Nachhinstrecken der Beine fällt er meist auf den Boden herab, so dass das Thier bei jedem Schritt mit dem Sternum aufschlägt. Dies Aufschlagen ist am stärksten gleich nach der Operation und verschwindet meist ganz. Der Gang ist, wenn kein Hinderniss im Wege steht, immer gerade vorwärts gerichtet. Stösst ein Thier aber (mit den Beinen oder den Palpen) an ein Hinderniss, so weicht es aus. Kitzelt man mit einem Haar ein Bein oder eine Palpe, so weicht das Thier mit Sicherheit nach der anderen Seite aus; kneift man die Mundtheile auf einer Seite, so entsteht ein sehr energischer Gang im Kreise nach der anderen Seite. Die Thiere haben also die Fähigkeit der Direction nicht verloren. — Bei Berührung eines Beines in Ruhelage wird dieses sofort angezogen, während gleichzeitig das gekreuzte sich streckt (Ganggabel).

Hält man ein Thier über die Flügeldecken greifend fest, so stemmen sich die beiden hinteren Beinpaare ganz gut, aber mit weniger Kraft als normal mit den Dornen der Tibien gegen die Finger.

In's Wasser geworfen werden die Beine sofort zu Schwimmgabeln gespreizt, und das Thier schwimmt mit Anziehung des ersten Beinpaares gut von dannen, meist gerade aus, bei Hindernissen ausbiegend. Das Schwimmen erfolgt noch ungehemmter als das Gehen; eine Pause tritt selten ein. Beim Berühren der Wand werden die Vorderbeine ausgestreckt und ampeln an der Wand umher (wie normal). Die Thiere können, wie alle Operirten, nicht untertauchen, da in Folge des Blutverlustes das specifische Gewicht durch Aufnahme von mehr Luft in's Tracheensystem herabgesetzt ist.

Alle Reflexe erfolgen gut. Auf den Rücken gelegt, werden die Beine gleich nach unten gesetzt und machen Umdrehbewegungen. Dabei arbeiten sie aber nicht genügend hebelnd, sondern strecken sich stark nach hinten, so dass das schon halb umgedrehte Thier oft wieder auf den Rücken fällt. Wenn sie einen seitlichen Stützpunkt gewinnen, gelingt das Umdrehen bei den meisten Thieren.

Spaltung des Gehirns in der Mittellinie.

Die Blosslegung wie bei der vorigen Operation. Der Schnitt wird in der gut sichtbaren Mittelfurche bis auf den Oesophagus herabgeführt, der nicht angeschnitten werden darf.

Diese Thiere zeigen (wenn der Schnitt gut in der Mitte geführt ist) auffallend wenig Veränderungen. Sie gehen und schwimmen ganz wie normale Thiere. Der Gang ist nicht schwankend, der Körper nicht gehoben. Sie bewegen sich nicht unausgesetzt wie gehirnlose, sondern sind eher etwas träger als normale. Auch ist der Gang schwerer auszulösen. Wenn sie still sitzen, ducken sie nicht den Kopf wie normale Thiere, sondern halten ihn hoch wie beim Laufen.

Die Antennen spielen und sind gut reflectorisch. Berührt man vorsichtig die eine Antenne (schon leise Erschütterung des Bodens bringt beide zur Einziehung), so wird nur diese eingezogen, nie die gekreuzte auch.

Die auffallendste Erscheinung ist, dass die Thiere nicht mehr negativ heliotropisch sind. Sie lassen sich ebenso unter einer Glasplatte nieder, wie unter einem dunklen Deckel; sie laufen nach der Richtung, in der der Körper gerade eingestellt ist und wenden sich nie vom Licht ab. Trotzdem werden durch die Augen noch Photoreflexe ausgelöst. (Vorausgesetzt, dass sie nicht durch den Wachsverband verdeckt sind.) Beschattet man bei ausgestreckten Antennen das Thier plötzlich (unter Vermeidung eines Luftzuges), so werden immer die Antennen eingezogen. Sie werden, besonders wenn man von der Seite her den Schatten über das Thier laufen lässt, selten gleichzeitig eingezogen, meist im Abstände von $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ Secunde. Ist das Thier im Gehen begriffen, so hört es bei plötzlicher Beschattung oder Belichtung mit Gehen auf (wie normal).

Durchschneidung der rechten Schlundcommissur oder Abtragung der rechten Gehirnhälfte.

Die Eröffnung wie bei der ersten Operation. Um die Commissur gut von hinten her durchschneiden zu können (wollte man es von vorne machen, so müsste man den Antennarius und auch den Opticus durchschneiden, und gerade dies muss vermieden werden), muss der Kopfpanzer bis hart an die Grenze des weichen Halschitins nach hinten fortgenommen werden, so dass nur noch eine ganz kleine feste Chitinspange stehen bleibt. Der Kopf wird auf dem Operationstisch stark nach unten gebeugt gefesselt. Das Gehirn wird freigelegt, bis die Commissur und der Oesophagus zu sehen ist. Das Messerchen

wird vorsichtig unter das Gehirn geschoben und langsam sägend nach rechts geführt, um bei der Durchschneidung der Commissur jede Zerrung zu vermeiden. Bei der Fortnahme einer Hirnhälfte spalte ich das Gehirn zuerst in der Mittelfurche, ganz wenig nach rechts abweichend, durchschneide dann mit der Fingerscheere den Opticus und Antennarius, hebe das Gehirn mit einem Haken hoch und durchschneide die Commissur. Das isolirte Stück wird herausgenommen. So operirte Thiere habe ich bis zu zwei Wochen am Leben gesehen. Bei genügender Pflege würde man sie wohl noch länger lebendig erhalten können.

Die Erscheinungen sind etwas verschieden; ich beschreibe sie daher für beide Operationen gesondert.

Nach der Durchschneidung der rechten Schlundcommissur bleibt die rechte Antenne zunächst eingezogen, während die linke sehr bald hervorkommt. Nach einigen Stunden kommt auch die rechte hervor, wird aber zunächst still gehalten und zeigt gegen links etwas herabgesetzte Erregbarkeit. Am besten prüft man sie durch Anblasen, da alle Berührungsreize zu stark sind. Bei einem Luftzug, auf den die linke Antenne gleich zurückgezogen wird, bleibt die rechte noch unbewegt. Dies ändert sich aber nach 2—3 Tagen. Die rechte Antenne fängt an zu spielen wie die linke, wird aber nie ganz gleichartig mit ihr bewegt, was normaler Weise der Fall ist. Ausserdem steht sie in Ruhelage nicht wie die linke, normale im rechten Winkel nach vorne gebogen, sondern gerade schräg nach vorne gestreckt. Sie zeigt sich jetzt bei Weitem erregbarer als die Antenne der linken Seite. Bei dem geringsten Anblasen, auf das die linke noch gar nicht reagirt, wird sie eingezogen. Bläst man stärker, so dass beide eingezogen werden, dann dauert es länger, bis die rechte Antenne wieder vorgestreckt wird, als die linke. Da sie auch gegen Erschütterung sehr empfindlich ist, lässt sich die Leitung vom Hinterthier zum Vorderthier schwer prüfen. Berührt man leise den Körper, so wird die linke Antenne immer eingezogen, die rechte dagegen bleibt meist ausgestreckt. Es ist daher schwer zu sagen, ob überhaupt eine Leitung zur rechten Gehirnhälfte noch stattfindet, auf jeden Fall ist sie herabgesetzt.

Reizt man die linke Antenne, so wird gut local mit dem linken ersten Bein abgewehrt; das rechte erste theiligt sich dabei gleich oder etwas später. Kneift man die rechte Antenne, so entsteht Unruhe im Hinterthier (die gekreuzte Antenne wird natürlich eingezogen), aber häufig weiter nichts. In anderen Fällen stemmt sich das erste rechte Bein an die Pincette an, aber immer nur das rechte. Man könnte daraus folgern, dass ausser einer diffusen

Reizleitung von der rechten Kopfseite nach dem Bauchmark durch die gekreuzte Schlundcommissur noch eine Leitung mit Localzeichen besteht. Wie sich aber an Thieren mit fehlender rechter Gehirnhälfte zeigt, ist dies unrichtig oder wenigstens im höchsten Grade unwahrscheinlich.

Kneift man nämlich bei einem Thier, dem die rechte Gehirnhälfte fehlt, wo also auch der Antennarius durchschnitten ist, die rechte Antenne, so tritt nie Unruhe ein, aber nicht selten kommt es vor, besonders wenn das Thier auf dem Rücken liegt, dass das erste rechte Bein nach der Pincette greift und abwehrt. Ich glaubte zuerst, dass hier vielleicht eine Doppelnervung der Antenne vorliege, dass Reiz leitende Fasern von der Antenne nicht nur zum Gehirn, sondern auch zum Unterschlundganglion gingen. Es stellte sich aber heraus, dass dasselbe auch eintritt, wenn man gar nicht die Antenne berührt, sondern nur die Pincette neben sie hält. Das auch in Ruhelage beständig heruntappende Bein trifft zufällig auf die Pincette und stemmt nun gegen sie an u. s. w. Es ist eben nur immer das rechte erste Bein, nie das linke, da dieses immer links von der Sagittalebene bleibt; bei der Abwehr betheiligen sich aber immer beide ersten Beine. Wenn man nun die Beine beschäftigt, indem man mit einem Finger auf das Sternum drückt, so kann man die rechte Antenne kneifen, so viel man will, nie findet ein Hingreifen mit dem ersten rechten Bein statt, während bei Reiz der linken Antenne die ersten beiden Beine sogleich vom Finger fort und nach der gereizten Antenne hinfahren. So ist es denn wahrscheinlich, dass auch bei der Reizung der rechten Antenne von Thieren mit rechts durchschnittener Commissur das manch Mal beobachtete Hingreifen mit dem rechten ersten Bein auf Zufall beruht. — Nach beiden Operationen liegen die Thiere rechts immer höher, indem rechts dieselbe Drehung und Steilstellung der Beine erfolgt, wie ich sie bei Thieren ohne Gehirn beschrieben habe, die linken Beine aber normal gehalten werden. Gewöhnlich schwächt sich diese Schief-lagerung nach einigen Tagen merklich ab.

Thiere, denen die rechte Schlundcommissur durchschnitten ist, gehen nun gleich nach der Operation sehr verschieden. Manche drehen stark nach rechts, andere gehen ganz gerade, biegen dann bald links, bald rechts aus, machen auch einmal einen Kreis, aber zeigen keinen andauernden Kreisgang nach der gesunden Seite. Gleich das erste Thier, das ich operirte, verhielt sich so indifferent,

dass ich nach einigen Minuten die Wunde wieder öffnete, um mich zu vergewissern, ob ich wirklich die Commissur durchschnitten hätte, da ich bei diesen kurzleibigen Thieren starke Rotation erwartet hatte.

Bei genauerer Untersuchung stellt sich nun folgendes heraus: Die rechten Beine sind viel schwächer als die linken (es sind nicht, wie Faivre meint, die linken geschwächt), wie man sich leicht dadurch überzeugen kann, dass man ein linkes Bein festhält und nun die beiden anderen dagegen anstemmen lässt und danach ein rechtes; man fühlt sofort, dass das Anstemmen im letzten Fall schwächer ist.

Ueberlässt man ein Thier, das vor 1 Tag oder mehreren operirt ist, sich selber, so bemerkt man, dass es fast nie still liegt, sondern dass die rechten Beine unaufhörlich bewegt werden. Oft sind diese Bewegungen so schwach, dass eine Platzveränderung dadurch nicht hervorgebracht wird (ebenso auch oft im Wasser). Dann sind sie aber wieder oft stärker und drehen nun naturgemäss den Körper nach links herum. Dabei machen die linken Beine hin und wieder eine Mitbewegung, bewegen sich auch oft ganz im Tact mit, aber mit ganz kleinen Excursionen (besonders das dritte Bein). Auf diese Weise entsteht also die typische Kreisbewegung nach der gesunden Seite. Berührt man das Thier schwach (besonders auf der rechten Körperseite), so werden die Bewegungen der Beine etwas reger, aber es findet meist immer noch Kreisgang nach links statt. Wenn man aber das Thier stärker reizt (ganz egal wo, besonders gut gelingt es aber bei Reiz der linken Antenne oder des Abdomens), so hört die Hemmung der linken Beine vom Gehirn aus auf, die linken Beine fangen an, sehr lebhaft zu gehen, auch die rechten werden schneller und arbeiten im Tact mit den linken unter Bildung von Ganggabeln, und das Thier bewegt sich in grossen Kreisen rechts herum; auf einen Reiz hin erfolgen oft 2—3 Kreise, die immer grösser werden. Die rechten Beine lassen allmählich mit dem starken Ausschreiten nach, ihre Kraft wird geringer, das Thier bewegt sich eine Weile gerade vorwärts, die linken Beine schlafen immer mehr ein, und schliesslich bewegt sich das Thier wieder in kleinen Kreisen links herum unter fast ausschliesslicher Betheiligung der rechten Beine. Oefter sieht man sie dann aber auch ganz spontan zu Geradegang oder Gang nach rechts im Kreise übergehen. Stösst ein Thier beim Geradegehen mit der Mitte des Kopfes an ein Hinderniss, so biegt

es fast immer nach rechts aus. Ganz ähnlich ist es beim Schwimmen. Setzt man ein Thier ins Wasser, so schwimmt es manchmal gleich nach rechts in einem grossen Kreisbogen. Gewöhnlich, aber besonders wenn man das auf einem Brett sitzende Thier langsam durch Untertauchen des Brettes ins Wasser bringt, breitet das Thier, so wie es flottirt, die Beine aus und beginnt mit den rechten Beinen zu schwimmen; die linken machen schwache Mitbewegungen (besonders das letzte), so dass der Körper in kleinen Kreisen nach links bewegt wird. Durch Reiz kann man es fast immer für kurze Zeit zu lebhafteren Actionen mit den linken Beinen bringen, wobei dann gute Schwimmgabeln entstehen, der Kreis nach links sich vergrössert, ja Geradeausschwimmen und Kreisbögen nach rechts resultiren. Die linken Beine geben aber im Wasser ihre grössere Activität nach Reizung schneller auf als auf dem Lande, so dass man fast nie einen ganzen Kreis nach rechts erzielt. Das erste Beinpaar wird immer angezogen. Beim Anstossen an die Wand strecken sich die ersten Beine vor. Auch hierbei weicht das Thier nicht selten nach rechts aus. Die Palpen werden im Wasser ausgebreitet und spielen. Sie werden fast immer *unsymmetrisch* gehalten.

Bei Thieren, denen man die ganze rechte Gehirnhälfte herausgenommen hat, tritt zuerst die Rotation nach der linken Seite regelmässiger auf als nach Durchschneidung der rechten Commissur. Ich stimme hierin mit *Faivre* vollkommen überein. Aber schon nach wenigen Stunden kommt es zu einem Ausgleich, so dass sich die Thiere dann nicht mehr von den anderen unterscheiden; sie gehen auf Reiz gerade oder nach rechts im Kreise, die Bewegung der linken Beine schläft dann allmählich ein, und schliesslich dreht das Thier nach links. Aber auch hier kommt es vor, wie *Faivre* richtig angiebt, dass ein Thier schon gleich nach der Operation nach rechts dreht.

Der Umdrehreflex ist erhalten, läuft aber nicht so geschickt ab, wie bei gesunden Thieren. Die linken Beine zeigen sich dabei geschickter als die rechten. Ebenso wird auch die Abwehr besser mit den linken Beinen besorgt, wenn man das Thier mit Daumen und Zeigefinger quer über die Flügeldecken greifend, hoch hebt.

Ausschaltung des Gehirns und Unterschlundganglions.

Man kann dies in der Weise machen, dass man von oben her die beiden Commissuren zwischen dem Unterschlundganglion und dem Prothorakalganglion

freilegt. Es macht dies aber viel Mühe und, da ich mich überzeugt hatte, dass der Effect kein anderer ist, wenn man das Thier decapitirt, habe ich dies einfachere Verfahren vorgezogen. Um die Thiere längere Zeit am Leben zu erhalten, ist es nun aber nothwendig, nicht nur das Verbluten durch einen Verschluss zu verhindern, sondern auch den Austritt von Verdauungssecret aus dem durchschnittenen Oesophagus in die Körperhöhle unmöglich zu machen. Dies wird auf sehr einfache Weise erreicht. Ich schlinge einen dünnen Seidenfaden hinter dem Kopf um den weichhäutigen Hals und ziehe ihn fest zusammen. Dadurch werden die Blutgefäße abgebunden und der Oesophagus gesperrt. Darauf schneide ich den Kopf mit einer Scheere vor der Abschnürungsstelle ab, wobei kein Tropfen Blut austritt, drücke den Halsstummel nach Abschneiden der Fadenenden unter den Rand des Prothorax und bedecke ihn in dieser Höhle mit einem Wachspfropf, um jede Nachblutung zu verhindern.

Der Umdrehreflex erlischt nach dieser Operation nicht. Zwar kommt eine Umdrehung von der Rückenlage zur Bauchlage nie mehr zu Stande, aber die dazu nöthigen Bewegungen werden doch ausgeführt (im Gegensatz zu F*aivre's* Angabe). So wie man das Thier auf den Rücken gelegt hat, werden die Beine dorsalwärts bewegt, auf den Boden gelegt und beginnen dort nach einem Stützpunkt zu suchen. Das letzte Beinpaar erreicht den Boden oft gar nicht, sondern ampelt, nach dem Boden geneigt, in der Luft herum. Haken sie in eine Ritze des Bodens, so hebeln sie den Körper etwas auf die Seite, fallen aber immer wieder zur Rückenlage zurück. Nach einiger Zeit hören die Umdrehbemühungen auf, und die Beine beginnen dann unaufhörlich sich gegenseitig zu putzen und das Abdomen zu scheuern oder sich unter Bildung von Ganggabeln im richtigen Gehrhythmus zu bewegen. Auf irgend einen Reiz hin werden die Beine wieder auf den Boden gesetzt und machen für einige Zeit Umdrehbewegungen. Bei dem gegenseitigen Putzen der beiden hinteren Beinpaare kommt meist die Bildung von Gabeln zu Stande. Das rechte Bein wird vorgestreckt, wenn das linke zurückgeht und umgekehrt in regelmässiger Folge. Dabei wird der Tarsaltheil des einen Beines durch die Dornen der Tibia des anderen Beines gezogen, manchmal aber ohne das scheuernde Bein zu berühren. Auf den Bauch gelegt ist der Körper in den ersten Stunden nach der Operation etwas gehoben. Später liegt er dem Boden auf, bald nach rechts, bald nach links geneigt, gewöhnlich putzen die Beine auch in dieser Stellung unaufhörlich. Reizt man das Thier aber auch nur leise, so werden die Beine, die beim Putzen hoch gehoben waren, sofort auf den Boden gesetzt, und das Thier kriecht nun sehr langsam und ungeschickt und häufig mit unregelmässiger

Beinsetzung, aber oft mit guter Bildung von Ganggabeln vorwärts. Es ist unzweifelhaft, dass die Gangcoordination nicht verloren gegangen, sondern nur gestört ist. Liegt das Thier auf der Seite, so passirt es bisweilen, dass die Beine der hoch liegenden Seite nur hin und wieder den Boden berühren, sonst aber in der Luft die Gangbewegungen mitmachen, während die Beine der anderen Seite fortgesetzt den Boden berühren, wodurch eine Kreisbewegung nach der hoch liegenden Seite resultirt.

Im Wasser werden die Beine gespreizt, so wie die Füße den Boden verlieren, man mag das Brett, auf dem das Thier liegt, noch so langsam senken. Es treten dann unter Bildung guter Schwimmgabeln Schwimmbewegungen ein, welche das Thier aber nur wenig vorwärts bringen. Das erste Beinpaar wird dabei nicht angezogen, sondern ampelt mit im Wasser umher. Nach einiger Zeit hören die Schwimmbewegungen auf, und die Futzarbeit wird wieder aufgenommen. Auf Reiz beginnt wieder das Schwimmen. Hebt man jetzt vorsichtig wieder das Brett unter dem Thier hoch, so nehmen die Beine gleich nach der Berührung mit dem Brett wieder die Gangstellung an.

Es sind hier gleich die Resultate anzuschliessen, welche sich bei

Durchschneidung beider Längscommissuren zwischen dem Prothorakalganglion und Mesothorakalganglion ergeben.

Das Thier wird in Rückenlage auf ein passendes Brett gebunden, und die beiden hinteren Beinpaare gefesselt. Darauf werden die beiden ersten Beine im Hüftgelenk amputirt, und die Wunde mit Wachs verschlossen. Ich schneide nun die Crista sterni dicht an der Spitze mit einer Scheere ein und trage auf beiden Seiten ein kleines Stück vom Brustpanzer ab. Die beiden Commissuren liegen dann deutlich zu Tage und können leicht mit einer Scheere durchschnitten werden. Verschluss mit Wachs.

Bei den meisten so operirten Thieren ist vom Umdrehreflex und Gang nur wenig zu bemerken, bei anderen ist beides erhalten, wenn es auch erst 2—3 Tage nach der Operation wieder erscheint. Nur diese letzteren Thiere sind brauchbar. Die beiden nur noch vorhandenen hinteren Beinpaare werden bei Rückenlagerung nach hinten auf den Boden gesetzt und stemmen in Ritzen ein, ohne aber die Umdrehung bewerkstelligen zu können. Nach kurzer Zeit hören sie damit auf und fangen an, ebenso wie nach der vorigen Operation, zu putzen. Hier kommt es noch häufiger wie da vor, dass das ge-

putzte Bein gar nicht durch die Dornen des anderen gezogen wird, sondern sich nur in der Richtung durch die Luft bewegt. Es erfolgt mit der Gleichmässigkeit einer Maschine. Ein leiser Kitzel der Flügeldecken von unten her genügt, um die Putzbewegungen zu unterbrechen und den Umdrehreflex wieder auszulösen. Dieselbe Wirkung hat die Verschiebung des Körpers auf der Unterlage. Der Umdrehreflex ist also unzweifelhaft ein Tangoreflex, der durch Berührung der Flügeldecken bei gleichzeitigem Inderluftschweben der Beine ausgelöst wird, denn er wird sofort gehemmt, wenn man einen Gegenstand (Glasscheibe) auf die nach oben gerichtete Bauchseite legt. Die Beine legen sich dann gleich an die Glasscheibe an und machen Gehbewegungen. In Bauchlage wird meist geputzt. Reizt man aber ein Bein, so tritt sofort Gang ein — sehr langsam und mit kleinen Schritten —, aber häufig mit guten Ganggabeln. Vorsichtig ins Wasser gebracht, tritt immer beim Verlieren der Berührung mit dem festen Boden der Schwimmreflex (Ausbreitung der Beine) ein. Auch Schwimmbewegungen werden beobachtet mit guter Schwimmgabelbildung, meist aber nur mit dem dritten Beinpaar. Die Schwimmbewegungen gehen bald in Putzbewegungen über.

Der Unterschied in den Erscheinungen nach dieser und der vorigen Operation besteht eigentlich nur darin, dass das erste Beinpaar nicht mitarbeitet. Es ist danach weder das Unterschlundganglion noch das Prothorakalganglion der Sitz des Umdrehreflexes, der Gang- und der Schwimmcoordination, wie Faivre behauptet; diese Reflexe sind vielmehr, wie es den Anschein hat, in jedem Thorakalganglion für das entsprechende Segment localisirt. (Um dies voll zu beweisen, müsste man das zweite und dritte Thorakalganglion von einander isoliren. Die Operation scheint mir aber sehr schwer ausführbar zu sein.)

(Recht gut laufen nach Ausschaltung des Gehirns und Unterschlundganglions (Kopfab schneiden) Laufkäfer, wie Treviranus angegeben, und ich mich selbst überzeugt habe. Auch bei einer Staphylinusart habe ich noch ganz gute Vorwärtsbewegung mit richtiger, aber langsamer Beinsetzung nebst Abschneiden des Kopfes gesehen. Bei diesem Thier zeigte sich, wie bei Hydrophilus, eine deutliche Veränderung in der Beinhaltung und Beinsetzung; die Fülle der erhaltenen complicirten Reflexe setzte mich in Erstaunen. Die Thiere breiten die Flügel aus, schwirren mit denselben, ohne aber den Körper in die Luft erheben zu können, und falten sie wieder

zusammen, wobei das Abdomen sich hochkrümmt und die Flügel unter die Elytren schiebt. Die Beine putzen sich gegenseitig und das Abdomen. Dann werden die Flügel wieder vorgestreckt; der eine kommt nicht glatt heraus, und ein Bein langt nach oben, um ihn auszubreiten, und dann werden auch die Flügel in höchst geschickter und complicirter Weise mit den Beinen geputzt u. s. w.)

**Durchschneidung einer Commissur (der rechten)
zwischen dem Unterschlundganglion und dem Pro-
thorakalganglion.**

Man könnte diese Operation von unten machen, und Faivre hat das gethan. Es ist hier aber nicht möglich, einen geeigneten Wundverschluss anzulegen, daher ziehe ich die schwierigere Operation von oben vor. Wie man aus der Figur 5 Taf. I sieht, liegt der hintere Rand des Unterschlundganglions bereits unter dem Hinterrand des harten Koppanzers. Man kann daher den Hals nicht schonen. Das Thier wird auf den Operationstisch gespannt, die beiden Brettchen etwa im Winkel von 130° zu einander gestellt und der Kopf so weit wie möglich vorgezogen, nachdem vorher ein Chitinstück wie zur Herausnahme des Gehirns fortgenommen ist. Dann wird die Wunde nach hinten auf den Halstheil erweitert wie auf der Figur durch die punctirte Linie angegeben ist. Das Gehirn bleibt unberührt liegen; der Oesophagus wird hinter dem Gehirn von Muskeln und Tracheen bis zum hinteren Wundrand befreit. Um ein Ausfließen von Darmsecret in die Leibeshöhle zu verhindern, wonach das Thier in einigen Stunden sterben würde, muss der Oesophagus, ehe man die nothwendige Resection desselben ausführt, unterbunden werden. Mit einer stark gebogenen Pincette (natürlich unter der Westien'schen Lupe) arbeite ich mich unter dem Oesophagus durch, mich möglichst dicht an den Oesophagus haltend, um nicht die Commissuren zu verletzen, und ziehe mit der Pincette zwei einfache Seidenfäden, wie man sie beim Auffasern von chirurgischer Seide erhält, unter dem Oesophagus durch. Mit einer Pincette die Fadenenden auf jeder Seite haltend, schiebe ich den einen Faden so weit wie möglich (beinahe bis an's Gehirn) nach vorne, den anderen so weit wie möglich nach hinten, mache unter der Lupe mit Hilfe der beiden Pincetten einen chirurgischen Knoten und ziehe ihn so fest es eben geht an. Auf die Weise bekommt man ein abgebundenes Stück des Oesophagus von etwas mehr als 2 mm Länge. Der Oesophagus wird nun an den Fäden mit der einen in der linken Hand gehaltenen Pincette in die Höhe gehoben und mit der Fingerscheere erst vor der hinteren, dann hinter der vorderen Ligatur durchgeschnitten und das isolirte Stück herausgenommen. Die beiden Enden des Oesophagus ziehen sich nach der Durchschneidung etwas zurück. Die beiden grossen zu beiden Seiten des Oesophagus verlaufenden Tracheen sind zu schonen. In dem entstandenen Zwischenraum sieht man die Commissuren noch nicht gleich. Es ist noch vorher etwas Bindegewebe (?) abzuzupfen. Mit dem kleinen Messerchen werden dann die beiden gut sichtbaren Commissuren von einander getrennt und

das Messer nach rechts führend, die rechte durchschnitten. Der Verschluss ist etwas schwierig. Die Kopfwunde ist vorher mit Wachs umrandet worden, ebenso der Vorderrand des Prothorax. Ich lege nun nach Abtupfen des Blutes ein Stück Gummicordon über die Kopfwunde und den Vordertheil des Prothorax und drücke es mit einem warm gemachten Spatel an die unwachsten Ränder an. Das Wachs schmilzt und hält die Gummimembran fest. Die Ränder werden dann beschnitten und der Kopf entfesselt, wobei darauf zu achten ist, dass sich der den Hals überspannende Membrantheil nach innen legt. Er wird dann durch den angezogenen Kopf so fest der Wunde aufgedrückt, dass kein Blut mehr austritt und, wenn man jetzt das Thier noch in Wasser taucht, so klebt die Membran auf dem dünnhäutigen Hals durch Gerinnung des Blutes an. Das Thier kann den Kopf frei bewegen, ohne dass eine Nachblutung beobachtet wäre. Nur darf man die Thiere nicht lange im Wasser lassen, da der Gummi dadurch spröde wird und dann allerdings abgeht. So kann man die Thiere gut 4—5 Tage am Leben erhalten.

Beide Antennen sind gut reflectorisch und spielen. Eine Unsymmetrie in ihrer Haltung ist nicht zu constatiren. Die Mundtheile sind reflectorisch. Kneift man die linke Antenne auch nur leise, so entsteht eine allgemeine Bewegung der Extremitäten beider Seiten, und das erste linke Bein, gewöhnlich auch das erste rechte, wehren energisch und local ab. Ebenso ist es bei Reizung der linken Palpe oder der linken Hälfte der Unterlippe. Reizt man dieselben Organe rechts, so findet (erst bei ziemlich kräftigem Kneifen) eine allgemeine Bewegung in den Extremitäten statt, das erste rechte Bein greift auch öfter nach vorn, aber eine locale Abwehr findet nicht statt. Es werden also auch bei diesem Thier durch eine Längscommissur zwischen den Mundganglien und dem ersten Schreitbeinganglion die Reize, welche auf derselben Seite des Vorderthiers applicirt werden, ungeschwächt und mit Localzeichen auf beide Seiten des Hinterthiers übertragen; Reize, welche auf der anderen Seite am Vorderthier angesetzt werden, werden aber nur abgeschwächt und ohne Localzeichen auf das Hinterthier durch die Commissur übergeleitet.

Durch das Gefühl überzeugt man sich leicht davon, dass die Beine der rechten Seite viel schwächer sind als die der linken Seite. Die Excursionen der linken Beine sind etwa normal, die der rechten bedeutend geringer, aber doch etwas grösser, als nach Ausführung derselben Operation auf beiden Seiten. Die Bewegungen der linken Beine lassen an Präcision kaum etwas zu wünschen übrig, die der rechten sind ungeschickt und verfehlen nicht selten ihr Ziel. Davon kann man sich leicht überzeugen, wenn man nach einander ein Bein der rechten Seite und der linken Seite festhält, oder wenn man das Thier, über die Flügeldecken greifend, hochhebt. Die linken

Beine stemmen sich gut und local gegen den Finger an, die rechten verfehlen aber bei den ersten Versuchen meist das Ziel und stemmen gegen die Luft an, indem sie meistens zu sehr nach hinten gestreckt werden.

Der Umdrehreflex ist auf beiden Seiten vorhanden; aber die linken Beine legen sich präciser auf den Boden (das letzte rechte erreicht oft den Boden gar nicht) und machen grössere und energischere Bewegungen, um den Körper zur Bauchlage zurück zu drehen. Meistens kommt das Umdrehen nicht zu Stande, da einmal die rechten Beine die Anstrengungen bald aufgeben und an zu putzen fangen und dann auch nicht genügend mit den linken Beinen zusammen arbeiten.

Eine bestimmte Neigung, wie nach Durchschneidung einer Schlundcommissur, ist nicht zu beobachten. Die Thiere liegen meist horizontal oder bald etwas nach rechts oder links geneigt. Diese Erscheinungen treten gleich nach der Operation deutlich hervor. Um sich ein Bild davon zu machen, wie weit der Gang und das Schwimmen nach dieser Operation erhalten ist, wartet man am besten bis zum zweiten oder dritten Tage nach der Operation.

Wie ich vorher beschrieben, fällt nach Durchschneidung beider Commissuren zwischen Unterschlund- und Prothorakalganglion der Gang nicht fort; er ist geschwächt, wird aber sowohl auf Reiz als auch spontan noch ausgeführt. So sind denn auch nach dieser Operation die Thiere noch im Stande, mit den rechten Beinen Gehbewegungen zu machen, und zwar werden sie unausgesetzt ausgeführt, wenn nicht die Beine dieser Seite mit Putzen beschäftigt sind. (Bei diesen Putzbewegungen, die ganz maschinenmässig ausgeführt werden, betheiligen sich eben nur die rechten Beine, die linken werden still gehalten und fangen nur zu putzen an, wenn man sie gereizt oder etwas an ein Bein geschmiert hat. Es zeigt das, dass den rechten Beinen eine Hemmung fehlt, die links vorhanden ist, dass sie ohne einen adäquaten Reiz Bewegungen ausführen, die beim normalen Thier zum Zustandekommen einer bestimmten Auslösung bedürfen.) An diesen Gangbewegungen, welche langsam, aber im Tact und mit sehr geringen Excursionen stattfinden, betheiligen sich die linken Beine fast gar nicht. In Folge dessen dreht sich das Thier in sehr kleinen Kreisen nach links herum. Die linken Beine machen nur hin und wieder eine Mitbewegung entweder nach vorwärts oder nach rückwärts, wohl in Folge des Reizes, welcher

durch ihre Verlagerung in Bezug auf den Körper gesetzt wird. Bei einem schwachen Reiz des Hinterthiers (rechts oder links) wird die Bewegung der rechten Beine etwas lebhafter, ohne dass die Bewegungen der linken Beine zunehmen müssten. Setzt man aber einen etwas stärkeren Reiz an, gleichgültig wo (einen Reiz, der genügen würde, um ein normales, stillsitzendes Thier zum Gange zu veranlassen), so beginnen die linken Beine lebhaft auszuschreiten, auch die rechten werden schneller, und nun dreht sich das Thier in grossem Kreise nach rechts herum in Folge der grösseren und kräftigeren Bewegungen der linken Beine. Dieses Verhalten ist dem der Thiere mit rechts durchschnittener Schlundcommissur sehr ähnlich, ist aber darin verschieden, dass es mit viel grösserer Sicherheit eintritt, und dass die Kreise nach links und besonders nach rechts in diesem Fall kleiner sind. Im Beginn des schnelleren Ganges ist die Correlation zwischen rechts und links ziemlich schlecht (so auch gleich nach der Operation), nach einigen Schritten stellt sie sich aber meist so weit her, dass Ganggabeln gebildet werden und der Rhythmus des normalen Ganges gut zu erkennen ist. Allmählich wird die Energie der linken Beine geringer, sie werden nicht mehr ad maximum angestrengt, der Gang wird gerade, und schliesslich, indem zunächst einige Schritte auf der linken Seite ausbleiben, und sie dann ganz zu gehen aufhören, tritt der alte Kreisgang nach links wieder ein. Ein neuer Reiz ruft denselben Erscheinungscyklus hervor. Es ist besonders hervorzuheben, dass der Kreisgang nach rechts auch auftritt, wenn man die rechte Körperseite reizt, wobei bei normalen Thieren immer links Ausbiegen erfolgt; es zeigt sich daran deutlich, dass der Rechtsgang eben nur in Folge der Prävalenz der linken Musculatur zu Stande kommt.

Ganz ebenso ist es im Wasser. Auf beiden Seiten werden bei der Aufhebung der Berührung mit einer festen Unterlage die Beine ausgebreitet, und ein recht gut coordinirtes Schwimmen kommt zu Stande; zunächst in grösseren Kreisen nach rechts, dann Schwächerwerden der linken Bewegungen, Geradeschwimmen, und schliesslich kleine Kreise nach links mit fast ausschliesslicher Betheiligung der rechten Beine. Die Bildung von Schwimmgabeln tritt dabei immer ein, da aber die rechten Beine anormal kleine Excursionen machen, verschieben sich die Femora nicht parallel zu einander. (Siehe Fig. 6, Taf. I. Die dunkelschattirten ausgezeichneten Beine bedeuten den Moment, in welchem das linke Bein nach vorn und das rechte nach

hinten schwingen wird, die hellshattirten, punktirten Beine den entgegengesetzten Moment. Punktirt und unshattirt sind auf der rechten Seite die entsprechenden Stellungen in gesundem Zustande eingezeichnet.) Das linke erste Bein ist besonders beim schnellen Schwimmen (nach rechts) immer angezogen, das rechte dagegen macht, übereinstimmend mit den kopflosen Thieren, die Schwimmbewegungen mit.

Wie geht ein Thier, dem die eine Gehirnhälfte herausgenommen ist, mit den Beinen jeder Seite?

Faivre hat dies in der Weise zu lösen gesucht, dass er nach Herausnahme der einen Gehirnhälfte eine Commissur zwischen den Mund und Thorakalganglien durchschnitt. Ich habe vorhin gezeigt, dass nach Ausschaltung des Unterschlundganglions und auch des ersten Beinganglions der Gang nicht verloren geht, es ist deshalb nicht möglich, zur Entscheidung dieser Frage die Beine der einen Seite vom Gang auf die Weise auszuschliessen, wie Faivre es gethan oder versucht hat. Der einzige Weg, den ich sehe, die Beine einer Seite am Gehen zu verhindern, ist ihre Amputation. Zunächst aber muss man sich davon überzeugen, wie ein normales Thier geht, dem man die Beine einer Seite amputirt hat. Das hat Faivre augenscheinlich unterlassen.

Hat man einem normalen Thier die Beine einer (sagen wir der linken Seite) abgeschnitten, so führt es zwei verschiedene Gangarten aus. Entweder streckt er die rechten Beine nach einander nach rechts aus und zieht den Körper an, so dass er sich also ziemlich parallel seiner Axe nach rechts fortzieht oder er setzt die Beine etwa wie ein normales Thier vorwärts (nach dem Rhythmus des gewöhnlichen Ganges) und bewegt dadurch den Körper in Kreisen nach links herum, wie leicht einzusehen. Dazwischen kommen Uebergänge vor, so dass sich das Thier also nach rechts seitwärts verschiebt mit gleichzeitiger Drehung nach links. Reizt man den Körper rechts, z. B. die Antenne, so entstehen immer kleine Kreise nach links, reizt man links, so resultirt meist der reine Rechtsgang, aber nicht im Kreise. Zum Kreisen nach rechts ist die Mitwirkung der linken Beine nöthig. (Da der Körper links keine Stütze nach Fortnahme der Beine hat und daher nach links herüber liegt, befestige ich in der Höhe des zweiten Beinpaars mit Wachs einen kleinen Korkfuss, durch den die horizontale

Lage garantirt wird.) Bei einem Thier, dem die linke Gehirnhälfte fortgenommen ist, braucht man die Fortnahme der rechten Beine eigentlich gar nicht erst vorzunehmen, da es, wie oben erwähnt, oft genug vorkommt, dass nur die linken Beine Gangbewegungen machen und dass dann eine Drehung nach rechts erfolgt. Amputirt man die rechten Beine, so erhält man dasselbe Resultat, aber die Beine schieben nicht nach der rechten Seite, wie Faivre angiebt, sondern schreiten vorwärts und vielleicht etwas nach rechts, wodurch naturgemäss die Kreise nach rechts resultiren müssen.

Amputirt man jetzt bei einem Thier, dem ebenfalls die linke Hirnhälfte fortgenommen ist, die linken Beine, so ist das Resultat von dem vorigen Thier durchaus verschieden. Es ist nicht im Stande, wie es nach Faivre sein müsste, nach rechts im Kreise zu gehen, es verhält sich vielmehr fast wie ein normales Thier mit links amputirten Beinen. Es geht, entweder die Beine nach rechts vorstreckend und den Körper anziehend, mit paralleler Körperverschiebung nach rechts oder es schreitet vorwärts und dreht dabei nach links. Gewöhnlich geht es aber gemischt: mit geringer Axenverschiebung nach rechts und Drehung des Körpers nach links; der reine Rechtsgang ist — das mag erwähnt werden — schwerer auszulösen als bei normalen, links amputirten Thieren. Diesen reinen Rechtsgang scheint Faivre aus dem Erscheinungscomplex herausgerissen zu haben, wenn er sagt: „Ces Dytisques se dirigent encore à droite, mais il ne peuvent plus se servir de leurs pattes gauches. Ils s'accrochent donc avec leurs pattes droites pour attirer leur corps du côté du lobe cérébral resté sain.“ Er drückt sich also sehr vorsichtig aus und sagt von einer Drehung nach rechts nichts, aber diese wäre nothwendig, um seine Theorie vom Sitz der Direction im Gehirn zu stützen, denn, wie erwähnt, verhalten sich normale Thiere nach derselben Operation nicht anders.

Schlussfolgerungen.

Ich habe gezeigt, dass ein Thier, dem das ganze Gehirn herausgenommen ist, der Direction nicht beraubt ist, dass es durchaus nicht immer geradeaus geht, sondern durch Reize zum Ausbiegen nach rechts und nach links gebracht werden kann, und beim Anstossen an Hindernisse ebenfalls ausweicht. Hiermit fällt eigentlich schon die Faivre'sche Theorie, dass das Gehirn das Organ der Direction sei. Auch die von ihm selbst gemachte Beobachtung, dass

alle Thiere mit halbem Gehirn nach einigen Stunden bald rechts, bald links kreisen und, dass bei einigen Exemplaren das Kreisen nach der operirten Seite gleich nach der Operation auftritt, spricht dagegen.

Ueber die erste Thatsache geht er mit der Erklärung fort, dass sie durch eine Ueberanstrengung der gesunden Gehirnhälfte zu Stande komme, die zweite sieht er als eine unerklärliche Ausnahme an und berücksichtigt sie nicht. Dass schon Yersin⁹⁾ vor ihm bei Grillen gefunden hat, dass man nach Durchschneidung einer Schlundcommissur Gang nach der operirten Seite durch Reize hervorrufen kann, zieht er nicht in Betracht, aber gerade durch dies Experiment, welches, wie ich gezeigt habe, bei *Hydrophilus* und wohl auch bei *Dytiscus* immer gleicht, wird seiner Theorie der Boden entzogen. Schliesslich das Cardinalexperiment, dass die Thiere auch nach Immobilisirung der Beine der operirten Seite noch nach der gesunden Seite drehen, ist, wie ich im Vorstehenden erwiesen zu haben glaube, falsch. (Was Faivre's Annahme, dass im Gehirn der „Willen“ localisirt sei, anbetrifft, so brauche ich darauf wohl nicht einzugehen, da die Frage nach dem „Willen“ überhaupt kein Gegenstand der exacten Forschung ist.)

Auch die andere Aufstellung Faivre's, dass das Unterschlundganglion der Sitz der Bewegungskorrelationen ist, erweist sich ohne Weiteres als falsch, da nach Fortnahme dieses Organs noch ein richtiger Gang und richtiges Schwimmen zu Stande kommt.

Ich glaube aus den angeführten Versuchen folgende Schlüsse ziehen zu dürfen:

1) Das Gehirn der Käfer ist ausser der Endstätte mehrerer peripherer Nerven ein Hemmungscentrum. Nach Fortnahme des Gehirns führen die Thiere unausgesetzt Bewegungen aus, welche beim normalen Thier unter den gleichen Bedingungen ausbleiben. Eben dadurch, dass es reflexhemmend wirkt, giebt es dem Verhalten der Thiere das Zweckmässige. Ausserdem übt es aber unzweifelhaft auch einen directen Einfluss auf den Bewegungsapparat aus, indem von ihm aus die Muskulatur in einem Tonus erhalten wird. (Nach Ausschaltung des Gehirns zeigen die Beine eine Herabsetzung der Kraft und anormale Stellung, hervorgerufen durch ungleichmässige Anspannung der Flectoren und Rotatoren [?].)

2) Jede Gehirnhälfte übt den Tonus und die Hemmung ganz oder vorwiegend auf dieselbe Körperseite aus. (Fortwährende Thätigkeit der Extremitäten der operirten Seite nach Fortnahme einer Gehirnhälfte oder Durchschneidung der entsprechenden Schlund-

commissur; Kraftlosigkeit und anormale Stellung dieser Extremitäten gegenüber denen der gesunden Seite und dadurch veranlasste Hochlagerung auf der operirten Seite; Eintreten activerer Bewegungen der Beine der operirten Seite bei subnormalem Reiz, bei einem Reiz, welcher noch keine Reaction bei einem normalen Thier und bei der gesunden Thierhälfte auslöst.)

3) Der Kreisgang nach der gesunden Seite wird hervorgebracht durch die hemmungslosen Gangbewegungen der Beine der operirten Seite.

4) Die Thiere sind im Stande, auch nach der operirten Seite zu kreisen und gerade zu gehen. Ersteres tritt ein, wenn die Hemmung der gesunden Seite durch das Gehirn aufgehoben wird, wobei sich die grössere Kraft dieser Seite zeigt (da auch dann Kreisgang nach der operirten Seite eintritt, wenn man auf dieser Seite reizt, wobei bei gleicher Kraft Ausbiegen nach der gesunden Seite erfolgen müsste), letzteres bei ebenfalls aufgehobener Hemmung, aber nicht maximaler Anstrengung der Beine der gesunden Seite.

5) Ein Theil der Opticusfasern oder zum photoreceptorischen Apparat gehöriger Commissurelemente erfährt im Gehirn eine Kreuzung, während andere ungekreuzt verlaufen. (Ausbleiben des negativen Phototropismus nach Längsspaltung des Gehirns bei Erhaltung anderer Photoreflexe [Antennenreflex und Hemmung des eingeleiteten Ganges durch Belichtung oder Beschattung].)

6) Durch eine Längscommissur zwischen Gehirn und Unterschlundganglion oder zwischen diesem und dem Prothorakalganglion wird nur dann ein Reiz mit Localzeichen von vorne nach hinten fortgeleitet, wenn der Reiz auf derselben Kopfhälfte angebracht wird, auf der die Commissur liegt. (Locale Abwehr bei Reiz der linken Kopfhälfte nach Durchschneidung einer dieser Längscommissuren auf der rechten Seite.)

7) Durch die Quercommissuren des Gehirns und Unterschlundganglions kann ein Reiz ohne Localzeichen des Reizortes auf die Längscommissur der anderen Seite und von dort nach hinten übertragen werden. (Unruhe der Beine bei Reiz der operirten Seite nach denselben Operationen wie unter 6.)

8) Die Correlation der Gang- und Schwimmbewegungen, d. h. die Bildung der Gang- und Schwimmgabeln und die Beziehungen in der Bewegung dieser Gabeln zweier Segmente zu einander, ist in den Thorakalganglien selbst gelegen, ebenso ist der Umdrehreflex dort localisirt und zwar für jedes Segment in dem entsprechenden Ganglion.

9) Dem Unterschlundganglion ist insofern ein Einfluss auf die Correlation der Bewegungen zuzuschreiben, als nach seiner Ausschaltung

- a) die Präcision und Amplitude der Bewegungen verringert wird,
- b) Unregelmässigkeiten häufiger vorkommen und
- c) das Anziehen des ersten Beinpaares beim Schwimmen nicht mehr erfolgt.

10) Der Einfluss jeder Hälfte des Unterschlundganglions erstreckt sich hauptsächlich auf die Extremitäten derselben Seite.

11) Das Prothorakalganglion ist in Bezug auf das Meso- und Metathorakalganglion kein übergeordnetes, sondern ein gleichgeordnetes Centralorgan.

Vergleichende Zusammenfassung.

(Ich berücksichtige in dieser Zusammenstellung zum Theil auch die Resultate, welche ich bei Carcinus Maenas erzielt und bereits in einer eigenen Abhandlung im „Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte Bd. L Heft 3“ publicirt habe.)

1) Das Gehirn (Oberschlundganglion der Arthropoden) ist in erster Linie als ein **reflexhemmendes Organ** anzusehen, von welchem ausserdem ein **Tonus** auf die Muskulatur des ganzen Körpers ausgeübt wird. (Daneben ist es natürlich Centralorgan für die vom Gehirn aus innervirten Körpertheile.) Es ist aber nicht Sitz der Bewegungscoordinationen und der Spontanität (Burmeister, Lemoine u. s. w.), der Direction (Faivre) oder eines allgemeinen Bewegungscentrums (Steiner). Meine Versuchsobjekte erstrecken sich auf die im System an den entferntesten Stellen stehenden Arten, Arten, bei denen in Bezug auf Gliederung und Körperproportionen die grössten Unterschiede herrschen. Bei allen diesen zeigte sich nach Durchschneidung der Schlundcommissuren (resp. nach Abtragung des Gehirns, wonach natürlich die vom Gehirn innervirten Organe nicht mehr in Betracht kommen) niemals eine Lähmung in irgend einem beweglichen Organ. Auch keiner der complicirteren Reflexe, welche am normalen Thier zu beobachten sind (mit Ausnahme von denjenigen, welche nur bei einem Zusammenhange von Gehirn und Bauchmark zu denken sind), bleibt nach Isolirung des Gehirns aus. (Compensationsbewegungen der Augen, Gang, Schwim-

men, Flug, Umdrehen, Nahrungsaufnahme, Copulation, Putzen u. s. w.). [Bei Carcinus fällt allerdings die Möglichkeit des Vorwärtsganges ganz fort. Dies ist aber eine ganz specielle Sache, welche ich im zweiten Theil meiner Carcinusarbeit noch genauer beleuchten werde.] Alle Bewegungen werden nur insofern geändert, als der Tonus der Muskeln ein anderer ist als bei normalen Thieren. Ich glaube, dass allein hierauf die grösseren oder kleineren Anormalitäten, welche sich beim Gang, Schwimmen und Fliegen zeigen, und die ich ausführlich geschildert habe, zurückzuführen sind. Die Hauptsache aber scheint mir, dass eben noch alle Reflexe auslösbar sind.

Der veränderte Tonus, der sich nach Ausschaltung des Gehirns zeigt, beruht einmal in einer allgemeinen Herabsetzung der Muskelkraft, von der man sich bei Carcinus, Astacus, Squilla und Dytiscus leicht durch das Gefühl, besonders bei einseitig commissurlosen Thieren, überzeugen kann, und die ich bei Carcinus direct dynamometrisch festgestellt habe, dann aber auch in einem Ueberwiegen bestimmter Muskelgruppen, meistens der Flectoren über die Extensoren. Dieses documentirt sich in der Haltung der Extremitäten, welche nach der Operation dauernd stärker flectirt sind als normal, besonders im Hüftgelenk, so dass der Körper der Thiere höher liegt als sonst und bei einseitiger Durchschneidung der Schlundcommissur oder einseitiger Abtragung des Gehirns schief liegt (Carcinus, Astacus, Pachytylus, Apis, Dytiscus). Die Herabsetzung des Muskeltonus ist aber vielleicht am deutlichsten bei den Thieren zu sehen, bei denen die Segmente frei gegen einander beweglich sind. Hier ist immer, wenn die Operation einseitig ausgeführt ist, eine Krümmung des Körpers nach der gesunden Seite zu constatiren. (Astacus, Squilla, Apis.)

Aus dieser und der Thatsache, dass sich immer nur die Extremitäten der operirten Seite nach Durchschneidung einer Schlundcommissur anormal gehalten zeigen, geht hervor, dass jede Hälfte des Gehirns nur oder vorzugsweise einen Tonus auf die gleichseitige Körperhälfte ausübt.

Einige Schwierigkeiten bereitet die Thatsache, dass sich auch Tonusänderungen an den Organen zeigen, welche vom Gehirn aus innervirt werden. (So zeigt sich z. B. eine Aenderung in der Haltung der Augen bei Carcinus, Astacus und Squilla, der ersten Antennen bei Carcinus, der zweiten bei Astacus und Squilla und der Antennen bei Hydrophilus. Besonders deutlich

zeigt sich diese Veränderung durch die Unsymmetrie nach Durchschneidung einer Schlundcommissur und erstreckt sich hier vorzugsweise auf die Organe der gleichseitigen Gehirnhälfte, nur bei Carcinus ist auch eine anderssinnige Stellungsänderung des gekreuzten Auges zu constatiren.) Soll man nun hieraus schliessen, dass, wie das Gehirn auf die caudalwärts gelegenen Theile, auch das Bauchmark auf die nach vorne gelegenen Theile einen Tonus ausübt? Es könnten hier höchstens die Unterschlundganglien in Betracht kommen, da nach Durchschneidung der Commissuren hinter diesen eine Tonusänderung der Kopforgane nicht mehr statthat, und überhaupt Veränderungen des Vordertieres nach querer Durchschneidung der Bauchmarkskette nirgends constatirt werden konnten.

Es ist behauptet worden, dass Arthropoden nach Ausschaltung des Gehirns aufhörten, spontane Bewegungen zu machen. Wenn man unter spontanen Bewegungen nur versteht, dass ein äusserer Reiz für den Eintritt der Bewegung oder für den Uebergang von einer Bewegungsform zu einer anderen nicht ersichtlich ist, so fehlt die Spontanität bei keinem der gewählten Versuchsobjecte nach Ausschaltung des Gehirns. Am wenigsten deutlich lässt sie sich bei Heuschrecken (*Pachytylus*) nachweisen. Am klarsten tritt sie wohl bei *Astacus* entgegen, wo das ruhig daliegende Thier plötzlich anfängt, ohne Platzveränderung Gehbewegungen zu machen, dann mit diesen aufhört und zu putzen beginnt u. s. f.

Zu der Behauptung, dass das Gehirn der Arthropoden ein reflexhemmendes Organ ist, veranlassen mich folgende Thatsachen:

I. Es ist bei fast allen Versuchsobjecten zu constatiren, dass die Reflexe des hirnlosen Thieres schon bei Reizen eintreten, auf die ein normales Thier noch nicht reagirt.

II. Die operirten Thiere sind in fast fortwährender Bewegung und machen nur ganz selten eine Pause, während dieselben Thiere normaler Weise oft lange Zeit sich ganz ruhig verhalten und nur dann Bewegungen ausführen, wenn eine Veranlassung dazu vorhanden ist. So arbeiten bei *Astacus* und *Carcinus* fast ununterbrochen die Fresswerkzeuge auch dann, wenn kein Futter in der Nähe ist; auch ohne dass ein Reiz angebracht ist oder die Gliedmaassen beschmutzt sind, putzen sich die hirnlosen Carcini, Astaci, Squillae, Apes und Dytisci stundenlang oder machen, selbst wenn sie auf dem Rücken liegen, kraftlose Gangbewegungen. Das einzige Thier, bei dem dies nicht deutlich war, ist die Heuschrecke *Pachy-*

tylus. Durch die Hemmungslosigkeit der Bewegungen, verliert das Verhalten der Thiere das Zweckmässige.

Die Hemmung, welche von jeder Gehirnhälfte ausgeübt wird, erstreckt sich **nur auf die gleichseitige Körperhälfte**, da immer nur auf der Körperseite, auf der man die Schlundcommissur durchschnitten oder die Gehirnhälfte herausgenommen hat, die fortwährenden Bewegungen der Extremitäten auftreten. Dieser Zuwachs an Bewegung auf der operirten Seite ist bei allen zu meinen Versuchen herangezogenen Thieren sehr deutlich und auch bei Pachytylus in sehr ausgesprochenem Maasse vorhanden, wo die Extirpation des ganzen Gehirns kein deutliches Resultat ergab. Wie ich an der Hand der einzelnen Versuchsthiere bewiesen zu haben glaube, ist der Kreisgang nach der gesunden Seite, welcher bei manchen Thieren immer (Pachytylus, Apis), bei anderen nur manchmal (Astacus, Squilla, Dytiscus) nach Ausschaltung einer Gehirnhälfte auftritt, lediglich auf die Ungehemmtheit der operirten Körperseite zurückzuführen. Es ist keine Zwangsbewegung wie Faivre und Steiner annehmen, beruht nicht auf einem im Gehirn gelegenen Directionscentrum (Faivre) oder allgemeinen Bewegungscentrum (Steiner), da nach Aufhebung der Hemmung der gesunden Seite durch angebrachte Reize aber auch spontan bei allen Versuchsthiereu gerader Gang und Kreisgang nach der operirten Seite eintritt. Die einzige Ausnahme bilden die Brachyuren (Carcinus), indem hier wirklich der Kreisgang nach links oder rechts mit Achsendrehung nach der gesunden Seite eine Zwangsbewegung ist. Dies beruht darauf, dass auf der operirten Seite der Seitwärtsgang unmöglich wird, und an seine Stelle Vorwärtsgang tritt, während die Beine der gesunden Seite fortfahren seitwärts zu gehen.

2) Bei den Thieren mit negativem Phototropismus liess sich feststellen, dass diese Eigenschaft nach Längsspaltung des Gehirns fortfällt (Carcinus, Astacus, Hydrophilus), während andere Photoreflexe erhalten bleiben (Carcinus, Hydrophilus). Bei Carcinus konnte derselbe Effect durch Herausnahme der Globuli¹⁾ hervorgerufen werden. (Ich werde im zweiten Theil meiner Carcinusarbeit näher auf diesen Punkt an der Hand der anatomischen Daten eingehen.)

3) Die Mundganglien (Unterschlundganglion) sind bei keinem (der untersuchten) Arthropoden Sitz aller Bewegungscorrelationen. Bei Astacus und Carcinus

spielen sie die grösste Rolle; hier fällt nach ihrer Ausschaltung der Gang, die Möglichkeit, den Körper auf den Beinen zu erhalten, und der Umdrehreflex ganz fort. Es tritt aber keine Lähmung in irgend einem Gliede des Hinterhirns ein und andere complicirte Reflexe, wie der Fütterreflex (*Astacus*), der Putzreflex und Abwehrreflex (*Astacus* und *Carcinus*) bleiben erhalten. Geringer ist der Effect der Ausschaltung der Mundganglien bei *Squilla*, *Pachytylus* (Heuschrecke), *Apis* und *Hydrophilus*. Bei *Squilla* bleibt der Gang erhalten, der Umdrehreflex scheint aber zu verschwinden. Bei den drei anderen ist der Gang und der Umdrehreflex, bei *Pachytylus* und *Apis* auch der Fliegereflex, bei *Hydrophilus* der Schwimmreflex und bei *Pachytylus* der Sprungreflex, also so zu sagen alles, was das Hinterthier auszuführen im Stande ist, erhalten, nur zeigt sich hier überall eine gewisse Ungeschicklichkeit und Kraftlosigkeit bei den erwähnten Thätigkeiten.

4) Die Selbständigkeit der einzelnen Thorakalganglien, welche caudal von den Mundganglien gelegen sind, scheint bei verschiedenen Thieren nicht gleich gross zu sein. Genauer untersucht wurden auf diesen Punkt nur *Astacus* und *Hydrophilus*. Bei *Hydrophilus* sind die drei Thorakalganglien gleichgeordnete Centralorgane, und in jedem sind, soweit sich dies feststellen liess, alle Qualitäten für das betreffende Segment enthalten (Putzreflex, Umdrehreflex, Schwimmen und Gang). Bei *Astacus* dagegen zeigt sich, wenn man die Bauchstrangkette hinter dem ersten Beinganglion durchschneidet, eine weitere Einbusse an Qualitäten als nach Durchschneidung hinter den Mundganglien. Es fallen nicht nur, wie dort, die Gangbewegungen fort, sondern auch die Fütterbewegungen. Alle übrigen Bewegungen, vor allen die Grundbewegungen: Beugung und Streckung, dann aber auch der Abwehrreflex und Putzreflex sind in jedem Ganglion für das betreffende Segment localisirt.

5) Die Durchschneidung der Quercommissuren zwischen den beiden Hälften eines oder mehrerer Ganglien bringt keine Lähmungserscheinungen hervor (Längsspaltung des Gehirns bei *Carcinus*, *Astacus*, *Apis*, *Dytiscus*, Spaltung von Thorakalganglien bei *Carcinus* und *Astacus*). Es folgt daraus, dass die motorischen Elemente für jede Körperhälfte in den gleichseitigen

Hälften der Ganglien liegen, oder wenigstens, dass die motorische Leitung keines Muskels eine totale Kreuzung in den Ganglien erfährt.

6) Die Einflüsse, welche das Gehirn oder irgend ein weiter vorn gelegener Abschnitt des Centralnervensystems auf die weiter nach hinten gelegenen Theile ausübt, werden durch das ganze Bauchmark einseitig fortgeleitet. Es findet also keine Kreuzung statt. (Wo man auch eine Längscommissur durchschneidet, immer treten die Symptome am Hinterthier nur einseitig auf. *Astacus*, *Hydrophilus*.)

7) Ein Reiz wird vom Gehirn auf das Bauchmark mit Localzeichen, d. h. so, dass eine localgerichtete Reaction erfolgt, nur durch die Schlundcommissur der Reizseite fortgeleitet. (Locale Abwehr bei Reiz der linken Kopfhälfte nach rechts durchschnittener Schlundcommissur, Ausbleiben der localen Abwehr bei Reiz der rechten Kopfhälfte bei *Carcinus*, *Astacus*, *Squilla*, *Hydrophilus*.)

8) Die queren Commissuren des Gehirns sind im Stande, Reize ohne Localzeichen auf die Längscommissur der anderen Seite und so zum Bauchmark fortzuleiten. Der Reiz muss hierzu aber gross sein. (*Carcinus*, *Astacus*, *Squilla*, *Apis*, *Hydrophilus*.)

9) Aus den Versuchen an *Astacus*, deren Resultate sehr wohl verallgemeinert werden können, da sie zum Theil durch die Versuche an *Carcinus* und *Hydrophilus* bestätigt werden, geht über die Reizleitung in den Commissuren Folgendes hervor (vergleiche die Zusammenfassung von *Astacus*):

a) Ein Reiz mit Localzeichen wird durch das ganze Bauchmark rein einseitig fortgeleitet, d. h. nur durch die Längscommissuren der Seite, auf der der Reiz angesetzt wird.

b) Die Quercommissuren eines jeden Ganglions sind der einzige Weg, auf dem ein Reiz (mit Abgabe eines Localzeichens) von der Reizseite auf die andere übertragen werden kann.

10) Bei zwei Thieren (*Astacus* und *Pachytylus*) wurde ein geordneter, complicirter Reflex (Fütterreflex und Antennenputzreflex) in Bezug auf ein Organ beobachtet, welches in keiner nervösen Verbindung mehr mit den die Bewegung ausführenden Apparaten stand. Es zeigt dies einmal, wie fest die Reflexe im Centralorgan einge-

wurzelt sind, und andererseits, dass zum Zustandekommen eines wohlgeordneten Reflexes die Regulirung von dem Organ aus, auf welches der Reflex gerichtet ist, nicht absolut nöthig ist.

L i t e r a t u r.

- 1) B̄ethe, Archiv f. mikrosk. Anat. u. Entwicklg. Bd. 50 H. 3.
- 2) v. Humboldt, Versuche über die gereizte Muskel- und Nervenfasern. Posen, Berlin 1797.
- 3) Treviranus, Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens Bremen 1832.
- 4) Burmeister, Handbuch der Entomologie. Berlin 1832.
- 5) Newport, Philosophical transactions of the royal society of London 1834.
- 6) Valentin, De functionibus nervorum cerebralium et nervi sympathici. Bern 1839.
- 7) Longet, Physiologie. 3. Aufl. 1869.
- 8) Vulpian, Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. Paris 1866.
- 9) Yersin, Bibliothèque universelle de Genève T. 34. 1857.
— Bulletin de la soc. Vaudoise d. scienc. natur. T. 5. Lausanne 1856
(S. 119 u. 284).
- 10) Faivre, Ann. d. scienc. natur. 1856. T. 5.
— Ann. d. scienc. natur. IV Série zool. T. 8. 1857.
— Comptes rendus T. 51. 1860.
- 11) Lemoine, Ann. d. scienc. natur. 1868.
- 12) Young, Comptes rendus. 1879.
- 13) Ward, Journal of Physiol. 1879.
- 14) Steiner, Sitz-Ber. d. Berliner Akad. d. Wiss. 1890.
- 15) Loeb, Pflüger's Archiv Bd. 56.
- 16) List, Morphologisches Jahrbuch Bd. 22. 1895.
- 17) Clark, Centralblatt f. Physiol. 1894.
— Journal of Physiol. Vol. 19. 1896.
- 18) Steiner, Comptes Rendus T. 104. 1887.
- 19) Lubbock, Ameisen, Bienen und Wespen. Internationale wissenschaftl. Biblioth. Bd. 57. 1883.

Figurenerklärung.

Tafel 1.

Alle Figuren beziehen sich auf *Hydrophilus piceus* (Wasserkäfer).

- Fig. 1. Darstellung der Bewegungen der Beine beim Schwimmen. (Ventralansicht.
Etwas über natürliche Grösse).
- Fig. 2. Darstellung der Bewegungen der Beine beim Gang. (Ventralansicht.
Etwas über natürliche Grösse.)

Fig. 3. Querschnitt durch das Mesothorakalsegment, an welchem ein Drahtalter zur Prüfung des Schwimmreflex angebracht ist.

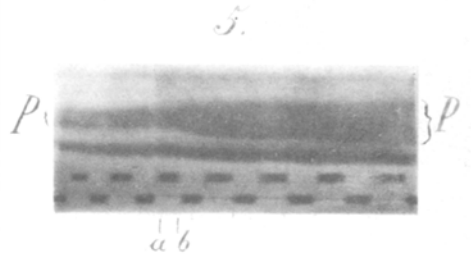
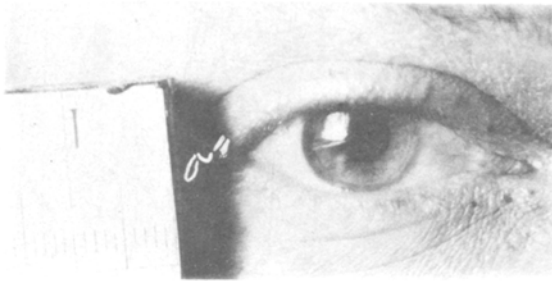
Fig. 4. Operationstisch.

Fig. 5. Geöffneter Kopf von *Hydrophilus* von oben gesehen. (Vergrößert.)

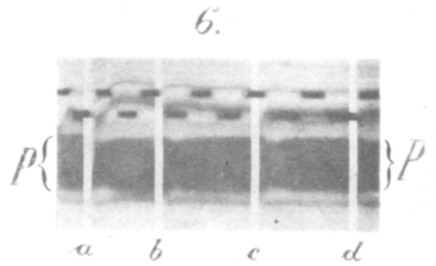
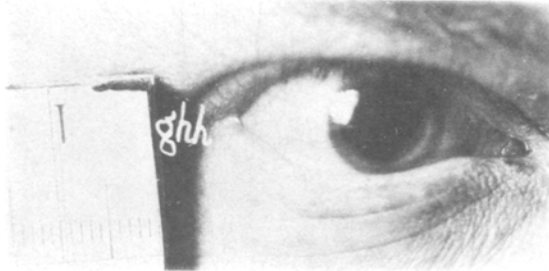
Fig. 5b. Querschnitt durch Ober- und Unterschlundganglion zur Demonstration der Lage der Schlundcommissuren.

Fig. 6. Stellungen des letzten Beinpaares beim Schwimmen nach Durchschneidung der rechten Commissur zwischen Mundganglien und erstem Beinganglion.

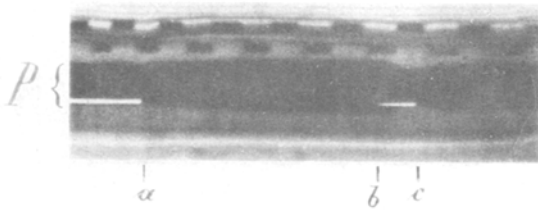
1.



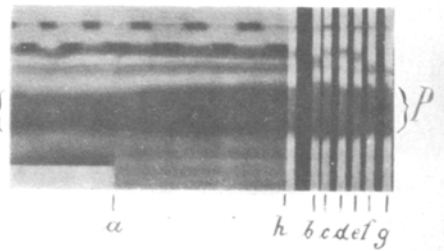
2.



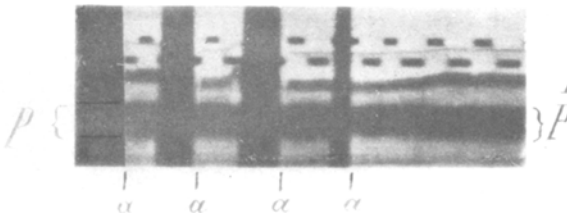
3.



7.



4.



6, 8.

