

(Aus der zoologischen Station der Niederländ. zoolog. Gesellschaft Den Helder.)  
(Einige Versuche am Flusskrebs wurden im physiologischen Institut  
der Universität Jena ausgeführt.)

## Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren.

Von

**Hermann Jordan**-Tübingen.

(Mit 1 Textfigur.)

### Inhaltsübersicht.

	Seite
Einführung . . . . .	318
Einleitung.	
Anatomie des Nervensystems der Crustaceen . . . . .	323
Die eigentlichen Lokomotionsorgane (hauptsächlich der Brachyuren) . . . . .	326
Der Gang der Crustaceen . . . . .	329
Experimenteller Teil.	
I. Die Funktionen des Zentralnervensystems bei den Crustaceen, festgestellt durch die elementaren Operationen . . . . .	331
Operationsmethode . . . . .	331
A. Entfernung des Cerebralganglions oder Durchschneidung beider Schlundconnective . . . . .	333
B. Durchtrennung eines einzigen Schlundconnectivs . . . . .	336
a) Der Flusskrebs . . . . .	337
b) <i>Carcinus maenas</i> (und <i>Cancer pagurus</i> ) . . . . .	338
C. Versuche am Bauchmark . . . . .	340
II. Die Innervation der Extremitäten bei Crustaceen . . . . .	341
III. Lassen sich am Nervensystem von <i>Cancer pagurus</i> Eigenschaften nachweisen, die wir als für „Reflexarme“ charakteristisch betrachten? . . . . .	348
A. Der Tonus . . . . .	348
B. Wird die Erregbarkeit des Krabbenmuskels auf Grund derjenigen Gesetze reguliert, die wir bei den „Reflexarmen“ kennen lernten? . . . . .	355
IV. Versuche, die Aufschluss über die Art geben, wie das Cerebralganglion von <i>Cancer pagurus</i> das ihm unterstellte Nervenmuskelsystem zu beeinflussen imstande ist . . . . .	358
E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 131. <span style="float: right;">22</span>	

	Seite
A. Hirnreizung . . . . .	358
B. Interferenz zwischen cerebraler und peripherer Reizung . . . . .	361
C. Die Kreisbewegungen . . . . .	365
D. Reizungsversuche an Tieren mit total entferntem Gehirn. . . . .	372
Allgemeiner Teil.	
I. Einige Worte über den „Tonus“ . . . . .	373
II. Zusammenfassung und Diskussion unserer Ergebnisse, soweit sie sich auf die Funktionen des Cerebralganglions beziehen . . . . .	378
A. Zusammenfassung . . . . .	378
B. Diskussion . . . . .	380
Diskussion der Resultate. . . . .	380
Ökonomie der Erscheinungen . . . . .	382
Hinweis auf analoges Verhalten bei Wirbeltieren . . . . .	383
Äussere Ursachen der cerebralen Wirkung . . . . .	383
Hirnmechanik der Crustaceen, verglichen mit der Hirnmechanik bei Reflexarmen . . . . .	385

Das Problem, welches meine Untersuchungen der Zentrenfunktion bei verschiedenartigen Tiergruppen beherrscht, lässt sich wie folgt unschreiben: Das Bewegungssystem der Tiere besteht aus den untergeordneten Zentren, die ihrerseits durch Nerven unmittelbar mit den meist diffusen Sinnesorganen und den (lokomotorischen) Muskeln in Verbindung stehen. Von diesem System unterster Ordnung lässt sich in der Regel nachweisen, dass es an sich und ohne Zutun eines höheren Zentrums, neben einfachen Reflexen, die Ortsbewegung der Hauptsache nach zu leisten imstande ist. Ja, es gibt Tiere, die ihrer ganzen Einrichtung nach nicht höher stehen als solch ein System unterster Ordnung; ich erinnere an die Aktinien<sup>1)</sup>.

Derartige Systeme nun werden bei allen einigermaassen höher organisierten Tieren durch zentrale Nervenknotten beherrscht. Bei den Schnecken ist der Hautmuskelschlauch solch ein System unterster Ordnung; seine Nervenetze spielen die Rolle eines primitiven, untergeordneten Zentrums. Zu diesem Systeme kommen, mit der Aufgabe, seine Leistungen zu regulieren, die Ganglien, welche die vergleichende Anatomie recht eigentlich „Zentralnervensystem“ nennt: für unsere Betrachtung Cerebral- und Pedalganglien.

1) H. Jordan, Über reflexarme Tiere. II. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 8 S. 222—266. 1898.

Dass ganz allgemein derartige Oberzentren eine Regulation ausüben müssen, ist klar. Sie stehen in unmittelbarer Verbindung mit den Hauptsinnesorganen und empfangen deren Reize, auf Grund deren die Bewegungen des Tieres doch beeinflusst werden müssen. Das Geschehen im Gehirn selbst werden wir nicht berücksichtigen, sondern wollen versuchen zu ergründen, wie die Mechanik beschaffen sei, durch die das Produkt des „Geschehens im Gehirn“, also der „Impuls“, das System unterster Ordnung zu beeinflussen vermag.

Wollten wir dies Ganze vermenschlicht ausdrücken, so müssten wir sagen: Dasjenige Agens, das wir subjektiv als Willen erkennen, vermag den Ablauf der Reflexe entscheidend zu beeinflussen (Willenshandlung); wie ist die physiologische Mechanik beschaffen, durch welche der Impuls dies tut? Die „psychischen“, richtiger, und wie schon gesagt, die im Gehirn sich abspielenden Erscheinungen gehen uns hierbei gar nichts an.

In einer Reihe von Arbeiten<sup>1)</sup> habe ich mich bemüht, dies Problem für eine Gruppe von Tieren zu lösen, für die ich den Namen „Reflexarme“ vorschlug. Hier handelt es sich (in aller Kürze zusammengefasst) um folgendes: Das System unterster Ordnung, Hautmuskelschlauch mit Nervenetz, ist nur einer geringen Anzahl von Leistungen fähig. Diese sind vornehmlich:

1. Der Tonus, d. i. Dauerverkürzung und deren an den wechselnden Innendruck des Tieres sich anpassenden Veränderungen; eine Verkürzung, die durch Druckerzeugung den Tieren die bekannte halbfeste Konsistenz erteilt.

2. Elementare Reflexe, die man auch den „generellen Reflex“ nennen kann, da er sich an jeder Stelle des Hautmuskelschlauches in gleicher Weise abspielt: Um den Reizort liegende Muskelteile ziehen sich wahllos zusammen, um so stärker, je näher sie dem Reizorte liegen.

3. Rhythmische Wellenbewegungen, die meist der Lokomotion dienen. Die Aufgabe der Oberzentren ist (abgesehen von einigen wenigen an sie gebundenen Reflexen), lediglich diese Leistungen des

1) Hermann Jordan, Die Physiologie der Lokomotion bei *Aplysia limacina*. Zeitschr. f. Biol. Bd. 41 S. 196—238. 1901. — Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. I. und II. Pflüger's Arch. Bd. 106 S. 189—228. 1905, Bd. 110 S. 533—597. 1905. — Über reflexarme Tiere. I. (*Ciona intestinalis*). Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 7 S. 85—134. 1907. II. (*Actinoloba dianthus*). Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 8 S. 222—266. 1908.

Systems unterster Ordnung quantitativ zu regulieren. Es liegt eben an der primitiven Art der genannten Bewegungen, dass einmal solche rein quantitative Beeinflussung möglich ist, und dann, dass sie hinreicht, die Einflüsse der Hauptsinnesorgane, und möglicherweise anderer uns unbekannter Hirnfunktionen, dem Gesamttiere nutzbar zu machen.

Ausserordentlich charakteristisch für die Einrichtung der „Reflexarmen“ ist die Tatsache, dass die Ganglien ihre Regulation schon durch ihre blosse Gegenwart ausüben; im Augenblicke ihrer Entfernung kann man das Fehlen ihrer Tätigkeit mit Messinstrumenten nachweisen. Gewiss werden wir ihnen die Fähigkeit eines gelegentlichen „Impulses“ nicht absprechen; allein es bedarf für sie keines solchen, um doch wirksam zu sein. Im Gegenteil, wenn wir durch elektrische Reize einen „Impuls“ nachahmen, so erhalten wir gerade den umgekehrten Effekt, als die Ganglien durch ihre blosse Anwesenheit dauernd auszuüben scheinen. Einige Beispiele mögen genügen: Die Pedalganglien der Schnecke, das einzige Ganglion der Ascidien (*Ciona intestinalis*), haben der Hauptsache nach die Aufgabe, den Tonus der Muskulatur zu beherrschen. Entfernen wir diese Ganglien, so steigt der Tonus (mit der Zeit), und bei der Anpassung des Tonus an den (Innen-) Druck lassen sich sehr charakteristische Abnormitäten nachweisen.

Das Cerebralganglion beherrscht in ganz analoger Weise die Erregbarkeit der Muskulatur und damit ihre Bewegung. Entfernt man das genannte Ganglion, so steigt die Erregbarkeit, die Muskulatur, verfällt in eine (bei *Aplysia*) nicht inhibierbare Bewegung. Dementsprechend entstehen bei einseitiger Entfernung des Cerebralganglions Kreisbewegungen um die normale Seite, da die hirnlöse Seite sich stets schneller und ausgiebiger bewegt als die normale, welche oft genug, wenn auch nicht immer, selbst ohne Bewegung, passiv von jener mitgeschleppt wird.

Nun wiederhole ich: Alle diese Hemmungen sind nicht etwa mit der Herzvaguswirkung zu vergleichen; denn Reizung der von den Zentren zum Hautmuskelschlauche gehenden Bahnen bedingt stets das Gegenteil von Hemmung. Es ist für den Gang der folgenden Untersuchung nicht belanglos, darauf hinzuweisen, dass die angeführten, sowie eine Reihe von anderen Tatsachen uns eine eigenartige Erklärungsweise dieser quantitativen Regulation aufzwingen: da es niemals gelang, einen Hemmungsreiz nachzuweisen, ferner

die Ganglien im Zustande verminderter Aktivität (Kokain) am besten hemmen und umgekehrt usw., so schien es, als geschehe die normale Hemmung überhaupt nicht durch einen Impuls, sondern als vermindere sich der aktive Zustand der Peripherie (z. B. Tonus) dadurch, dass eine ihr im Nervensystem entsprechende Energieform sich vermindere. Und weiter schien es, als ob diese letztgenannte Verminderung verursacht würde durch ein zentripetales Abfließen dieser Energie, verursacht durch den geringeren aktiven Zustand im Zentrum, verglichen mit der Peripherie. Ist diese Anschauung richtig, so gehorchte die in den Nerven dieser Tiere kreisende Kraft dem allgemeinen Ausgleichsetze, das ja auch für Wärme, Elektrizität usw. gilt. Es ist hier weder der Ort, die skizzierte Anschauungsweise zu diskutieren, noch die ihr zur Stütze dienenden weiteren Tatsachen zu wiederholen. Beides ist in meinen zitierten Arbeiten geschehen. Hier genügt uns der Anschein, als sei dies alles so; also richtiger die Grundtatsache, welche den Anschein erweckt: Hemmung ohne ein System, das durch Reizung veranlasst würde; in der Muskulatur Erschlaffung, Bewegungsstillstand zu erzeugen. Und diese einzigartige Hemmung in Verbindung mit ihrem Gegenteil [je nach Umständen<sup>1)</sup>] bewirkt jene rein quantitative, sich auf das Gesamtsystem unterster Ordnung erstreckende Regulation.

Es galt nun weiter die Frage zu beantworten: Ist die dargetane Einrichtung des Zentralnervensystems eine allgemeine, oder beschränkt sie sich auf eine Gruppe von Tieren, und in diesem Falle auf welche? In meiner zitierten Arbeit „Über reflexarme Tiere I“ (Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7 S. 85—134) machte ich zuerst eine kurze Mitteilung darüber, dass bei den Cephalopoden von einem derartig regulatorischen Zentralnervensystem keine Rede sein könne. Somit blieb die systematische Grenze unserer Gruppe der Reflexarmen zu bestimmen. In meiner Arbeit „Über Reflexarme II“ (Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8 S. 222—266) gelang mir der Nachweis, dass auch die Coelenteraten (speziell die Aktinien) zu unserer Gruppe gehören, und dass bei diesen Tieren die niedrigst denkbare Anordnung der uns nun vertrauten Elemente verwirklicht war: ein System unterster Ordnung (Hautmuskelschlauch) ohne jede regulierenden Zentren. Nun galt es noch, die höheren Vertreter der „Reflex-

<sup>1)</sup> Z. B. bei herabgesetztem Tonus der Muskulatur kann man zeigen, dass nunmehr das Ganglion durch seine Gegenwart den Tonus steigert.

armen“ zu finden, Vertreter, die vielleicht auch Übergänge zu Tieren mit anderer Einrichtung zeigten, und ich nahm mir damals (bei Bearbeitung der Aktinien) schon vor, zu untersuchen, ob nicht etwa die krebsartigen Tiere in Betracht kommen könnten.

Dass die Crustaceen nicht zu den eigentlichen „Reflexarmen“ gezählt werden könnten, wusste ich durch Bethe's treffliche Arbeiten wohl. Doch deuteten einige Angaben des verdienten Forschers gerade darauf hin, dass einige Erscheinungen, charakteristisch für Reflexarme, bei den Crustaceen nachzuweisen seien<sup>1)</sup>. So konnte es sich gerade bei diesen Tieren um die gewünschten Übergänge handeln.

Die erwähnten Befunde Bethe's sind die folgenden: Nach Beseitigung des Gehirns zeigen sich gewisse Reflexe gesteigert. (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 S. 598.) Nach beiderseitiger Durchschneidung der Schlundconnective ergab sich: „Die Tiere liegen selten ganz still. Entweder putzen sie, oder bewegen leise die Beine im Rhythmus des Ganges, ohne sich vom Fleck zu bewegen, besonders in Rückenlage. Oft sind auch die Maxillarfüße in un-ausgesetzter Tätigkeit ohne irgendeine Veranlassung.“ Hierüber finden sich noch eine Reihe weiterer Angaben, über die wir hier zum Teile noch Bericht werden erstatten müssen. Auf (l. c.) S. 624 wird dann weiter gezeigt, dass besondere Hirnteile, die Globuli, diese (wegfallende) Hemmung in der Norm ausüben.

Bei seinem bekannten Versuche, Reflexfähigkeit bei lediglich erhaltenem Neuropil, nach Entfernung aller anhaftender Ganglienzellen zu erzielen, kommt Bethe wiederum zu ähnlichem Resultate: Der von ihm untersuchte Antennenreflex tritt nach jener Entfernung der Ganglienzellen leichter ein als in der Norm („Die Reflexerregbarkeit ist bedeutend gesteigert“, l. c. S. 632).

Beim Flusskrebs, der seines Gehirns beraubt ist, wird man fast stets, besonders die Abdominalbeine und den Sphincter ani, in dauernder rhythmischer Bewegung finden (Bethe, Pflüger's Archiv

---

1) Hauptsächlich Albrecht Bethe, Das Nervensystem von *Carcinus maenas*. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I. Teil. I. Mittel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50 S. 460—546. 1897. — Das Zentralnervensystem von *Carcinus maenas*. Ein anatomisch-physiologischer Versuch. I. Teil. II. Mittel. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50 S. 589—639. 1897. — Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 449—545. 1897.

Bd. 68 S. 449; bestätigt durch meine Untersuchungen.) Genug, es lag eine Reihe von Erfahrungen vor, die darauf hinzudeuten schien, dass das Krebshirn das ihm unterstellte Bewegungssystem auf Grund der gleichen Gesetze beeinflusse, die auch für das Gehirn der Schnecken Gültigkeit haben; und dass wir in den Crustaceen den gewünschten Übergang zu suchen hätten.

#### Anatomie des Nervensystems der Crustaceen.

Wenn wir das zentrale Nervensystem der Decapoden mit demjenigen der Schnecken vergleichen, so lassen sich einige nennenswerte Unterschiede unmittelbar feststellen, auch wenn wir unsere Betrachtung ganz auf physiologisch verwertbare Momente beschränken. In der Leibeshöhle der Schnecke findet sich an lokomotorischen Ganglien ein Paar Ober- und ein Paar Unterschlundganglien. Ein Zentrenteil, der dem Bauchmarke der Arthropoden entspräche, muss im Gewebe des Hautmuskelschlauches als mehr oder weniger diffuses Netz gesucht werden. Freilich fand Biedermann<sup>1)</sup> in der Fusssohle der Weinbergschnecke eine scheinbar segmentale, strickleiterförmige Anordnung der Netzelemente, allein ausserdem finden wir auch in jedem anderen Teile des Hautmuskelschlauches die gewohnten diffusen Netze.

Das ist nun bei den Decapoden ganz anders. Alles, was an zentralem Nervensystem überhaupt vorhanden ist, finden wir zusammengedrängt in der bekannten Ganglienkette. Jedes kleine, mit gewöhnlichem Messer oder einer Schere aus dem Hautmuskelschlauche der Schnecke entfernte Stück ist ein vollkommenes „System unterster Ordnung“, mit allen elementaren Reflexen, ja mit lokomotorischen Wellen (Limaxsohle vgl. Künkel). Dagegen stellt etwa ein abgeschnittenes Krebsbein ein durchaus zentrenloses Organ dar, das daher jeder spontanen Bewegung unfähig ist. Nur direkte Reizung des Beinnerven oder der Muskeln selbst bedingt eine Bewegung. Genaue histologische Untersuchungen Biedermann's<sup>2)</sup> bestätigen dies, aus physiologischen Gründen Gesagte. S. 42 sagt dieser Autor wörtlich: „In dieser Beziehung ist vor allem hervorzuheben, dass

1) Pflüger's Archiv Bd. 111 S. 251—297. 1906.

2) W. Biedermann, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie 20. Über die Innervation der Krebschere. Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. d. Wissensch. in Wien Bd. 95 Abt. 3 S. 7—46. 1887.

höchstwahrscheinlich periphere, zwischen Nerv und Muskel eingeschaltete gangliöse Apparate, deren Vorhandensein auch Richet vermutete, gänzlich fehlen. Mit Sicherheit kann ich dies für den Nervenstamm und seine ersten Verzweigungen bis in den Muskel hinein behaupten, die ich in drei Fällen mikroskopisch untersuchte. Wenn also Ganglienzellen vorhanden sind, so können sie nur im Muskel selbst gelegen sein. Doch ist es mir an zahlreichen Zupfpräparaten nicht gelungen, etwas Derartiges zu sehen.“ Biedermann<sup>1)</sup> hat auch noch weitere gründliche Erfahrungen über diese Dinge gesammelt, ohne Ganglienzellen in der Krebschere zu finden<sup>2)</sup>.

Die Ganglienkette besteht, wie bekannt, aus einem Ober- und einem Unter- Schlundganglion, das durch ein langes paariges Connectiv mit dem Bauchmark in Verbindung steht. Dieses setzt sich bei Makruren aus sechs thoracalen und sechs abdominalen Ganglien zusammen, bei den Brachyuren aber wird es von einer einzigen Masse gebildet. Das erste der sechs Thoracalganglien bei den Langschwänzern (Flusskrebse) nimmt eine gewisse Sonderstellung ein und wird unteres Schlundganglion genannt (G. infraoesophageum), es ist das kombinierte Ganglion der sechs Paar Mundgliedmassen, scheint aber, nach experimentellen Ergebnissen zu schliessen, auch der Gesamtlوکomotion gegenüber eine besondere Rolle zu spielen. Die übrigen Ganglien sind im wesentlichen die Reflexzentren unterster Ordnung für je ein Beinpaar.

Dass das Bauchmark der Kurzschwänzer aus der Verschmelzung von Ganglien entstanden ist, welche denjenigen der Langschwänzer als homolog zu achten sind, braucht nicht erwähnt zu werden; für uns soll die grosse, eiförmige Nervenmasse stets als eine Einheit betrachtet werden. Ebenso wenig wie die Anordnung der Teile

---

1) W. Biedermann, Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Wirbellosen. Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. Akad. d. Wissensch. in Wien Bd. 96 Abt. 3 S. 8—39. 1888.

2) Die von Bethe (Ein Beitrag zur Kenntnis des peripheren Nervensystems von *Astacus fluviatilis*. Anat. Anz. Bd. 12 S. 31—34. 1896.) beschriebenen subepithelialen Nervenetze beim Flusskrebse und *Carcinus* haben „direkt nichts mit der rezeptorisch-motorischen Bahn der Bewegungsmuskulatur zu tun, sondern stellen jedenfalls ein in sich geschlossenes Reflexsystem von besonderen Funktionen dar“. (Nach Allgem. Anat. u. Physiol. des Nervensystems S. 81.) Es wäre interessant, die Beine der Afterspinnen (Phalangiden) auf solche Netze hin zu untersuchen, Beine, die ja auch isoliert „spontane“ Bewegungen auszuführen vermögen.

dieses Gebildes, interessiert uns eine Reihe von Einzelheiten, wie die Verbindung der beiden Schlundconnective hinter dem Ösophagus durch eine Art Brücke; auch das Vorhandensein von Schlundganglien zu beiden Seiten des Ösophagus am Schlundconnectiv soll uns nicht beschäftigen. Im übrigen sei, was weitere anatomisch-histologische Daten betrifft, auf Bethe's treffliche Arbeiten verwiesen (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 44 S. 579—622. 1895; Bd. 50 S. 460—546. 1897). Dies gilt auch bezüglich der peripheren Nerven, die von den Ganglien ausgehen (vom Gehirn vor allem: Opticus, Oculomotorius, Tegumentarius, beiläufig der einzig ungemischte, rein rezeptorische Nerv, endlich die beiden Antennennerven). Die lokalen Sinnesnerven (z. B. Chemoreceptoren der Mundwerkzeuge) gehen in die lokalen Ganglien.

**Innervation der Beine.** Von den Extremitätenganglien oder den ihnen entsprechenden Teilen des Brachyurenbauchmarks gehen Nerven in die Beine. (Gerstäcker und Ortman, Arthropoden in Bronn's Klassen und Ordnungen Bd. 5, Abt. 2, Crustacea Hälfte 2, Malacostraca S. 914. 1901.) „Aus den fünf selbständig verbleibenden, den lokomotorischen Gliedmassen entsprechenden Cephalothoraxganglien<sup>1)</sup> . . . nehmen mindestens zwei Nervenstämme ihren Ausgang, von welchen der hintere, der sich nach Milne-Edwards übrigens im Innern der betreffenden Extremität mit dem vorderen wieder vereinigt, der ungleich stärkere ist. Die sehr viel kleineren fünf ersten Abdominalganglien verhalten sich in der Abgabe von je zwei Nervenstämmen ebenso; doch versorgt nur der eine derselben die Spaltbeine, der hintere dagegen die Hinterleibsmuskeln mit Zweigen . . . Das . . . (letzte, sechste) Abdominal- (Schwanz-) Ganglion lässt . . . bei Astacus nach Krieger fünf paarige Nerven aus sich hervorgehen, welche sich teils an die Muskeln des sechsten flossenförmigen Beinpaares, teils an diejenige des Endsegmentes verzweigen. Mit der den Brachyuren eigenen starken Konzentration der Ganglien zu einer einzelnen Supra- und Infraösophageal-Nervenmasse verbindet sich auch eine partielle Vereinfachung der von beiden ausstrahlenden Nerven . . . Die Zahl der aus dem grossen Bauchganglion ausstrahlenden Nervenstämme beschränkt sich auf neun Paar, von denen die vier schräg nach vorn gerichteten ungleich dünner als die fünf hinteren sind.“

1) D. h. die thoracalen Ganglien abzüglich des Unterschlundganglions.

Diese vier vorderen Nerven innervieren Mundwerkzeuge und Kiemenhöhle. „Die fünf dicken Beinnerven teilen sich nach ihrem Eintritt in die unteren Parasternalhöhlräume in zwei Äste, von denen der eine sich bis in die Spitze des Beines verfolgen lässt, während der andere sich an die innerhalb der Endopleuren befindliche Stammmuskulatur verzweigt.“ Uns wird nur der Nerv interessieren, der sich durch das ganze Bein (oder die ganze Schere) verfolgen lässt, und der an die einzelnen Muskeln Zweige abgibt, deren Eigenart Biedermann (I. c. Akad. Wien Bd. 96, Abt. 3 S. 8—39. 1888) beschreibt; sie wird uns noch kurz zu beschäftigen haben.

### Die eigentlichen Lokomotionsorgane.

(Hauptsächlich werden die Brachyuren berücksichtigt.)

Da wir zum Verständnis des Folgenden einer genauen Analyse des Ganges unserer Objekte nicht bedürfen, so können wir uns, was die Anatomie der eigentlichen Lokomotionsorgane betrifft, auf das Allernotwendigste beschränken. Eine sehr eingehende Darstellung der mechanischen Verhältnisse findet der Leser bei List<sup>1)</sup>.

Die Bewegungseinrichtungen am Krebsbein sind recht wohl einem komplizierten cardanischen Ring vergleichbar. Auch hier bei den Krebsen handelt es sich ja darum, die Lage eines Körpers (Beinspitze) von der eines anderen (Krebsrumpf) so unabhängig wie möglich zu machen: Das Lokomotionsorgan muss unabhängig vom Körper bis zu einer gewissen Grenze jede beliebige Bewegung ausführen können, während der cardanisch aufgehängte Kompass etwa, durch die Schwere in seiner Lage erhalten werden muss, unabhängig von einer beliebigen Bewegung des Schiffes. Also in der Umkehrung das nämliche Problem.

Bekanntlich besteht das cardanische System vorab aus einem Ring, der an zwei diametral entgegengesetzten Punkten durch je einen Drehzapfen (Zapfenscharnier) fixiert ist. An zwei weiteren diametral entgegengesetzten Punkten des ersten Ringes, deren Verbindungslinie sich mit derjenigen der ersten beiden Punkte rechtwinklig schneidet, ist in der gleichen Weise ein zweiter, kleinerer Ring in den ersten

1) Theodor List, Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden. 1. Teil: *Astacus fluviatilis*. Morphol. Jahrb. Bd. 22 S. 380—440. 1895. — 2. Teil: Die Dekapoden. Mitt. a. d. zool. Stat. Neapel. Bd. 12 S. 74—168. 1895.

durch Drehzapfen eingelenkt. Die Zahl der Ringe, die Richtung der Drehachsen unterliegt keiner Beschränkung.

Nun denkt man sich die Ringe verlängert zu mehr oder weniger langen Röhren. Diese nehmen naturgemäss (gleich den cardanischen Ringen) an Durchmesser ab; allein sie liegen in dem grössten Teil ihrer Längenausdehnung nicht mehr ineinander, sondern folgen aufeinander, nur eben noch so weit mit den Enden ineinandergreifend, dass es zu einer cardanischen Einlenkung kommen kann. So liegen die Drehachsen nicht mehr alle zusammen in einer Ebene, sondern folgen sich, da sie sich ja an den Enden der Einzelröhre befinden. Da die Gelenke im Querschnitt etwa ringförmig sind, so kann der über der Achse als Sehne sich spannende Bogen zugleich der Muskulatur als Insertionslinie dienen. Beschränkt sich die Insertion etwa auf die Mitte des Bogens, so sind die Hebelverhältnisse für diese Anordnung die denkbar günstigsten. Wir finden nun in der Tat auf einer Seite von der Achse den stärkeren Beuger, auf der anderen Seite den schwächeren Strecker. Diese beiden Muskeln entspringen in der dem Gelenk vorangehenden Röhre, und zwar von ihrer Wand. Die Anordnung ist diejenige gefiederter Muskeln<sup>1)</sup>. Die einzelnen Muskelbündel sitzen ihrer jeweiligen Sehne, wie die Rami dem Federschaft, zu beiden Seiten auf.

Die Sehnen sind mit den beschriebenen Insertionspunkten eigentümlich gelenkig verbunden. Ausser durch Muskel und Sehne sind je zwei Röhren (Glieder) durch eine Gelenkhaut aneinander befestigt.

Man unterscheidet dergestalt an den Beinen unserer Objekte sieben Gelenke und sieben Glieder, von denen freilich (vom Rumpfe her gezählt) das dritte Gelenk physiologisch durchaus bedeutungslos ist, und daher nur sechs Glieder für uns in Betracht kommen. Wir unterscheiden

1. eine Hüfte (Coxa, Coxopodit),
2. Trochanter primus (Basipodit),
3. Trochanter secundus (Ischiopodit),
4. Femur (Meropodit),
5. Carpus (Carpopodit),
6. Propodit (bei der Schere, die feste Branche),
7. Dactylopodit (bewegliche Scherenbranche oder z. B. bei Cancer die Endklaue der vier Paar Gangbeine).

1) Genau treffen diese Beschreibungen nur für alle Fuss-(Scheren-)Gelenke, mit Ausnahme der beiden ersten zu. Doch genügt das Gesagte für unsere Zwecke.



das sechste Gelenk Bewegung von hinten nach vorn,  
 „ siebente „ „ „ oben „ unten.

Diese Darstellungsweise, die weder der Krümmung der Bein-  
 achse Rechnung trägt, noch dem Umstande, dass die Beine keines-  
 wegs rein seitlich, sondern vielmehr ventral der Mittellinie genähert  
 am Rumpfe festgewachsen sind, und schon die ersten „Vertikal-  
 achsen“ ausgesprochen schräg stehen, dürfte immerhin genügen, die Ge-  
 samtanordnung für unsere Zwecke hinreichend verständlich zu machen.

Von den beschriebenen Gelenken leisten die bedeutendsten Ex-  
 kursionen das erste, zweite und fünfte Gelenk, auch das siebente;  
 weniger das sechste; die geringste Beugung zu bewerkstelligen ver-  
 mag das vierte Gelenk.

Bezüglich einer Reihe weiterer Einzelheiten muss auf List's  
 Arbeiten verwiesen werden.

#### Der Gang der Crustaceen.

Es braucht hier kaum daran erinnert zu werden, dass Makruren  
 vornehmlich nach vorn und hinten, in der Richtung der Hauptkörper-  
 achse, die Brachyuren seitwärts, mehr oder weniger senkrecht zur  
 Körperachse sich bewegen. Doch sind die Vertreter dieser Tier-  
 gruppen nicht an diese Gangarten gebunden; ein Flusskrebs kann  
 recht wohl, und nicht ungewandt, nach der Seite gehen (List Teil 1  
 S. 416); es gibt wohl kaum eine Richtung, in der ich einen Cancr  
 nicht gelegentlich hätte laufen sehen.

Wirkung der Beine beim Gang. Beim Flusskrebs (List  
 Teil 1 S. 414) wirken die drei ersten Gehbeinpaare zusammen; sie  
 sind nach vorn gerichtet, und die von ihnen entfaltete Kraft wirkt  
 beim Vorwärtsgang als Zug. Das vierte Gehfußpaar hingegen ist  
 nach hinten gerichtet und dient zum Schieben. Umgekehrt zieht  
 das vierte Paar beim Rückwärtsgang, während die drei ersten Paare  
 schieben. „Der Gang des Carcinus ist vorwiegend rein seitlich“ (bei  
 Cancr ist das ebenso). „Bei mechanischer und photischer Reizung  
 tritt der Gang (Fluchtreflex) immer nach der dem Reizort entgegen-  
 gesetzten Seite ein. Berührt man ein Tier auf der rechten Körper-  
 hälfte (und dabei kann man sich der Mittellinie sehr weit nähern),  
 so flieht es nach links (Linksgang), bei Reizung links nach rechts  
 (Rechtsgang) usw. . . . Der Vorwärtsgang tritt überhaupt fast nur als  
 Zwischenstufe zwischen dem Rechts- und Linksgang auf. Bei den  
 vielen Hunderten von Tieren, die ich beobachtet habe, sah ich nur

wenigmal Vorwärtsgang auf eine längere Strecke (etwa 20—30 cm). Verhältnismässig häufiger kommt Gang schräg nach rechts oder links vorne vor“ (Bethe, Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 S. 501f.). Auch reiner Rückwärtsgang ist selten.

Bei diesem Seitengange ziehen, wie verständlich genug, die jeweilig vorangehenden Beine (beim Rechtsgange die rechten), während die nachfolgenden Beine schieben. Die Richtung des Ganges wäre zu berechnen, als Resultante in einem Kräfteparallelogramm, in dem die Winkel, welche die Beine mit der Körperachse bilden, sowie die Kraftleistungen der einzelnen Beine die wesentlichen Faktoren sind.

Der erste Gehfuss ist nach List (l. c. Teil 2 S. 137) schräg nach vorn, der zweite direkt seitlich, der dritte schräg nach hinten, der vierte fast ganz nach hinten gerichtet<sup>1)</sup>. Aus den (genauer gemessenen) Winkeln die Resultante ohne weiteres zu berechnen, wie List es tut (Fig. 4), geht nach Bethe (S. 501) doch nicht an, da einmal beim Gehen die Winkel sich ändern, dann aber die einzelnen Beine nicht als gleichstark angenommen werden können, wie List es glaubt tun zu dürfen. Wir haben auf diese Frage nicht einzugehen und begnügen uns mit der Tatsache, dass jedenfalls von den Winkeln, den die Beine mit dem Rumpfe bilden, die Richtung des Ganges abhängen muss, eine Tatsache, auf die wir noch eingehend werden zurückkommen müssen.

Die Schwanzschläge der Makruren. Es erübrigt, einige Worte über die Schwimmbewegungen des Flusskrebse zu sagen, die mit dem Abdomen ausgeführt werden. Dieses Abdomen besteht bekanntlich „aus sieben gegeneinander beweglichen Gliedern, die durch Scharniergelenke miteinander verbunden sind<sup>2)</sup>. Eine plötzliche Kontraktion der sie versehenden (Beuge-) Muskeln schlägt das Abdomen gegen die Unterseite des Körpers ein, wodurch der ganze Körper nach hinten geschnellt wird“ (List, l. c. Teil 1 S. 416). Als eigentliches Ruder ist das Endsegment oder Telson im Verein mit dem letzten Abdominalbeinpaare anzusehen, dessen Exo- und Endopodit platten-

1) Beim normalen Seitengang ist für keins der Beine die Abweichung von der Senkrechten auf der Körperlängsachse exzessiv.

2) Aber im Gegensatz zu den Extremitäten und den cardanischen Ringen sind hier alle Achsen gleichgerichtet, so resultiert keine Beweglichkeit nach allen Seiten, sondern die Exkursionen aller Gelenke summieren sich in einer Richtung: von oben nach unten.

artig verbreitert sind („Schwanzfächer“). Die Ruderfläche wird durch Borsten, die den Rand des Fächers besetzen, vergrößert.

Reizt man nun einen gesunden Flusskrebs auf sehr energische Weise zur Flucht, so sieht man, wie plötzlich das Abdomen eine Reihe kräftiger rhythmischer Schläge der dargetanen Art ausführt, während zugleich Beine (und Scheren) unbeweglich nach vorn gestreckt werden, um den Widerstand im Wasser zu vermindern. —

### I. Die Funktionen des Zentralnervensystems bei den Crustaceen, festgestellt durch die elementaren Operationen.

Der Inhalt dieses Kapitels setzt sich zusammen aus Literaturangaben, die vornehmlich aus Bethe's Arbeiten geschöpft wurden, und deren Bestätigung durch eigene Resultate<sup>1)</sup>. Hierbei bemerke ich: ältere, durch Bethe erledigte Literatur findet keine Berücksichtigung. Alle für uns späterhin in Frage kommenden Versuche habe ich selbst, z. T. ohne Kenntnis von Bethe's Arbeit am Flusskrebs (Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 68) ausgeführt; und da Bethe mit einer Reihe von Ergebnissen allein dasteht, gegen die Angaben älterer Autoren, so scheint die Wiedergabe meiner Befunde als „Nachuntersuchung“ nicht ohne Bedeutung. Dies trifft um so mehr zu, als einige Zeit nach Bethe's Arbeit, Steiner's Buch (Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese Abt III. Die wirbellosen Tiere. Braunschweig, F. Vieweg & Sohn 1898) erschien, in welchem der Verfasser zum Teil zu anderen und, wie mir scheint, unrichtigen Resultaten kommt<sup>2)</sup>.

Operationsmethode. Bethe (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 S. 534 ff.) fesselt *Carcinus maenas*, saugt den Magen mit einem gebogenen, ausgezogenen Glasrohr leer, um den Innendruck und damit nach Eröffnung den Blutverlust zu vermindern. Das Glasrohr („die Magenpumpe“) ist mit einem abklemmbaren Gummischlauch versehen; es bleibt während der Operation in seiner Lage (im Ösophagus), so dass der Magen mit seinem eigenen Inhalte wieder vollgeblasen werden kann: anschwellend verdrängt er die Luft, die in die Leibeshöhle eindrang, und deren Verbleiben unzweckmässig wäre.

---

1) Diese Untersuchungen wurden im physiologischen Institute zu Jena ausgeführt.

2) Wer Steiner's Buch kennt, wird mir Recht geben, wenn ich seine Resultate im einzelnen nicht bespreche.

Aus dem Rückenteil des Cephalothorax wird eine viereckige Platte entfernt, indem man die scharfen Spitzen einer geöffneten starken Zange mit 2 cm langen Branchen, der Reihe nach, an je zwei nicht diametral gegenüberliegenden Ecken des Vierecks einsetzt und die Zange unter ziemlich kräftigem Andrücken schliesst. Nach Einschnitt in die Hypodermis und Durchtrennung der vorderen Magenmuskeln liegt das Gehirn und die von ihm ausstrahlenden Connective frei, und es kann die gewünschte Operation an diesen Gebilden ausgeführt werden, wenn man zuvor noch Blut und Bindegewebe, welche immer noch unsere nervösen Organe bedecken, entfernt hat. Die Wunde wird mit einer Platte Modellierwachs verschlossen.

Die Verbesserungen, welche ich an Bethe's Methode, so für Potamobius (Astacus) als für Cancer angebracht habe, sind unwesentlicher Natur, können aber vielleicht doch manch einem Forscher von Nutzen sein.

Vorab eröffne ich den Panzer des (gefesselten) Tieres mit einer gestielten Säge. Der Stil ist nach aussen gebogen, das halbkreisförmige Sägeblatt hat einen Durchmesser von 1,2 cm. Die feinzähniige Schneide wird ausserdem noch auf dem Schleifstein abgezogen. Mit diesem Instrument kann man überall so feine Einschnitte machen, dass die ausgesägte Platte später wieder eingesetzt werden kann. Dies geschieht besonders leicht, wenn man an einer der vier Viereckseiten den Panzer nicht völlig durchsägte, sondern die Platte an dieser Stelle mit leichtem Drucke abbrach: es entstehen dann als Bruch stets leistenartige Vorsprünge der unteren Panzerschicht, die später der eingesetzten Platte zur Stütze dienen. Die Platte wird nach dem Wiedereinsetzen mit Wachs festgekittet. Dies Befestigen von Wachs auf einer Oberfläche, die nicht eben leicht trocken gehalten werden kann, hat auch seine Schwierigkeiten. Ich weiss wohl, dass bei einiger Sorgfalt die Methode Bethe's in den meisten Fällen recht wohl gelingt, da ich ursprünglich ganz ähnlich verfuhr; doch lässt sich sowohl die grosse Sorgfalt als das nennenswerte Erhitzen des Panzers beim Aufschmelzen — ein Verfahren, das den operierten Tieren schädlich zu sein scheint — wie folgt vermeiden: Eine Panzerfläche, grösser als die auszusägende Platte, wird sorgfältig getrocknet, mit absolutem Alkohol und dann mit Cedernholzöl oder einem anderen geeigneten „Vorharze“ gründlich abgerieben. Nun überzieht man dies ganze „Operationsfeld“ mit

gelbem Bienenwachs (Kunstwachs ist ungeeignet), das sorgfältig mit dem erhitzten Spatel festgeschmolzen wird. Man kann sich einen Vorrat solcher Tiere machen, so dass in letzter Linie die Erhitzung auf den Ausgang der Operation keinen Einfluss mehr hat. Nach der Operation wird die ausgesägte Platte wieder eingesetzt, nachdem man ihre Ränder durch die Flamme gezogen hat, um auch diese mit etwas Wachs zu überziehen. Nunmehr genügt gelindes Erwärmen der Wundränder bis zum Zusammenfließen der getrennten Wachsflächen, um den notwendigen Verschluss herzustellen, und ich glaube in einer Weise, die dem Tier keinen nennenswerten Schaden tut. Tiere, auf diese Weise operiert, monatelang am Leben zu erhalten, ist — wenn man nur über lebensstarke Exemplare verfügt — keine besondere Leistung.

#### A. Entfernung des Cerebralganglions oder Durchschneidung beider Schlundconnective.

Bethe findet nach dieser Operation folgende für uns wichtige Erscheinungen<sup>1)</sup>: Vorab Unruhe der Beine, bald aller, bald nur weniger; „indem sie entweder im Takt der Gehbewegungen auf und ab pendeln oder sich gegenseitig oder den Körper putzen“ (l. c. S. 460). Ganz Ähnliches ergibt sich bei *Carcinus maenas* (den ich als Analogon unseres Objektes, *Cancer pagurus*, mit berücksichtige. Vgl. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50 S. 598. Siehe auch unsere Einleitung).

Ferner zeigt sich abnorme Beugung der Extremitäten. So beim Flusskrebs: „Der Schwanzfächer ist seltener ausgebreitet, als zusammengeklappt. Betrachtet man die Lage des Tieres genauer, so findet man, dass der Körper nicht, wie bei normalen Exemplaren, den Boden berührt, sondern etwas erhoben ist (Ward, Journ. of Physiol. 1879). Dies kommt dadurch zustande, dass die Beine im

1) Albrecht Bethe, Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflüger's Archiv Bd. 68 S. 449—545. 1897. Bethe's Literaturverzeichnis wäre noch einiges hinzuzufügen, z. B. Émile Yung, Recherches sur la structure intime et les fonctions du système nerveux central chez les crustacés décapodes. Arch. zool. expér. t. 7 p. 411—534. 1878. — J. Demoor, Étude des manifestations motrices des crustacées au point de vue des fonctions nerveuses. Arch. Zool. expér. (2) t. 9 p. 191—227. 1891. Neuerdings: Louis Lopicque, Centres échelonnés pour la coordination de la marche chez les crustacés décapodes. Compt. rend. Soc. Biol. Paris 1907 t. 2 (t. 59. 2) p. 542—544. (Krebshirn ist Koordinationszentrum für Rückwärtsgang. Dies Resultat soll in einer späteren Arbeit besprochen werden)

Hüftgelenk (gemeint ist wohl das zweite Gelenk) stärker flektiert sind als normal, so dass sie steiler stehen.“ . . . „Hebt man das Tier am Carapax hoch, so bemerkt man, dass alle Beine in den meisten Gelenken stärker flektiert sind als normal“ (Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 461, 462). Auch bei Carcinus (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50 S. 592) sind „Scheren und Gangbeine stärker flektiert als normal“, wenn man den Eingriff vorgenommen hat, der uns hier beschäftigt. —

Wohl alle Autoren, bis auf Bethe, sprechen dem enthirnten Flusskrebis die Fähigkeit zu gehen, und mit dem Abdomen zu schwimmen, ab, wenn auch zugegeben wird, dass hierbei die Extremitäten nicht gelähmt sind. Höchstens wurden einige wenige Schritte (zwei bis drei an der Zahl) beobachtet, dann fielen die Tiere um <sup>1)</sup>).

Auch Yung (l. c.) scheint regelrechten Gang nicht gesehen zu haben: „L'ablation du cerveaux détermine des mouvements de culbute en avant, qui proviennent d'un défaut d'équilibre résultant de l'insensibilité des appendices céphaliques et de la prédominance des mouvements des membres postérieurs.“ Niemals aber sind die Bewegungen koordiniert (Gehirn als Koordinationszentrum.) Demoor (l. c. S. 212) kommt zu ähnlichen Resultaten. Er findet (wie später Bethe) bei Portunus puber und Carcinus maenas folgendes: „Il (l'animal) reste dans cette position en fléchissant sans cesse ses pattes . . . Mis sur ses pattes et abandonné alors à lui-même, l'animal culbute immédiatement.“ Drei Tage nach der Operation leben noch zwei Exemplare. „Ils sont dans la position renversée et présentent toujours les mouvements des pattes. Si on les met dans leur position normale, ils conservent leur équilibre . . . Sie on les pousse, ils font quelquefois un pas en avant . . . En faisant ce pas le Crabe tombe sur le bord antérieur de sa carapace, mais se remet aussitôt en équilibre sur ses membres.“ . . . Auch Steiner spricht dem enthirnten Krebs jedes Geh- oder gar Schwimmvermögen ab.

Zu ganz anderen Resultaten kommt Bethe (Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 461): „Reizt man das Tier (den enthirnten Flusskrebis) durch Berührung, so fängt es an zu gehen, wobei der Körper noch mehr gehoben wird. Die Beine werden in derselben Reihenfolge gesetzt wie bei einem normalen Tier. Das Tempo ist langsam, und

1) Vulpian, Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux. Paris 1866. — Lemoine, Ann. Sc. nat. zool. 1868. — Ward, Journ. of Physiol. 1879. Alles nach Bethe zitiert.

auch durch kräftiges 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.“ Ein Umfallen ist also nicht unbedingt notwendig, wie ja auch die normale Bauchlage gut eingehalten wird.

Auch *Carcinus maenas* ohne Hirn vermag zu laufen, allein — und das ist für unsere späteren Untersuchungen von grösster Wichtigkeit — nicht im normalen Seitengang: „Reizt man ein auf dem Bauch liegendes Tier auf einer Seite (links), so bewegen sich die Beine der entgegengesetzten Seite nach rechts vorne; es kommt aber nie zu Gang nach der Seite, vielmehr greifen die Beine nach dieser ersten Reaktion nach vorne und, indem sie sich ganz nach hinten ausstrecken, verschieben sie den Körper nach vorwärts“ (Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. 50 S. 593). Ohne weiteres kann das Tier nie mehr als zwei oder drei Schritte machen, es fällt dann „durch den falschen Einsatz der Beine . . . zum Kopfstand nach vorne über“. Verhindert man dies dadurch, dass man die Krabbe hinten auf den Boden drückt, so erfolgt gerade Vorwärtsbewegung. (S. 598.) „Die Korrelationen, welche den typischen Brachyurengang (Seitengang) ausmachen, sind im Gehirn lokalisiert. Der Vorwärtsgang ist dagegen im Bauchmark vorgebildet.“ Wir kommen darauf zurück. — Beim Flusskrebs ist auch, allerdings sehr selten, der rhythmische Schwanzschlag (Fluchtbewegung) auszulösen (Bethe, Pflüger's Arch. S. 463). „Schläge mit dem Abdomen sind sehr schwer auslösbar. Es gehört ein ziemlich starker Druck auf das Abdomen dazu, und dann erfolgt bei Tieren, die vor mehreren Tagen operiert sind, immer nur ein Einzelschlag. Gleich nach der Operation habe ich aber an einem Tiere beobachtet, dass es auf ziemlich geringen Reiz des Abdomens jedesmal mit mehreren Schlägen wie ein normales Tier reagiert.“ Ich lasse nun meine eigenen Beobachtungen folgen, die unabhängig von ihm angestellt, Bethe's Resultate bestätigen.

An der Schwierigkeit, mit der ein enthirnter Flusskrebs geht, schien mir — vielleicht neben der geringeren Kraftentfaltung (Bethe) ja der geringeren Vitalität der Objekte — in erster Linie die abnorme Beugung der Beine schuld zu tragen. Ist die Beugung etwas über-

trieben (bei verschiedenen Exemplaren kann der Beugungsgrad recht wohl verschieden sein), so fällt der Krebs, nicht infolge mangelnden Gleichgewichtsinnes, sondern wegen nicht hinreichender Unterstützung, zu Boden. Verhindert man durch einen angehängten Schwimmer (Kork) die Tiere am Umfallen, ohne dass das Korkstück gross genug wäre, sie in Schwebelage zu erhalten, so kann man die Flusskrebse zu recht beträchtlichen Wanderungen bringen (durch das ganze Aquarium, etwa 1 m Seitenlänge). Natürlich ist der Gang dauernd unbeholfen, was bei der Krümmung der Beine gar nicht anders zu erwarten ist.

Bei gut operierten Tieren erzielte ich auch ohne jede Stütze Gang, doch, gleich Bethe, nie länger als 20—25 cm. Dann stürzte mein Objekt.

Auch die Möglichkeit rhythmischer Schwanzschläge beim Enthirnten kann ich bestätigen, und zwar traten bei einigen Krebsen auf direkten Reiz hin (Drücken des Telson — Anus — zwischen zwei Fingern), längere Zeit nach der Operation, eine ganze Reihe solcher rhythmischer Schläge auf, die sich kaum von den normalen unterscheiden liessen (höchstens, dass sie etwas krampfhafter waren). Im Wasser ausgeführt, erteilten sie dem Tiere eine schnelle Bewegung. Nach etwa acht Schlägen [in einem einzigen, besten Falle<sup>1)</sup>] hörte das Phänomen auf, der Krebs sank zu Boden. Immerhin sei nicht vergessen, dass in den meisten Fällen die Antwort auf Reizung des Abdomens ein einmaliger kräftiger Schlag dieses Teiles ist.

#### B. Durchtrennung eines einzigen Schlundconnectivs.

Der Kreisgang derjenigen Tiere, an denen diese Operation vorgenommen wurde, ist eine altbekannte Erscheinung. Er wurde beim Krebs wohl zuerst von Vulpian (*Leçons sur la physiologie générale et comparée du système nerveux*, Paris 1866) gesehen, während Treviranus (*Die Erscheinungen und Gesetze des organischen Lebens*. Bremen 1832) ihn schon vorher bei Insekten nachgewiesen hatte. Was nun diese Abweichung von der geraden Gangrichtung betrifft, so finden wir nicht unerhebliche Unterschiede zwischen dem Flusskrebs als Vorwärtsgänger und *Carcinus* oder *Cancer* als Seitwärtsgängern, Unterschiede, auf die Bethe zuerst aufmerksam machte.

1) Das Tier wurde später geöffnet, und ich konnte feststellen, dass das Gehirnganglion richtig entfernt war.

## a) Der Flusskrebs.

(Bethe, Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 466 ff.)

Vorab finden wir (und zwar bei den Krabben ganz ebenso) die Beine der operierten Seite niemals so sehr gebeugt wie die Extremitäten des enthirnten Krebses. Folgendes waren die Befunde nach Durchschneidung des Schlundconnectivs auf der rechten Seite: „Manche Exemplare liegen ganz wie normale im Wasser (wenigstens soweit ich es beurteilen kann). Andere liegen rechts immer höher als links, indem die rechten Beine stärker gekrümmt, mehr gespreizt und mit dem Daktylopoditen 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 kleinen Bassin kaum bemerkbar 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 Tier fast gerade aus. Aber die Tiere sind auch imstande, nach rechts umzubiegen, doch nur dann, wenn sie nicht gereizt worden sind (Bethe Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 467—468). Die einseitig enthirnten Tiere gehen im ganzen mehr, als in der Norm; Beine und Schere der rechten Seite sind deutlich geschwächt; rhythmische Schwanzschläge bleiben möglich. —

Nach meinen zahlreichen Resultaten möchte ich doch auf den Kreisgang des nicht nachweislich gereizten Tieres mehr Nachdruck legen. Gewiss, besonders Monate nach der Operation, sind die Bogen sehr flach, viel zu flach, um in einem Aquarium von gewöhnlichen Dimensionen sich zu einem regelrechten Kreise zu schliessen. Hauptsache bleibt: In der Mehrzahl der Fälle läuft der operierte Flusskrebs nicht gerade, sondern in einem Bogen mit grossem Durchmesser um die gesunde Seite. Dabei kann das Tempo der beiden Seiten durchaus das gleiche sein; nur greifen die Beine der operierten Seite weiter nach vorn und innen, als diejenigen der normalen Seite.

Ich habe einen *Astacus* mit rechtsseitig durchschnittenem Schlund-connectiv monatelang gehalten und erinnere mich nicht, ihn jemals spontan vollkommen geradlinige Bewegung haben ausführen zu sehen. Als dieses Exemplar auf dem Laboratoriumstische hellem Sonnenlicht ausgesetzt wurde, wandte es sich vom Fenster ab und lief in gerader Richtung im Sinne des einfallenden Lichtes davon, dem Rande des Tisches zu, wo ich es auffing. Ich glaube nicht, dass dies ein Versuch ist, dessen Erfolg mit absoluter Notwendigkeit eintritt; doch habe ich diese Erscheinung einige Male gesehen, und auf alle Fälle trägt sie dazu bei<sup>1)</sup>, zu beweisen, dass die Kreisbewegung beim einseitig enthirnten Flusskrebs keine absolute Notwendigkeit ist.

#### b) *Carcinus maenas* (und *Cancer pagurus*).

Der Wichtigkeit wegen, welche diese Erscheinungen für unsere kommenden Untersuchungen haben, lasse ich alle hierzu für uns notwendigen Stellen aus *Bethe's* Arbeit (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd. 50 S. 604 ff.), zum Teil im Wortlaute, folgen.

Der Körper der rechtsseitig operierten Krabbe kommt rechts höher zu liegen, als links: die Beine sind auf der operierten Seite stets stärker gekrümmt, als auf der linken. (Bei *Cancer* ist das in der Ruhe nicht immer deutlich.)

Sehr ausgesprochen sind hier die Kreisbewegungen: „Ein Tier (das rechtsseitig operiert ist) geht sowohl in Linkskreisen wie in Rechtskreisen. Geht es nach links im Kreise, so ist der

---

1) In anderen Fällen habe ich recht wohl auf kurze Strecken Gerade-gang, ohne mir bekannte Ursachen, gesehen.

Kopf vom Zentrum des Kreises *abgewandt*, geht es nach *rechts* im Kreise, so ist der Kopf dem Mittelpunkt des Kreises *zugewandt*. Vom Beschauer aus gesehen geht es also beide Male im *entgegengesetzten* Sinne des Uhrzeigers (Taf. XXXIII Fig. 2). Ist das Tier links operiert, so verhält es sich umgekehrt“ (es läuft dann im Sinne des Uhrzeigers). „Es ist dabei, wie leicht einzusehen ist, der Körper während einer Kreisbewegung einmal um seine Achse gedreht, und zwar gleichgültig, ob Linksgang oder Rechtsgang, immer nach der unoperierten Seite hin. Die Kreise bei Rechtsgang (ich spreche jetzt wieder nur von rechts operierten Tieren) sind kleiner als bei Linksgang. Im allgemeinen wird Rechtsgang vorgezogen . . .“ (S. 605.) „Betrachtet man den Gang genauer, so findet man, dass . . . die linken Beine bei Linksgang wie bei Rechtsgang in normaler Weise rein seitlich arbeiten, dass dagegen die Beine der rechten Seite immer nach vorne einsetzen und den Körper nach vorne und etwas nach rechts ziehen. Es geschieht dies in der Weise, dass die beiden ersten Beine der rechten Seite weit nach vorne greifen und den Körper anziehen, während die beiden hinteren Beine ebenfalls nach vorne greifen, aber nach hinten einstimmend schiebend wirken. Dabei werden die rechten Beine nie ganz gestreckt, sondern sind immer stark flektiert. Es ist klar, dass bei dieser Wirkungsweise der Beine beider Seiten, gleichgültig, ob die linken Beine ziehend oder schiebend wirken, d. h. Linksgang oder Rechtsgang erfolgt, immer eine Kreisbewegung im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers unter Drehung des Körpers um die Vertikalachse nach links entstehen muss.“

Die anderen Resultate können wir hier übergehen, und nur kurz einiges für uns wichtige aus ihnen herausgreifen (S. 610): Bei der Beschreibung des „Starrkrampfreflexes“ beim rechtsseitig Enthirnten sagt Bethe: „Es zeigt sich hierbei ein deutliches Überwiegen der Flektoren der rechten Extremitäten über die Extensoren.“ Ferner findet der Autor (S. 611), dass die rechten Beine häufiger putzen als die linken und überhaupt mehr bewegt werden.

Alles, was sich auf den Kreisgang bezieht, konnte ich an *Cancer pagurus* mit grosser Sicherheit bestätigen<sup>1)</sup>. Wir werden eingehend auf diese Dinge zurückkommen.

1) Meine Beobachtungen beschränken sich freilich fast ausschliesslich auf Rechtsgang, den *Cancer* nach unserem rechtsseitigen Eingriff in ganz besonderem Maasse bevorzugt.

## C. Versuche am Bauchmark.

Mit Versuchen am Bauchmarke haben wir uns fast gar nicht zu beschäftigen. Dass die Einzelganglien Reflexzentren (in des Wortes einfachster Bedeutung) für die von ihnen innervierten Extremitäten sind, scheint festzustehen<sup>1)</sup>; sie spielen etwa die Rolle wie bei den Schnecken die Nervenetze und ähnliche Zentren unterster Ordnung. Eine Ausnahmestellung scheint, wie schon angedeutet, das Unterschlundganglion (Flusskreb) einzunehmen: Wird es von den übrigen Ganglien getrennt, so „fehlt (fortan) jede Andeutung des Ganges“ (Bethe, Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 471). Dabei führen die Beine „eine Menge komplizierter Bewegungen aus, aber niemals solche, die mit den normalen Gehbewegungen irgendwelche Ähnlichkeit haben . . . Rhythmische Schwanzschläge auf Reizung des Hinter-tiers kommen nicht zustande. Auch Einzelschläge sind ziemlich schwer auszulösen . . . Die pedes spurii spielen rhythmisch und hin und wieder aussetzend, wie beim normalen Krebs.“ Auch andere Reaktionen zeigen, dass die Extremitäten im Besitze ihres Reflexzentrums sind; doch erweckt das dargetane Verhalten den Eindruck, als sei „die Masse der Mundganglien als der Sitz desjenigen Organs anzusehen, in welchem die Gangkoordination zustande kommt“. Mit anderen Worten, hier haben wir es scheinbar mit einem ganz besonderen Problem zu tun, das uns in dieser Arbeit, die ja vornehmlich an einem Brachyuren ausgeführt wurde, nicht beschäftigen wird; ich hoffe, ein andermal Gelegenheit zu haben, auf diese Frage zurückzukommen. Die Tatsache, dass nach Durchschneidung der Connective zwischen Unterschlundganglion und Scherenganglion niemals mehr Lokomotion vom Flusskreb ausgeführt wird, die gekrümmten Beine aber hierbei keineswegs gelähmt sind, kann ich bestätigen. Auch bei *Carcinus maenas* fällt — wie Bethe angibt — nach Abtrennung des dem Unterschlundganglion entsprechenden Teiles des Bauchmarks vom Reste dieses Nervenknötens der Gang, die Möglichkeit, auf den Beinen zu stehen, und der Umdrehreflex, des auf den Rücken gelegten Tiers fort. Um so erstaunlicher ist die Tatsache, dass bei *Squilla mantis* das Unterschlundganglion zu Gehbewegungen nicht nötig ist. „Der nervöse Mechanismus, welcher zum Zustandekommen der Gangreflexe vorhanden ist, ist haupt-

1) Vgl. z. B. Ida Hyde, A Reflex Respiratory Centre. Amer. Journ. of Physiol. vol. 15 p. XI, vol. 16 p. 368—377. 1906.

sächlich in den drei Ganglien der Gangbeine selber lokalisiert, und nicht wie bei *Astacus* in den vordersten Thorakalganglien“ (Bethe, Pflüger's Archiv Bd. 68 S. 493).

## II. Die Innervation der Extremitäten bei Crustaceen.

Ehe wir nun die Wirkung des Cerebralganglions auf das niedere lokomotorische System untersuchen können, haben wir noch einiges über die Innervation der Krebsextremitäten kennen zu lernen. Es handelt sich um Dinge, ohne deren Kenntniss der Gang unserer Untersuchungen nicht leicht verständlich wird, und die doch ihrerseits von mir nur nachgeprüft wurden. Die Erscheinung, mit der wir uns hier abzugeben haben, lässt sich in kurzen Worten wie folgt darstellen: Reizt man den Nerven der vom Körper abgetrennten Extremität mit starken Strömen, so kontrahieren sich die Beuger: fünftes Gelenk nach unten, sechstes Gelenk nach vorn, siebentes Gelenk (Klaue oder beweglicher Scherenast) nach unten, bzw. Scherenschluss<sup>1)</sup>. Bei gleicher Reizung aber mit schwachen Strömen öffnet sich die Schere und kontrahieren sich die Strecker, so dass in allen Gelenken, die der soeben dargetanen, entgegengesetzte Bewegung zustande kommt. Die Erscheinungen sind schon lange bekannt. Nach Biedermann wurden sie zuerst beschrieben von Ch. Richet<sup>2)</sup>. Dieser Autor sagt (1882 S. 274): „On peut se demander s'il s'agit là de la réponse de tel ou tel, muscle à des excitations d'intensité appropriée, ou bien d'un phénomène analogue au phénomène de Weber, c'est-à-dire une augmentation de l'extensibilité du muscle par le fait de son excitation. Cette dernière explication me paraît plus vraisemblable, car je ne comprends pas bien comment, si deux muscles antagonistes et d'inégale force sont également excités, on n'observerait pas comme résultat constant, la prédominance du plus fort.“ „Später (sagt Biedermann) hat auch

---

1) Dass ich die anderen Gelenke nicht nannte, liegt daran, dass innerhalb des vierten Gliedes (als des längsten) gereizt wird. Bei Reizung des Bauchmarks erhalten wir: Hüfte nach vorn, zweites Gelenk nach unten, viertes Gelenk nach vorn, wobei ich bemerke, dass ich die Bezeichnungen oben, unten usw gelegentlich der Beschreibung der Gelenke erklärt habe.

2) Charles Richet, Contributions à la physiologie des centres nerveux et des muscles de l'écrevisse. Arch. de Physiol. Paris 1879. — Physiologie des muscles et des nerfs. Paris 1882.

Luchsinger<sup>1)</sup> ohne Kenntnis der eben erwähnten Notiz von Richet die gleiche Tatsache beobachtet und auf eine verschiedene Erregbarkeit der zwei, antagonistische Scherenmuskel versorgenden Nervenfasern bezogen.“

In einer Reihe trefflicher Arbeiten hat Biedermann<sup>2)</sup> die Resultate seiner Untersuchungen über diese Dinge mitgeteilt. Er sticht Platinelektroden in einem Abstände von 6—8 mm durch das zweite oder dritte Armglied, um den Scherenerven in situ (in erregbarem Zustande konnte er nicht frei präpariert werden) mit Wechselströmen zu reizen. Untersucht wird der bewegliche Scherenast, der vorab mit einem Schreibhebel in Verbindung gesetzt und belastet wird. Die Sehne des Öffnungsmuskels wird durchtrennt.

Im Schliessmuskel (wie in jedem Extremitätenmuskel unserer Objekte) lässt sich — etwa durch rasches (passives) Dehnen — eine Dauerverkürzung erzielen, die wir vorderhand mit den Autoren schlechthin „tonische“ Verkürzung nennen wollen. „Hat man ein in der angegebenen Weise vorbereitetes Präparat mit deutlich ausgeprägtem Tonus des Schliessmuskels zur Verfügung, und reizt bei schwacher Belastung des beweglichen Scherenarms mit tetanisierenden Wechselströmen, während die sekundäre Rolle der primären allmählich genähert wird, so sieht man regelmässig als ersten Erfolg der Reizung des Nerven ein Öffnen der Schere eintreten, welches unter den gegebenen Bedingungen nur durch eine Erschlaffung und dadurch bewirkte starke Dehnung des Schliessmuskels bedingt sein kann. Verstärkt man hierauf vorsichtig die

---

1) Luchsinger, Zur verschiedenen Erregbarkeit funktionell verschiedener Nervenmuskelpreparate. Pflüger's Arch. Bd. 28 S. 60. 1882. (Nach Biedermann und Fröhlich zitiert.)

2) Wilhelm Biedermann, Beiträge zur allgemeinen Nerven- und Muskelphysiologie 20. Über die Innervation der Krebschere. Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 95 Abt. 3 S. 7—46. 1887. — 21. Über die Innervation der Krebschere. Bd. 97 Abt. 3 S. 49—82. 1889. Dazu z. Teil der Methodik, z. Teil der theoretischen Grundlage wegen: 17. Über die elektrische Erregung des Schliessmuskels von Anodonta Bd. 91 Abt. 3 S. 29—46. 1885. — 18. Über Hemmungserscheinungen bei elektrischer Reizung quergestreifter Muskeln und über positive kathodische Polarisation Bd. 92 Abt. 3 S. 142—182. 1886. — 19. Über das elektromotorische Verhalten des Muschelnerven bei galvanischer Reizung Bd. 93 Abt. 3 S. 56—98. 1886, usw.

Reizung durch langsames Nähern der Spiralen, so nimmt in der Regel zunächst der gleiche Erfolg noch an Stärke zu, bis endlich bei einem gewissen, meist geringen Rollenabstand (7—10 cm) jeder Reizung eine kräftige Schliessung der Schere folgt, die während der ganzen Dauer des Tetanisierens anhält. Schwächt man hierauf wieder die Intensität der Induktionsströme ab, so tritt abermals der entgegengesetzte Erfolg, d. i. Erschlaffung des Muskels, ein, die dann oft um so deutlicher hervortritt, wenn wie es häufig der Fall ist, die Dauerverkürzung nach einer vorhergehenden Erregung stärker ist als anfangs.“ (Biedermann, l. c. Bd. 95 S. 11—12.) Beim allmählichen Steigern des Stromes nimmt vorab die hemmende Wirkung zu. Ehe sie aber in ihr Gegenteil umschlägt, zeigt sich eine Phase mit recht unbestimmtem Reizeffekt. „Sehr oft sieht man dann bei Beginn des Tetanisierens den Muskel sich zunächst rasch um ein geringes verkürzen, worauf erst die Hemmungswirkung das Übergewicht erlangt und eine weite Öffnung der Schere erfolgt; oder es kommt nur zu einer einmaligen, meist auffallend rasch verlaufenden Zuckung („Anfangszuckung“), nach deren Ablauf entweder dauernd Ruhe herrscht oder wohl auch eine Neigung zu rhythmisch unterbrochener Tätigkeit sich geltend macht“ (ibid. S. 13). Es sieht so aus, als haben wir es mit einer Art Interferenz zwischen Reiz- und Hemmungswirkung zu tun.

Auch künstlich, etwa durch direkte Muskelreizung erzeugter „Tonus“ wird durch jene Hemmungsreize gelöst.

Ganz analog liegen die Dinge bei dem durch Zerschneidung der Schliessmuskelsehne isolierten Öffner der Flusskrebsschere; nur tritt jeweilig der umgekehrte Reizungserfolg ein. In diesem Muskel ist (wiederum etwa durch passive Dehnung) leicht ein „Tonus“ zu erzeugen, der ausgeprägter und nachhaltiger, als beim Schliessmuskel ist.

Dies Präparat kann nun durch schwache Ströme zur Kontraktion gebracht werden (Biedermann, l. c. Bd. 95 S. 35). „Verstärkt man durch weitere Annäherung der Rollen des Schlittenapparates die Intensität der Wechselströme und ist der Öffnungsmuskel in irgend erheblicherem Grade tonisch verkürzt, so sieht man zunächst die ursprüngliche, erregende Wirkung nachlassen und bald in das Gegenteil umschlagen, indem der Muskel jedesmal erschlafft und die Schere durch das belastende Gewicht geschlossen wird, sobald die tetanisierenden Induktionsströme den Nerven durchsetzen.

Schwächt man die Ströme wieder ab, so tritt wie früher Kontraktion ein zum Beweise, dass die Unwirksamkeit starker Reize nicht auf Ermüdung beruht. An diesem Erfolge wird nichts geändert, wenn die Stromesintensität in der Folge bis zu dem erreichbaren Maximum gesteigert wird. Doch tritt dann in der Regel bei geringem Rollenabstande eine kräftige, wenn auch meist nicht sehr lange anhaltende Kontraktion des Muskels in dem Momente ein, wo die Reizung beendet wird.“

Interessant sind ferner die Versuche, bei denen beide Muskeln der gleichen Schere, freilich mechanisch unabhängig voneinander, untersucht werden. Gereizt wird wie in den ersten Versuchen. Vorab ergibt sich auch hier die Tatsache, dass starke Ströme den Schliesser, schwache den Öffner erregen; eine Neutralzone des Rollenabstandes, bei der eine Wirkung auf beide Muskeln ausbliebe, war durchaus nicht immer nachzuweisen. „Es können bei einer und derselben Stromstärke beide Antagonisten gleichzeitig vom Nerven aus erregt werden.“ Es sei aber besonders auf Biedermann's Kurve Taf. II Fig. 4 Bd. 95 verwiesen, wo sehr schön die hemmende Wirkung auf den Schliesser dargestellt ist, und zwar von einer Reizung, die den Öffner zur Kontraktion bringt, und auch umgekehrt, allerdings nicht ganz so deutlich.

Was die Erklärung der Erscheinung betrifft, so erlaube ich mir, mich so kurz wie möglich zu fassen, da für die folgenden Seiten dieser Arbeit die angeführten Tatsachen mehr Bedeutung haben als ihre Erklärungen. Biedermann ist der Meinung, dass wir es hier mit zwei antagonistischen Prozessen zu tun haben, die sich nicht nur durch antagonistische elektrische Erscheinungen am Muskel ausdrücken, sondern auch zu ihrem Ablaufe je besonderer Nervenfasern bedürfen. Er kommt zu der Anschauung, dass jede Muskelfaser je mit einer erregenden und einer hemmenden Nervenfasern versehen sei, die ihrerseits auf die entsprechenden Reizintensitäten eingestellt sind. In der Tat wird diese Auffassung gestützt durch das Resultat histologischer Untersuchungen, dass „die feinsten Endverzweigungen“ der Nerven innerhalb der Krebsmuskeln „in der Regel nur von je zwei zusammengehörigen gemeinsam und parallel verlaufenden Achsenzylindern gebildet werden, deren Ursprung aus zwei morphologisch verschiedenen Achsenzylindern des Stämmchens sich meist mit Sicherheit feststellen lässt. Beide terminale Achsenzylinder endigen in ein und derselben Muskelfaser in ganz distinkter

und wie es scheint gleicher Weise<sup>1)</sup>. Der Meinung, dass wir es hier mit einem Hemmungsprozess besonderer Art — im Gegensatz zum Erregungsprozess — zu tun haben, schloss sich auch Piotrowsky<sup>2)</sup> an. Ihr tritt hingegen in einer längeren Experimentaluntersuchung neuerdings Fröhlich<sup>3)</sup> entgegen. Ich gebe hier seine wichtigsten Ergebnisse im Wortlaute der Zusammenfassung wieder: „Die Hemmung des Öffnungsmuskels beruht auf einer Ermüdung des Nervenendorgans durch starke Reizung. Die Ermüdung kommt dadurch zustande, dass das Refraktärstadium des Nervenendorgans nach einem starken Reiz, und zwar abhängig von der Reizintensität, verhältnismässig lange ist. Bei frequenter und starker Reizung fallen daher die folgenden Reize in das Refraktärstadium des ersten Reizes, der an sich keinen sichtbaren Reizerfolg hervorzurufen vermag<sup>4)</sup>, und erscheinen als unwirksam. Infolgedessen kann Hemmung ohne vorhergehende sichtbare Erregung auftreten“ (S. 418). Der Schliessmuskel unterscheidet sich nach dieser Auffassungsweise dadurch vom Öffner, dass der erstgenannte Muskel eine relative Ermüdbarkeit für schwache Reize zeigt. „Anders ausgedrückt, das Schliesserpräparat weist ein Refraktärstadium auf, das für schwache Reize lang, für starke Reize kurz ist“ (S. 435). Die Bedeutung der doppelten Innervation wäre damit natürlich wieder fraglich. Fröhlich hält sie (rein hypothetisch) gleichwohl für eine Einrichtung, die im Dienste der Erregung und Hemmung steht: „Es würden dann (je) die (beiden) Fasern, von verschiedenen Ganglienzellen kommend, dem Muskel stärkere und schwächere Impulse zuleiten und einmal Erregung, das andere Mal Hemmung der Muskeltätigkeit vermitteln“ [S. 439]<sup>5)</sup>.

---

1) Biedermann, Zur Kenntnis der Nerven und Nervenendigungen der Wirbellosen. Sitzungsber. d. math.-nat. Klasse d. kais. Akad. d. Wiss. Wien Bd. 96 Abt. 3 S. 8—39. 1888. — Vgl. auch E. Mangold, Untersuchungen über die Endigung der Nerven in den quergestreiften Muskeln der Arthropoden. Zeitschr. f. allgem. Physiol. Bd. 5 S. 135—205. 1905.

2) Piotrowsky, On the Muscle-nerve Physiology of the Crayfish, Especially with Regard to inhibition. Journ. of Physiol. vol. 14 p. 163. London 1893.

3) Friedrich W. Fröhlich, Die Analyse der an der Krebschere auftretenden Hemmung. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 7 S. 393—443. 1907.

4) D. h. ein Einzelschlag ist für den Öffner nach Fröhlich unwirksam.

5) Auf die Wiedergabe der beachtenswerten Beweisführung Fröhlich's muss ich verzichten; denn, da meine Resultate die Fröhlich'sche These weder voraussetzen noch ihr widersprechen, so muss ich von einer Stellungnahme absehen.

Ich selbst habe (ohne Kenntnis von Fröhlich's Arbeit) die Innervation der Krabbenextremitäten nur nachuntersucht, um sie aus eigener Anschauung für die später darzustellenden Versuche zu kennen. Ich beschränke mich darauf, einige Besonderheiten mitzuteilen.

Vorab konnte ich mich davon überzeugen, dass auch bei den Beingelenken unser Gesetz gilt, nämlich: Die Beuger werden durch starke Ströme gereizt, die Strecker durch schwache; ist Dauerverkürzung („Tonus“) vorhanden, so vermag schwacher Strom den Beuger, starker Strom den Strecker zu hemmen. Ausser mit Hilfe des Schreibhebels kann man das wie folgt zeigen: Man streckt die Endklaue eines Beines durch leichten aber schnellen Fingerdruck (*Cancer pagurus*). Es entsteht im Beugungsmuskel „Tonus“, dem man vorsichtig mit dem Finger Widerstand bietet. Nun reizt man den Beinnerven, sei es durch eingestochene Spitzen oder durch Übertragung des Stromes durch Hilfe zweier Drahringe, die fest um zwei Nachbargelenke gelegt sind, oder endlich durch zwei, in der Nähe des Bauchmarkes in den Panzer gestochene Metallspitzen u. a. m. Wenden wir schwache Ströme an, so fühlt der Finger fast sofortiges Aufhören des tonischen Widerstandes des Beugers<sup>1)</sup>.

Ich habe ferner folgende Frage zu beantworten versucht: Ist auf alle Fälle der tonusfreie Öffner für starke Ströme unerregbar? Nach Fröhlich muss man eine anfängliche Erregung annehmen, die nur eben nicht zur Gestaltsveränderung (Anfangszuckung, Anfangstetanus) führt. Für den Schliesser konnte Fröhlich solch eine Verkürzung recht wohl nachweisen: Kurve 21 Taf. 11 zeigt, „dass der Hemmung des Schliessers eine einem Anfangstetanus entsprechende Erregung vorausgehen kann“. Für den Öffner scheint Fröhlich Anfangstetanus oder Anfangszuckung nicht nachgewiesen zu haben.

Ich habe gelegentlich auch beim Scherenöffner solche erstmalige Verkürzung bei Reizung durch starke Ströme nachgewiesen, und zwar bei *Cancer pagurus*. In der Regel zeigt sich auch bei diesem Tiere, sei es Unerregbarkeit des isolierten Öffners für starke Ströme, oder — da unter den Versuchsbedingungen meist „Tonus“ vorhanden ist — Hemmung. Bei all diesen Versuchen wird der

---

1) Vgl. auch Biedermann (l. c. Bd. 95 S. 37), der kurz über einige Erfahrungen am Gehbeine spricht.

Scherennerv im dritten Gelenk (dem sogenannten vierten Beingelenk entsprechend) freigelegt und auf zwei Platindrahtspitzen gereizt, ein Verfahren, für das sich unser grosses Objekt, im Gegensatz zum Flusskrebs, sehr gut eignet.

Ich habe nun Fälle gesehen, in denen unmittelbar starke Reizung (bis zur völligen Übereinanderschlebung der Rollen), Kontraktion des isolierten Scherenöffners bedingte, und zwar in sehr ausgiebiger Weise. Meist liess sich an dem Präparat dann späterhin Hemmung oder Erregungslosigkeit mit keinem Mittel nachweisen (Änderung des Rollenabstandes, der Belastung oder der Reizstelle). Es scheint also, dass der anfängliche starke Reiz die gesamte Erregbarkeit so beeinträchtigt hat, dass „dadurch vorher hemmende Reize zu erregenden werden“ [Fröhlich S. 403]<sup>1)</sup>. Wie dem auch sei und ohne hier untersuchen zu wollen, ob nach dieser Erklärung schon der Beginn der Reizung Kontraktion hätte erzeugen können, genügen zum Beweis einer möglichen Anfangsverkürzung folgende Versuche Wechselstrom R.-A. = 3 cm bedingt Kontraktion. Nach einigen Wiederholungen jedoch Hemmung. In einem Falle betrug die Anfangsverkürzung nur einen Bruchteil der Strecke, um die der Muskel sich zu kontrahieren imstande ist ( $\frac{1}{15}$ ), dann erfolgte, ohne dass die Reizung unterbrochen wurde, Dehnung der nunmehr, nach Stromunterbrechung, jene von Biedermann schon beschriebene Verkürzung folgte.

Folgendes ist das unzweideutigste Resultat:

Abgeschnittene Schere. Reizung des freigelegten Scherenerven. Schliesser an zwei Stellen gründlich durchschnitten.

Reizungsergebnis: Am Anfang bedingt jeder Strom vom R.-A. = 0 bis zur Grenze der Erregbarkeit, Verkürzung, also Scherenöffnung. Das Optimum lag etwa bei R.-A. = 6 cm. Geringere Abstände bedingen zuweilen eine ruckweise Verkürzung, vergleichbar etwa derjenigen, die man bei Mittelströmen erhält, wenn Erregung und Hemmung miteinander streiten. Ich habe daraufhin den Muskel, zur Tonus- oder Kontrakturerzeugung, mit verdünntem Alkohol bepinselt, und nach einigen Versuchen ergab sich folgendes:

---

1) Auf weitere Fehlerquellen ganz starker Ströme brauche ich nicht einzugehen, da ich hinreichend Erfahrungen mit mittleren (zulässigen) Intensitäten habe, die das nämliche Resultat ergaben. Die Fragestellung verlangte jedoch auch eine Prüfung mit „maximalen“ Reizen.

R.-A. = 6 cm (etwa) bleibt das Optimum, bei dem stets dieselbe schnelle, meist maximale Öffnung Folge der Reizung ist; auch grösserer Rollenabstand bis zur Grenze der Erregbarkeit bedingt Öffnung. Reizung bei kleinerem Rollenabstande bleibt entweder erfolglos, oder es tritt (durch Hebel nachweisbar) Hemmung auf. Ich habe diese Ergebnisse mitgeteilt, weil mir schien, als könne diese Unsicherheit im Hemmungserfolge recht wohl in der Argumentation für Fröhlich Verwendung finden. Auf das Gesagte muss ich mich aber beschränken, denn leider stand mir bei meinen Versuchen Fröhlich's Arbeit noch nicht zur Verfügung; ich würde sonst diese Dinge weiter untersucht und mit Kurven belegt haben. Freilich würden wir hierdurch vom Gange unserer Abhandlung uns ziemlich weit entfernt haben.

### III. Lassen sich am Nervensystem von *Cancer pagurus* Eigenschaften nachweisen, die wir als für Reflexarme charakteristisch betrachten?

#### A. Der Tonus.

Wir haben bislang oft den Namen „Tonus“ gebraucht, und ich habe das Wort stets zwischen Anführungszeichen gesetzt, um zu zeigen, dass es noch auf seine Richtigkeit hin untersucht werden muss.

Es dürfte kaum in der Muskelphysiologie einen Begriff geben, der in so verschiedenen Bedeutungen gebraucht wird, und daher wiederum in seiner korrekten Anwendung so schwierig ist, als etwa der Begriff „Tonus“. Darum möchte ich mich schon hier vor Missverständnis schützen, wenn ich sage: Die lokomotorische Muskulatur von *Cancer pagurus* hat keine Tonusfunktion.

Ich habe in den eingangs zitierten Arbeiten meine Befunde und Ansichten über diese eigenartige Leistung der Muskulatur gewisser Tiere (Schnecken, Aktinien, Ascidien) mitgeteilt und muss auf diese Arbeiten verweisen. Hier nur so viel: Das Wesentliche an dieser Tonusfunktion ist die Anpassungsfähigkeit des dauerverkürzten Muskels an neue Belastung, eine Anpassung, die ja einer ganz eigenartigen Regulation von seiten des zentralen Nervensystems untersteht. Muskeln mit dieser Funktion werden sich wohl nur bei solchen Tieren finden, die in Ermangelung eines hinreichenden Skeletts, dem durch die Dauerverkürzung der Muskeln

erzeugten Innendrucke ihre Konsistenz (Turgor) verdanken. Eine Eigentümlichkeit aller dieser Muskeln ist es, in Praxi niemals den Erschlaffungsnullpunkt zu erreichen und andererseits durch zulässige Reizmittel, nicht mit Sicherheit zu einer maximalen Kontraktion gebracht zu werden. Das für Wirbeltierskelettmuskeln (usw.) so charakteristische, schon bei relativ schwachen Reizen erreichte Kontraktionsmaximum, das sich bei Steigerung der Reizintensität nicht mehr ändert, fehlt hier; innerhalb sehr weiter Grenzen heisst es: mehr Reiz = mehr Verkürzung. Diese Funktion hat für uns dreifache Bedeutung:

1. Methodisch, wie ich das, abgesehen von den zitierten, in einer besonderen Arbeit dargetan habe<sup>1)</sup>. (Fehlen eines einheitlichen Erschlaffungsnullpunktes und eines einheitlichen Kontraktionsmaximums sind die Eigenschaften der betreffenden Muskeln, welche die technischen Schwierigkeiten verursachen.)

2. Die Tonusfunktion bedingt bei höher organisierten „reflexarmen“ Tieren eine besondere Zentrenfunktion (Tonusregulierung), die beispielsweise als Hauptaufgabe den Pedalganglien der Schnecke, dem einzigen Ganglion der Ascidie, anvertraut ist.

3. Die Tonusfunktion beeinflusst auch die Reizbarkeit des Muskels in entscheidender Weise.

Es war daher wichtig genug zu zeigen, dass, wie zu erwarten, eine Tonusfunktion hier fehlt. Es ergaben sich bei dieser Untersuchung folgende Resultate:

1. Die isolierten Extremitätenmuskeln von *Cancer* weisen oft, ja meist keinerlei Dauerverkürzung auf; belastet man solch einen Muskel am Hebel, so gibt er unmittelbar ein wenig nach, wie ein elastisches Band, um die eingenommene Stellung dauernd beizubehalten (so lange natürlich nur, als ihn kein Reiz irgendwelcher Art trifft).

Die Belastung wird mit Vorteil an einem Hebel vorgenommen, der nicht auf einem berussten Papiere schreibt, sondern hinter dem sich eine Skala befindet, an der jedwede Hebelbewegung abzulesen ist<sup>1)</sup>.

---

1) Hermann Jordan, Beitrag zur Technik für Tonusmuskeln nebst Beschreibung eines Apparates zur Messung und Registrierung der Reaktionen solcher Muskeln, vornehmlich bei wirbellosen Tieren. Pflüger's Arch. Bd. 121 S. 221—235.

Jeder grosse Skalateil mehr (1, 2, 3 . . . 13) entspricht etwa  $\frac{1}{6}$  cm Verkürzung des Muskels. So erhalten wir als Beispiel: Bei Belastung mit 3 g steht der Zeiger (Hebel) bei 10,3 fest ein. Belasten wir nunmehr mit 8 g, so sinkt er auf 10,0, um wiederum hier stehen zu bleiben.

2. Bei Reizung mit Strömen, die sich nur eben hinreichend über den Schwellwert erheben, erhält man eine maximale Verkürzung (Scherenschliesser). Natürlich müssen die Reize so stark sein, dass sie keinerlei Interferenz zwischen Hemmung und Erregung mehr geben; allein, man bedenke, dass bei Schnecken Ströme, die wegen ihrer Stärke eigentlich schon zu verwerfen sind, noch keine maximale Verkürzung bedingen, und dass eben bei jedem nennenswerten Wechsel der Reizintensität, und in sehr weiten Grenzen der Werte, auch die Strecke wechselt, um die der Muskel sich zusammenzieht. Bei Cancer hingegen sind von einer gewissen, relativ geringen Stromstärke an diese Strecken einander gleich.

3. Die Tonusfunktion bringt es mit sich, dass der Tonusmuskel unter Einwirkung von Last langsam an Tonus einbüsst (Anpassung). Ich habe niemals beobachten können, dass die Dauerverkürzung des Cancermuskels durch den Einfluss der Last<sup>1)</sup> gelöst würde. Hört der „Tonus“ des belasteten Muskels auf, so erfolgt schnelle Ausdehnung, die analog der Erschlaffung nach Erregung ist, nichts aber mit der (meist zweiphasischen), lange Zeit beanspruchenden, tonischen Anpassung zu tun hat. Einigermaassen schnelle passive Dehnung erzeugt hier sogar Dauerverkürzung. Sehr charakteristisch ist das Verhalten etwa einer Klaue, die „tonisch“ gebeugt ist, und die man mit leisem Fingerdrucke zu strecken versucht. Der Widerstand des Muskels vermindert sich nicht unter dem Drucke, schwindet aber augenblicklich, wenn man in der dargetanen Weise einen hemmenden Reiz einwirken lässt.

4. Dass die Cancermuskulatur keine Tonusfunktion besitzt, geht auch deutlich aus dem Verhältnis zwischen Muskelverkürzung und Reizbarkeit hervor. Bei Tieren mit Tonusfunktion steigt die Reizbarkeit, wenn der Tonus abnimmt. Der etwa durch Gewicht gedehnte Muskel ist reizbarer oder zieht sich bei gleichem Reize um eine

---

1) Dass übertriebene Belastung nicht angewandt wurde, braucht nicht gesagt zu werden.

grössere Strecke zusammen, als der verkürzte Muskel<sup>1)</sup>. Wie verhält sich dies bei unserem Objekte?

Tabelle I.

Erstes rechtes Gangbein, sechstes Gelenk. Beuger (d. i. der grosse, das Glied nach vorn bewegende Muskel dieses Gelenks). Reizung des Beinnerven mit schwachen Strömen, die eben Kontraktion erzeugen. R.-A. = 12 cm. Wechselstrom<sup>2)</sup>.

Belastung	Zeiger- einstellung	Höchster Zeigerstand nach Reizung
3 g	10,3	11
8 "	10,0	10,45
8 "	10,05	10,45
1,5 "	10,3	11,25
1,5 "	12,25	11,1
3 "	10 <sup>3)</sup>	10,65

Von da an sinkt die allgemeine Erregbarkeit des Präparates mehr und mehr.

Dieser Versuch hat naturgemäss nicht die gleiche Beweiskraft wie sein Analogon an der Schnecke, weil hier bei Cancer, selbst bei diesen schwachen Strömen, die Strecke, um die sich der Muskel verkürzt, sicherlich ein schlechter Messwert ist: je geringere Reizintensität genügt, eine maximale Muskelverkürzung zu erzeugen, um so grösser wird bei dieser Art Messung (mit der ich nur den Versuch an der Schnecke habe nachahmen wollen) die Fehlerquelle. Der Versuch wurde denn auch nur zweimal wiederholt. Sehr viel wichtiger als diejenige der Verkürzungsstrecke, ist aber die Bestimmung des Schwellwertes der Erregbarkeit. Bekanntlich hat v. Uexküll den Versuch gemacht, durch die grössere Reizbarkeit des gedehnten Muskels die rhythmischen Bewegungen der Lokomotionsorgane mancher Tiere zu erklären<sup>4)</sup>. Verhältnismässig neuerdings hat von Uexküll die Art der Erklärung auch auf einen Arthropoden über-

1) H. Jordan, Untersuchungen zur Physiologie des Nervensystems bei Pulmonaten. II. Pflüger's Arch. Bd. 110 S. 533—597 (spez. S. 540—541). 1905.

2) In diesem Falle war das Gelenk zerstört, die Muskelverkürzung wurde unmittelbar auf den Hebel übertragen, so dass wir durch die anatomische Anordnung der Skeletteile keinerlei Beschränkung der Kontraktionshöhe erhalten.

3) Man beachte, dass — offenbar durch sinkende Elastizität (einem Gummibande vergleichbar) — im Laufe des Versuchs die Länge des Muskels auch bei gleichem Gewicht zunimmt; die Erregbarkeit nimmt trotzdem ab.

4) J. v. Uexküll, Die ersten Ursachen des Rhythmus in der Tierreihe. Ergebn. d. Physiol. Jahrg. 3 Abt. 2. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1904.

tragen<sup>1)</sup>. S. 177 sagt er: „Es war also vor allem die Frage zu entscheiden, ob die Dehnung der Muskeln eines Beines dieses Bein zur Ausführung eines Schrittes veranlassen kann. Zu diesem Zwecke wird eine normale Libelle mit zusammengelegten Flügeln (mittels Modellierwaxes) an ein Stativ befestigt. Dann wird ihr ein einfaches Instrument, das ich „Doppelrolle“ nennen will, unter die Füße geschoben. Die Doppelrolle besteht aus zwei gewöhnlichen Bleistiften billigster Sorte, die nicht poliert sind, sondern die natürliche Oberfläche des Holzes haben, auf der die Libellenfüße sicher halten. Der eine Bleistift wird fest in einer Hand gehalten. Er trägt zwei Drahttringe, in denen der andere Bleistift frei rotieren kann. Man schiebt die Doppelrolle in wechselnder Lage unter die Füße der Libelle. Bald sitzen die Vorderfüße, bald die Hinterfüße, bald die Füße der linken, bald die der rechten Seite in wechselnder Anzahl auf der beweglichen Rolle. Erst wartet man, bis das Tier ganz ruhig geworden ist; dann beginnt man die bewegliche Rolle mit der Oberseite langsam nach aussen zu drehen, wobei die ihr aufsitzenden Libellenbeine gedehnt werden. Geschieht das Dehnen langsam und gleichmässig, was bald erlernt wird, so sieht man die gedehnten Beine sich bald in Bewegung setzen und einen der Dehnung der Rolle entgegengesetzten Schritt ausführen. Dabei bleiben die nicht gedehnten Beine auf der feststehenden Rolle ruhig sitzen.

Dieser Versuch lehrt unzweideutig, dass die Muskelausdehnung allein, entsprechend dem allgemeinen Gesetz, ausreichend ist, um die Erregung in die gedehnten Muskeln zu leiten<sup>2)</sup>.

Wo nun bisher dies Gesetz als zutreffend sich herausstellte, konnte es derart nachgeprüft werden, dass man den natürlichen „Impuls“ durch elektrische Reizung ersetzte (vgl. meine entsprechenden Versuche an Schnecken, wie schon erwähnt, ferner diejenigen Uexküll's am Seeigel und am Schlangensterne [z. B. in der zitierten Arbeit *Ergeb. d. Physiol. Jahrg. 3 Abt. 2, 1904*]).

Ich habe daher bei *Cancer pagurus* folgende Versuche angestellt: Vorab konnte gezeigt werden, dass der belastete Muskel nicht

---

1) v. Uexküll, Studien über den Tonus. V. Libellen. *Zeitschr. f. Biol.* Bd. 50 S. 168—202. 1907.

2) Von mir gesperrt.

mehr, sondern etwas weniger erregbar ist als der unbelastete, wenn der Unterschied auch nur gering ist.

Untersucht wird die Erregbarkeit des fünften Gelenkes. Gereizt wird durch Platinspitzen, die ins vierte Gelenk eingestochen wurden. Es zeigt sich, dass bei 13 g Belastung ein um 1 mm geringerer Rollenabstand des Induktionsapparates nötig ist, als bei Belastung mit 3 g. Also jedenfalls steigert das Gewicht die Erregbarkeit nicht, sondern es ist im Gegenteil etwas mehr Strom nötig, um den Muskel zu veranlassen, 13 g als 3 g zu heben. Da aber das Gewicht den Muskel nur wenig dehnt, der Versuch überhaupt nur mit total erschlafte Muskeln angestellt werden konnte, so entscheidet er auch nicht unbedingt gegen eine Proportionalität zwischen Muskellänge und Erregbarkeit.

Ich verfuhr daher wie folgt: Das Bein, welches untersucht werden soll, wird auf Kork fixiert. Zur Beobachtung kommt der Beuger der Klaue, nach Tenotomie des Streckers. Alle anderen Gelenke und Glieder sind mit reichlichen Mengen „Plasticin“<sup>1)</sup> vollkommen fixiert. Der Strom wird durch eingestochene Spitzen (fünftes und sechstes Gelenk) auf den Nerven übertragen. Kontraktion des Muskels bedingt Steigen des mit 3 g belasteten Hebels. Die Klaue ist ausserdem nach hinten (im Sinne ihrer Beugungsrichtung!) durch einen Faden mit einer Winde verbunden, welche ich in meiner zitierten methodischen Arbeit (Pflüger's Arch. Bd. 121 S. 221—235) beschrieben habe. Ziehen wir die Winde an, so wird die zuvor total gestreckte Klaue gebeugt, wenn auch nicht bis zur äussersten Grenze dieser Bewegungsmöglichkeit.

Einer gestreckten Klaue entspricht der Zeigerstand 0; gebeugt wird die Klaue, bis der Zeiger auf 12 weist. Diese Bewegung muss also der Muskel passiv mitmachen, ohne dass sich seine Belastung änderte, da diese durch einen „isotonischen“ Hebel auf ihn wirkt. Nun wird abwechselnd an der gebeugten und der gedehnten Klaue die Reizschwelle des Muskels auf folgende, wie mir scheint, recht sorgfältige Weise bestimmt: Man sucht die Grenze der Erregbarkeit vorab approximativ (wie üblich) und beginnt dann bei einem Rollenabstand, der etwa um 3 mm kleiner ist als die Grenze. Von da prüft man, Millimeter für Millimeter, den Schlitten weiter ausziehend.

1) Eine Modelliermasse, die ich zu mancherlei Zwecken an Stelle von Modellierwachs oder Ölthon sehr empfehlen kann. Siehe weiter unten.

Schliesslich erhält man einen Wert, bei dem eben keine Zuckung des betreffenden Muskels mehr erfolgt. Nun wartet man  $\frac{1}{2}$  Minute und prüft diesen Grenzwert nochmals nach. Die vorherliegende Millimeterzahl, die letzte, bei der Reaktion nachzuweisen war, wird dann als Schwellwert angegeben, während die darauf folgende, als erste Zahl, bei der die Reaktion ausbleibt, in Klammern mit der Bemerkung über den Ausgang des nach  $\frac{1}{2}$  Minute wiederholten Versuches steht.

Ich bemerke ausdrücklich, dass man sich durch häufiges Wiederholen des Versuches davon überzeugen muss, dass die Erregbarkeit des Präparates nicht an und für sich schwankt. Ich gebe daher hier gerade zwei Protokolle wieder, die an Präparaten mit ausserordentlicher Konstanz dieser Erregbarkeit (je unter gleicher Bedingung) gewonnen wurden<sup>1)</sup>.

Tabelle 2 a.

Isolierter Klauenbeuger. Zeigerstand 0 entspricht dem gedehnten, Zeigerstand 12 dem passiv verkürzten Muskel. Grenze R.-A. bedeutet: grösster Rollenabstand, bei welchem noch Reaktion<sup>2)</sup> erfolgt. Die Zahl in Klammern bedeutet den kleinsten Rollenabstand, bei dem Reaktion eben nicht erfolgt (zweimal nachgeprüft mit je  $\frac{1}{2}$  Minute Zwischenpause).

Zeigerstand	Grenze R.-A.	R.-A. ohne Reaktion
12	9,8 cm	(9,9 ohne Reaktion)
0	9,8 "	(9,9 " " )
12	9,8 "	(9,9 eben wahrnehm. Bewegung)
0	9,8 "	(9,9 ohne Reaktion)
12	9,8 "	(9,9 " " )
0	9,8 "	(9,9 " " )

Tabelle 2 b.

Anderes Bein, sonst alles wie in 2 a.

Zeigerstand	Grenze R.-A.	R.-A. ohne Reaktion
12	8,9 cm	(9,0 ohne Reaktion)
0	8,9 "	(9,0 " " )
12	8,9 "	(9,0 " " )
0	8,9 "	(9,0 " " )

Wir haben naturgemäss die Versuche v. Uexküll's (z. B. am Schlangensterne) nicht voll und ganz nachahmen können; denn der genannte Forscher untersucht die beiden Antagonisten je zusammen, das Übergewicht des gedehnten beweisend.

1) Auch am isolierten Strecker wurden Versuche gemacht.

2) Gemeint ist natürlich die Schwelle für Reize, die Kontraktion erwirken.

Dies Verfahren verbietet sich durch die eigenartigen Innervationsverhältnisse der Krusterextremitäten. Doch glaube ich sagen zu dürfen, dass die Erregbarkeit des Cancermuskels nicht von seinem Dehnungsgrade abhängt, dass der gedehnte Muskel für den Reiz nicht nachweisbar empfänglicher ist, als der verkürzte und daher die einfache Erklärungsweise v. Uexküll's für den lokomotorischen Rhythmus hier nicht zutrifft. Es ist ja immerhin möglich, dass etwa die Dehnung für den Muskel als Reiz aufzutreten vermag. Wir wissen, dass wir durch schnelle Dehnung Dauerverkürzung erzeugen können (Biedermann's Befund l. c. Bd. 95 S. 34). Wir wissen ferner, dass nach energischer Hemmung „eine kräftige, wenn auch meist nicht sehr lange anhaltende Kontraktion des Muskels in dem Momente eintritt, wo die Reizung beendet wird“ (Biedermann, l. c. Bd. 95 S. 35) u. a. m.<sup>1)</sup> Kurz, es mag oft den Anschein haben, als beruhe die Alternierung auf grösserer Erregbarkeit des gedehnten Muskels, doch ist eben diese grössere Erregbarkeit nicht vorhanden — eines der vielen Beispiele dafür, dass die einfachste Erklärung einer Erscheinung durchaus nicht immer die richtige ist.

Auf eine wirkliche Erklärung des lokomotorischen Rhythmus haben wir uns in dieser Mitteilung nicht einzulassen, sondern nur unsere Schlüsse aus den Versuchen d'érart zu ziehen, dass wir sagen: Die definierte Tonusfunktion des Schneckenmuskels findet innerhalb der lokomotorischen Muskulatur von *Cancer pagurus* kein Analogon; nach einer Zentrenfunktion, berufen diesen Tonus zu regulieren, vergleichbar der Leistung etwa der Pedalganglien von *Helix* usw., brauchen wir also nicht zu suchen.

B. Wird die Erregbarkeit des Krabbenmuskels auf Grund derjenigen Gesetze reguliert, die wir bei den „Reflexarmen“ kennen lernten?

Das Fehlen der Tonusfunktion schliesst naturgemäss nicht aus, dass die Erregbarkeit nach den gleichen Gesetzen reguliert werde,

---

1) Vgl. auch Sherrington's Befunde über alternierende Reizbarkeitschwankungen antagonistischer Muskeln (z. B.: On Innervation of Antagonistic Muscles. 9. Successive Spinal Induction. Proc. Roy. Soc. London vol. 77 B. p. 478—497. 1906.)

die für die „Reflexarmen“ Gültigkeit haben. Ich vermag ein Beispiel für ein Tier zu geben, das, anscheinend zu den Reflexarmen gehörend, doch über keinerlei Tonusfunktion verfügt: ich meine die *Medusen*<sup>1)</sup>. Ihnen fehlt die Tonusfunktion der Lokomotionsmuskeln (des Schirmes) in der Tat völlig; allein ihre Erregbarkeit ist vom Randnervensystem ganz in dem gleichen Verhältnisse abhängig, wie diejenige des Schneckenfussmuskels vom Cerebralganglion. Dass für die Krebsartigen ausschliesslich das Cerebralganglion für solch eine Regulation der Erregung verantwortlich gemacht werden könnte, steht nach Bethe's hier referierten Resultaten fest: Dies Ganglion hemmt; seinem einseitigen Fehlen sind die Kreisbewegungen zuzuschreiben. Da ich sicher glaubte, hier positive Ergebnisse erhalten zu müssen, so veranlassten mich die ersten Misserfolge zu besonders eingehenden Untersuchungen nach ganz verschiedenen Methoden. Da jeder Eingriff bei der Prüfung, wie Freilegung des Extremitätennerven, die Möglichkeit einer Leitungsunterbrechung zwischen Hirn und Nerv mit sich brachte, ja, da selbst das Einstechen von Spitzen in nicht kontrollierbarer Weise den Nerven schädigen konnte, so wurde schliesslich wie folgt verfahren: Um zwei der nicht untersuchten, benachbarten Gelenke wurde aus Kupferdraht je ein Ring gelegt, der ziemlich fest anschloss. Auf diese beiden Ringe wurde der Wechselstrom übertragen. Diese Anordnung erwies sich als durchaus zuverlässig; doch sei ausdrücklich bemerkt, dass die Versuche mit gleichem Resultate auch mit direkter Reizung des Nerven, sei es auf Platindrähten, sei es durch eingestochene Spitzen, angestellt wurden. Ich gebe hier nur einige wenige Protokolle, während im ganzen zehn einwandfreie Resultate vorliegen. Um auch durch Isolierung eines der beiden Muskeln keine Fehlerquelle<sup>2)</sup> zu erhalten, werden die beiden Antagonisten beobachtet und die Erregbarkeitsgrenze durch Bestimmung der folgenden Werte festgelegt: 1. des Schwellwertes für Beugung (Scherenschluss); 2. des Beginnes ausgesprochener Streckung (Scherenöffnung); 3. des Schwellwertes der (Öffnungs- oder Streck-) Erregbarkeit überhaupt. Und zwar geschah alles dieses natürlich erst am normalen Tiere, sodann am gleichen Tiere mit entferntem Cerebralganglion.

1) Diese Resultate sollen demnächst in einer kurzen Mitteilung besonders veröffentlicht werden.

2) In einigen Fällen wurden auch, durch Tenotomie des Streckers, isolierte Beuger untersucht. Gleiches Resultat.

Tabelle 3 a.

Cancer pagurus, linke Schere mit Kupferdrahringen um das vierte und fünfte Gelenk<sup>1)</sup> versehen. Beobachtet wird der bewegliche Scherenarm.

1. In normalem Zustande.

Grenze Schluss . . . . .	R.-A. = 8,1 cm,
Beginn Öffnung . . . . .	R.-A. = 9 "
Grenze Öffnung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 11,2—11,4 cm.

2. Das Cerebralganglion wird nun entfernt.

Grenze Schluss . . . . .	R.-A. = 8,1 cm,
Beginn Öffnung etwa . . . . .	R.-A. = 8,8—9 cm,
Grenze Öffnung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 11 cm.

Tabelle 3 b.

Das gleiche an der Endklaue des zweiten rechten Gehbeines. Drahringe um fünftes und sechstes Gelenk.

1. In normalem Zustande.

Grenze Beugung . . . . .	R.-A. = 9 cm,
Beginn Streckung . . . . .	R.-A. = 9,4 "
Grenze Streckung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 10,4 "

2. Das Cerebralganglion wird nun entfernt.

Grenze Beugung . . . . .	R.-A. = 8,8 cm,
Beginn Streckung . . . . .	R.-A. = 9,2 "
Grenze Streckung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 10,2 "

3. Das Bein wird vollkommen abgetrennt.

Grenze Beugung . . . . .	R.-A. = 8,9—9 cm.
--------------------------	-------------------

Erregbarkeit sinkt nun, Streckung war nicht mehr zu erzielen.

Eine Zunahme der Erregbarkeit nach Entfernung des „Hemmungszentrums“ war also in keinem Falle nachzuweisen. Auch das Bauchmark scheint keinen entsprechenden Einfluss auf die Erregbarkeit zu haben. Es galt nun noch zweierlei zu zeigen: 1. dass die kleine, zuweilen beobachtete Abnahme der Erregbarkeit nach Enthirnung lediglich eine Art Ermüdung ist; 2. dass auch längere Zeit nach Enthirnung keine Zunahme der Erregbarkeit nachzuweisen ist. Beide Aufgaben werden dadurch gelöst, dass die Erregbarkeit beider Seiten an einem Tiere untersucht wird, bei dem ein Schlundconnectiv einige Zeit vorher durchschnitten worden ist. Das Tier wird verbunden und 3 Stunden in Ruhe gelassen. Es macht sehr deutliche Kreisbewegungen.

1) Gemeint ist das „Handgelenk“ und das vor dem Handgelenk kommende Gelenk.

## Tabelle 4a.

*Cancer pagurus*. Vor 3 Stunden ist ihm das rechte Schlundconnectiv durchschnitten worden. Um viertes und fünftes Gelenk beider Scheren befinden sich Kupferdrahringe.

1. Rechte, cerebrallose Schere.
 

Grenze Scherenschluss . . .	R.-A. = 8 —7,8 cm,
Beginn Öffnung . . . . .	R.-A. = 8,5—8,4 „
Grenze Öffnung (Erregbarkeit)	R.-A. = 10,1—9,9 „
2. Linke, normale Schere.
 

Grenze Scherenschluss . . . . .	R.-A. = 8 cm,
Beginn Öffnung . . . . .	R.-A. = 8,4 „
Grenze Öffnung (Erregbarkeit) . . .	R.-A. = 10,2 „

## Tabelle 4b.

Gleiches Tier, gleicher Versuch an den Klauen der beiden ersten Gehbeine.

1. Linkes, normales Bein.
 

Grenze Beugung . . . . .	R.-A. = 9,3 cm,
Beginn Streckung . . . . .	R.-A. = 10,0 „
Grenze Streckung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 10,8 „
2. Rechtes, cerebralloses Bein.
 

Grenze Beugung . . . . .	R.-A. = 9,6 cm,
Beginn Streckung . . . . .	R.-A. = 10,0 „
Grenze Streckung (Erregbarkeit) .	R.-A. = 10,8 „

Somit kann Kreisbewegung und Reflexhemmung bei *Cancer pagurus* nicht in der Weise erklärt werden wie bei Schnecken (*Aplysia*). Die Krebse gehören in keiner Weise zu den „reflexarmen“ Tieren.

#### IV. Versuche, die Aufschluss über die Art geben, wie das Cerebralganglion von *Cancer pagurus* das ihm unterstellte Nervensystem zu beeinflussen imstande ist.

##### A) Hirnreizung.

Bis jetzt haben wir nur berücksichtigt, was geschieht, wenn man den Extremitätennerv oder das Bauchmark reizt. Wir wollen nun vorab sehen, was die Folgen der Reizung entweder des Gehirnganglions selbst, oder der von ihm ausgehenden Schlundconnective sind. Über diesen Effekt scheint so gut wie nichts bekannt zu sein. Jeder, der durch Eingriffe diese Zentren heftig gereizt hat, kennt ja wohl die dabei auftretenden Streckkrämpfe. Bethe teilt einen einzigen Versuch mit, den er nicht weiter ver-

folgte (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 S. 636). „Bei Reizung einer Schlundkommissur tritt starrkrampfartige Streckung der Beine beider Seiten nach der gereizten Seite hin und Spreizen der Scheren ein.“

Wendet man bei Reizung des Gehirns mittelstarke Ströme an, so beobachtet man am frischen Tiere stets jene starrkrampfartige Streckung; d. h. es bewegt sich das erste (Hüft-) Gelenk nach hinten, das zweite nach oben, das vierte nach hinten, das fünfte nach oben, das sechste nach hinten und endlich das siebente Gelenk nach oben, alle stets der schwächeren Sehne folgend<sup>1)</sup>.

Dehnt man den Versuch länger aus, so beobachtet man nicht selten als ersten Effekt eine kurze Beugerzuckung, der dann Streckkrampf folgt. Späterhin, wenn offenbar die Reizleitung noch mehr verschlechtert ist, wirken unsere mittelstarken Ströme wie schwache Ströme, mit denen wir uns sogleich beschäftigen. Wie wir aber auch immer die Ströme steigern, bis zum Vollstrom (R.-A.=0) des Induktors mit sechs Elementen, nie erhalten wir etwas anderes als Streckung der Extremität, Öffnung der Schere.

Wenden wir nun schwache Ströme an, so gelingt es leicht, bei einer Reihe von Gelenken dauernde Beugung zu erzielen. Freilich gelingt es nicht immer, alle Gelenke zum Beugen zu bringen, und überhaupt liegt die Reizintensität, wo Beugung in Streckung übergeht, der Erregbarkeitsschwelle so nahe, dass es nicht ganz einfach ist, am frischen Tiere diese Beugung aller Gelenke vom Gehirn aus zu zeigen. Bei einzelnen Gelenken gelingt es stets. Hat aber, wie schon angedeutet, das Tier zuvor zu einer Reihe von Gehirnreizungen gedient, so gelingt es wesentlich leichter, ja es kann vorkommen, dass die Erregbarkeit (offenbar) so sinkt, dass jedwede Reizung des Gehirns Beugung bedingt. Dass die Beuger hierbei sich wirklich kontrahiert haben, kann man ganz deutlich am Widerstande fühlen, welchen sie dem sie vorsichtig streckenden Finger entgensetzen. Bei Reizungen mit schwachen Strömen, etwas vor der Intensitätsgrenze, bei der Streckung beginnt, erhält man nicht selten vielgestaltete (Geh-) Bewegungen der Beine.

---

1) „Oben“ im Sinne unserer Auseinandersetzung gelegentlich der Beschreibung der Gelenke am Crustaceenbeine.

Protokolle als Beispiele für die zu den dargetanen Erscheinungen notwendigen relativen Wechselstromintensitäten. Die Platinelektroden werden auf das Cerebralganglion vorsichtig aufgesetzt.

- R.-A. = 10,9 cm. Beugekrämpfe der Beine, nicht der Scheren.  
 R.-A. = 11 „ Rechte Schere zeigt deutlichen, meist unvollkommenen Schluss („tonisch“, vergleichbar der „Interferenz“ bei Reizung des Scherenerven mit Mittelströmen), linke Schere ist nicht zum Schlusse zu bewegen.  
 R.-A. = 10 „ Verschiedene Gelenke verhalten sich verschieden, so dass es nicht selten zu scheinbaren (unkoordinierten) Gehbewegungen kommt; rechte Schere öffnet sich.  
 R.-A. = 9 „ Allgemeine Streck- bzw. Öffnungskrämpfe.  
 R.-A. = 11,35 „ Scherenschluss (niemals vollkommen, einmal nunmehr auch links).

In einem anderen Falle gelang es mir, zu Anfang nie eindeutigen Schluss (Beugung) zu erzielen; bei R.-A. = 8,8--9 cm erhielt ich rhythmische Bewegungen, Oszillation des beweglichen Scherenarmes; doch konnte man leicht fühlen, dass die Beuger sich unter dem Einfluss dieser Gehirnreizung zusammenzogen. Bei R.-A. = 7,5 cm war das Resultat immer noch schwankend; links schloss sich die Schere, rechts öffnete sie sich; später trat beiderseitig Scherenöffnung auf.

- R.-A. = 7 cm. Beiderseitige ausgesprochene Scherenöffnung.  
 R.-A. = 6 „ Allgemeine Streckkrämpfe. Nunmehr wird der Schlitten wieder ausgezogen.  
 R.-A. = 8,2 „ Die Beine heugen sich, beide Scheren schliessen sich, freilich die letzteren nicht vollkommen, mehr tonisch; doch ist in anderen Fällen auch ein vollkommener Scherenschluss zu erzielen.

Es bleibt nun noch die Wirkung der Gehirn- (oder Connectiv-) Reizung auf die isolierten Beuger (Schliesser) zu untersuchen.

An beiden Scheren wird der Öffner und an einer Anzahl Beine der Strecker des fünften Gelenks tenotomiert. Nunmehr ist in diesen Gelenken und den Scheren mit mittelstarken bis stärksten Strömen überhaupt keine Kontraktion zu erzielen. In einem einzigen Falle war ganz zu Beginn der Reizung eine kleine Zuckung zu sehen. Versetzen wir in üblicher Weise die betreffenden Muskeln in Tonus, so tritt bei Gehirnreizung mit mittleren bis stärksten Strömen fast unmittelbar Hemmung auf, die man mit

dem Finger ausserordentlich deutlich fühlt. Naturgemäss lässt sich auch in solch isolierten Muskeln mit schwachen Strömen besonders späterhin Kontraktion erzielen, am leichtesten wieder in den Beinen, z. B. erhalte ich an einem frischen Tiere bei R.-A. = 13 cm Beugung (Schluss) der isolierten Muskeln. Die so entstehende Verkürzung wird durch starke Ströme unmittelbar gehemmt. Später genügt schon ein Rollenabstand von 11 cm, in einem anderen Falle von 8,4 cm, um solche Beugung zu erzielen.

Wird eine starke, zu Streckkrämpfen führende Beugung unterbrochen, so erfolgt bei normalen mit beiden Muskeln versehenen Gelenken nicht selten eine reaktive Beugung, die zu allgemeiner Unruhe führen kann.

Wir können diese Ergebnisse mit den folgenden Worten zusammenfassen: Reizung des Gehirns oder der der Schlundconnective hat genau die entgegengesetzte Wirkung wie Reizung der Extremitätennerven. Denn Hirnreizung mit starken Strömen hemmt die Beuger und erregt die Strecker, während schwache Ströme umgekehrt die Beuger erregen und die Strecker hemmen. Der Effekt der schwachen Ströme ist am wenigsten leicht zu demonstrieren.

Der Gedanke, als könnte in dem Antagonismus zwischen peripherer und zentraler Reizung ein biologischer Mechanismus zum Ausdruck kommen, lag nahe. Wir suchen ja die Erklärung eines Hemmungsvorganges: Wenn nun irgendein äusseres Agens, etwa reflektorisch, so Bauchmark als Gehirn erregt, so müsste das Gehirn an das Bauchmark einen Reiz abgeben, der mit der Erregung, die das Bauchmark nun selbst (reflektorisch) abgibt, interferierte, dergestalt eine Hemmung bedingend. Im Gehirn mag noch etwas geschehen, um die Hemmung zweckmässig abzustimmen; doch das soll uns hier ja nicht interessieren, da wir uns lediglich mit dem Vorgange beschäftigen wollten, durch den das Gehirn das Bauchmark und die Peripherie zu beeinflussen vermag.

#### B. Interferenz zwischen cerebraler und peripherer Reizung.

Es war nunmehr folgendes experimentell zu entscheiden: Vermag Hirnreizung mit der Erregung des Bauchmarkes oder der Extremitätennerven zu interferieren, so dass Hemmung eines peripheren Reizes durch einen zentralen zu erzielen ist? Bei der grossen

Wichtigkeit, welche diese Frage zu haben schien, habe ich ganz besondere Sorgfalt auf ihre Entscheidung verwandt.

Vorab habe ich die Reizschwelle bestimmt, die der Beuger eines Gelenkes einmal bei gleichzeitiger Reizung des Bauchmarkes und des Gehirns, dann bei Reizung vom Bauchmark allein aufweist<sup>1)</sup>. Um so wenig wie möglich von den in Betracht kommenden Zentren zu verletzen, wurden diese in den ersten Versuchen nicht freigelegt, sondern rechts und links von ihnen Nähnadeln eingestochen, je mit den beiden Polen der beiden Induktionsapparate in Verbindung stehend. Ein Protokoll mag genügen.

#### Tabelle 5.

Cancer pagurus. Reizung von Cerebralganglion und Bauchmark, je durch einen Induktionsapparat, Stromübertragung durch je zwei Nähnadeln, die rechts und links von den Ganglien durch den Panzer gestochen sind. Beobachtet wird Beugung des siebenten Gelenkes (Klaue) des linken ersten Gehbeines. Gehirnreizung mit R.-A. = 8 cm.

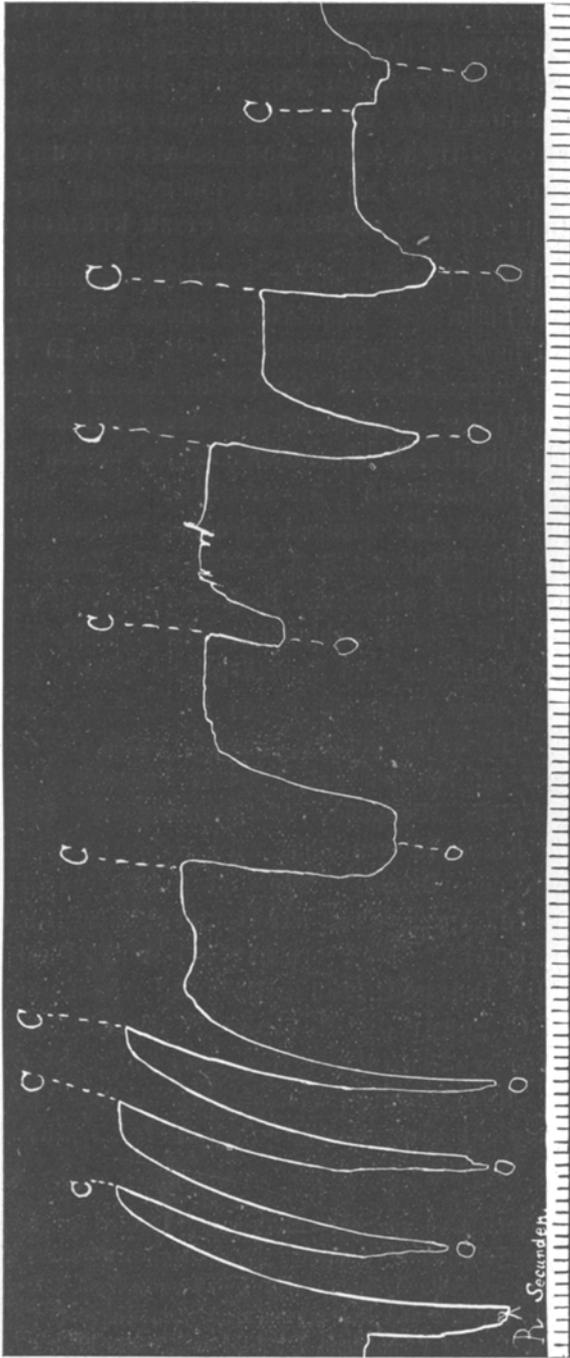
- I. Grenze Beugung bei gleichzeitiger Reizung von Gehirn und Bauchmark.  
R.-A. (des Induktors am Bauchmarke) = 10,2—10,3 cm.
- II. Grenze Beugung bei ausschliesslicher Reizung des Bauchmarkes.  
R.-A. = 10,8—11 cm.

Die Anordnung wurde später fallen gelassen, da sie nicht ganz sichere Resultate gab, in einigen Fällen sogar völlig versagte. Da nämlich das Gehirn Reizungen gegenüber sehr empfindlich ist, so sinkt zuweilen schon nach kurzer Zeit seine Erregbarkeit ganz ausserordentlich, Daher bewährten sich alle Anordnungen, bei denen folgende zwei Bedingungen erfüllt sind: 1. Die Gehirnreizung darf nur kurze Zeit dauern, man studiert ihre Wirkung auf die, längere Zeit dauernde, Reizung des Bauchmarkes. 2. An Stelle der Schwellwertbestimmung, die gleichfalls zuviel Zeit in Anspruch nimmt, hat Beobachtung der Bewegung zu treten.

Protokoll: Gleiche Anordnung wie eben, das Gehirn wird mit einem Strom von R.-A. = 8 cm zeitweilig gereizt. Das Bauchmark wird mit einem Strom von R.-A. = 8,8, dann 8,7, 8,6 usw. bis 8,3 cm gereizt. Beobachtet wird wieder Klauenbeugung am ersten linken Gehbein. R.-A. 8,8 am Bauchmark reicht vollkommen aus,

---

1) Diese Reihenfolge des Versuchs, bei der also die Anordnung mit mutmaasslich geringerer Erregbarkeit (Hemmung) zuerst kommt, dient dazu, Täuschung auszuschliessen, die, an sich, fallende Erregbarkeit bedingen könnte.



*Cancer pagurus*. Hemmung des Erfolgs peripherer Reize durch Reizung des Cerebralganglions. Rechtes Gehbein, Klauenbeuger. Kontraktion = Kurvenberg. Hemmung = Kurvental. Belastung 3 g. Bei R beginnt periphere Reizung, die während der Dauer des ganzen Versuchs nicht unterbrochen wird. Bei C = Reizung des Cerebralganglions. Bei O = Unterbrechung dieser Reizung. Alles übrige im Text.

um diese Beugung zu veranlassen. Sobald nun das Gehirn gereizt wird, während der Induktionsapparat, der mit dem Bauchmarke verbunden ist, mit einem der genannten Rollenabstände ununterbrochen spielt, streckt sich die vorher durch jene Bauchmarkreizung gekrümmte Klaue, um sich nach Unterbrechung der Gehirnreizung (nur dieser) sofort wieder zu krümmen.

Ich habe nun das Resultat dieses Versuches graphisch dargestellt und eine Reihe sehr brauchbarer Kurven erhalten, von denen ich die beste hier zur Reproduktion bringe<sup>1)</sup>. (Fig. 1.) Untersucht wird wieder Klauenbeugung des rechten ersten Gehbeines. Auf dieses Bein wird der Strom durch Drahtringe um das fünfte und sechste Gelenk übertragen. (In anderen Fällen werden Spitzen in diese Gelenke eingestochen.) An genannter Stelle wird mit schwachen Strömen, die aber maximale Beugung verursachen, gereizt (im Falle unserer Figur mit R.-A. = 10,5 cm). Zentral wirkt (im vorliegenden Falle) ein Strom von R.-A. = 7 cm<sup>2)</sup>. Die Platinspitzen sind unter das rechte Schlundconnectiv geschoben. Das Bein ist total mit Bindfaden und Modelliermasse fixiert, bis eben auf die Klaue, an deren Spitze ein Faden befestigt ist, der zum Schreibhebel geht. Dieser ist mit 3 g belastet, gegen die also der untersuchte Beuger zu arbeiten hat. Derart bedeutet Aufwärtsbewegung des Hebels Beugung, Abwärtsbewegung Streckung (Hemmung). Die Kurve ist von links nach rechts zu lesen. *R.* bedeutet Reizung des Beines. Sie wird während der ganzen Dauer des Versuches nicht unterbrochen oder sonstwie verändert. Den unmittelbaren Fall des Hebels, setzt die ihn bedingende Reizung des Cerebralganglions (bei *C*) gegen die Peripherie durch, doch so, dass nach Unterbrechung der Hirnreizung (bei *O*) die Erregung der Peripherie wieder zu ihrem Rechte kommt, der Muskel sich wieder (am Anfang maximal) verkürzt. —

1) Dass ich im ganzen so sparsam mit dem graphischen Verfahren war, lag daran, dass der mir seitens der Verwaltung der Zoologischen Station liebenswürdigst zur Verfügung gestellte Zylinder nicht genau zu meinem Schreibhebel passte. Vorrichtungen, um Zeit und Reizung zu markieren, fehlten.

2) Der mit dem Gehirn verbundene Induktor war etwas kleiner als der peripherisch reizende.

Es sind noch einige Kleinigkeiten an der Kurve zu sehen, so die Wirkung der Ermüdung für beide Reize; doch soll uns das hier nicht beschäftigen, so wenig als eine hypothetische Erklärung<sup>1)</sup> der Erscheinung, zu der noch wesentlich mehr Material herbeigebracht werden müsste. Wir bedürfen dessen jedoch nicht, um uns der Frage zuzuwenden: Können wir auf Grund der mitgeteilten Ergebnisse an eine Lösung unseres Problems gehen?

### C. Die Kreisbewegungen.

Die von Bethe beschriebenen Hemmungen lassen sich ja ohne weiteres aus dem dargetanen Verhalten verstehen: Wie auch immer die Impulse beschaffen sein mögen, stets werden die vom Gehirn kommenden die umgekehrte Wirkung haben, wie diejenigen, die unmittelbar vom Bauchmarke ausgehen; beide werden sich gegenseitig aufheben oder einschränken müssen, wie wir sahen. Allein mir scheint, dass wir einen richtigen Einblick in diese Verhältnisse erst erhalten, wenn es uns gelungen ist, vor allem die Kreisbewegungen und diejenigen Ausfallserscheinungen zu erklären, die der Gang nach Gehirnzerstörung zeigt.

Versuchen wir zu einer Analyse der Kreisbewegungen zu schreiten: Von früheren Analysen brauchen wir hierbei nur diejenige Bethe's zu berücksichtigen. Eine gute Zusammenstellung gibt dieser Autor in seiner allgemeinen Arthropodenarbeit (Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 541), woselbst auch die Brachyuren (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50) berücksichtigt werden. Wir wollen die für uns wichtigen Punkte zum Teil im Wortlaute wiedergeben. Vorab steht fest: Bahnenkreuzung gibt es bei Crustaceen nicht (z. B. S. 539 a. a. O.), das zeigen alle entsprechenden Versuche (auch die meinigen). Ferner „ist der Kreisgang nach der gesunden Seite, welcher bei manchen Tieren immer (Pachytylus, Apis), bei anderen nur manchmal (Astacus, Squilla, Dytiscus), nach Ausschaltung einer Gehirn-

1) Der schwierigste Punkt dieser Erklärung ist natürlich die Umkehrung des Erfolges bei zentraler, verglichen mit peripherer Reizung. Doch ist auch die Interferenz selbst nicht ohne weiteres verständlich, will man nicht, wie Biedermann, hemmendes und erregendes System als zwei getrennte Mechanismen betrachten. Wohl zeigt Fröhlich, dass zwei schwache, periphere Reize einander hemmen können (l. c. S. 413, 428, 433); allein in erster Linie hemmen sie die Scherenöffnung, den Scherenschluss nur in manchen Fällen. Wir erhalten aber stets Hemmung der Beugung, hingegen Erregung des Streckers.

hälfte auftritt, lediglich auf die Ungehemmtheit der operierten Körperseite zurückzuführen . . . . 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 operierten Seite der Seitwärtsgang unmöglich wird und an seine Stelle Vorwärtsgang tritt, während die Beine der gesunden Seite fortfahren, seitwärts zu gehen“. Ich erwähnte ja schon, dass für Bethe „die Korrelationen, welche den typischen Brachyurengang (Seitengang) ausmachen, im Gehirn lokalisiert sind“ (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 S. 599).

Dieser so fundamentale Unterschied zwischen den Ursachen des gleichen Effektes, gleicher Operationen, bei naheverwandten Tieren, schien mir bedenklich. Der erste Zweifel daran, dass „Ungehemmtheit“ die einzige Ursache der Kreisbewegungen beim Flusskrebs sei, kam mir gelegentlich eines Vorlesungsversuches. Der Krebs marschierte ohne jede Reizung im Kreise herum; die Beine beider Seiten machten genau die gleiche Zahl Schritte und berechtigten mich in keiner Weise zu sagen, dass etwa durch die ungehemmte Länge sonst normaler Schritte der Kreisgang verursacht würde. Die Beine der operierten rechten Seite aber griffen in abnormer Weise nach (vorn und) innen, wie eben bei einem normalen Tiere, das aus irgend einem Grunde nach links umdreht. Sogar die rechte Schere, die das Tier zufällig zur Stütze gar nicht benutzte, bog sich in der Richtung des werdenden Kreises, als wolle sie den Weg zeigen. Ich habe diese Dinge beim Flusskrebs nicht weiter verfolgt, sondern habe mir vorgenommen zu sehen, ob sich nicht Ähnliches, auch bei Cancer nachweisen liesse. Ob wir nicht daraufhin eine (vielleicht sogar für Kurz- und Langschwänzer in gleicher Weise gültige) Erklärung dieser Erscheinungen finden könnten, welche die Annahme besonderer Korrelationen im Krabbenhirne, welche den typischen Brachyurengang ausmachen, entbehrlich erscheinen liesse. Eine solche Erklärung, die uns den Kreisgang verständlich machte, bedeutete für uns die Lösung unseres Hauptproblems; ist doch der Kreisgang nichts anderes als ein Ausdruck dafür, dass auf einer Seite diejenigen Einflüsse weggefallen sind, denen in der Norm die Leitung des Systems unterster Ordnung durch das Oberzentrum zuzuschreiben ist.

Wir halten uns vorderhand gänzlich an unser Objekt, Cancer

pagurus und beginnen mit den beiden Vorderbeinen. Diejenigen Beine solch eines Tieres, die dem Einflusse des Gehirns entzogen wurden, sind, wie wir hörten, in den Gelenken gebeugt. Es braucht das nicht immer deutlich hervorzutreten, und bei einseitig operierten Tieren wird man zuweilen Messungen anstellen müssen, um über das Verhältnis der Krümmung der operierten Beine zu derjenigen der normalen etwas aussagen zu können. Allein das tut nichts zur Sache: Wenn man die Abnormität überhaupt sieht, so beruht sie stets auf der genannten Beugung. Sehen wir uns die wichtigsten Gelenke (das erste, zweite und fünfte) im einzelnen an. Gelenk eins ist nach vorn in abnormaler Weise gebeugt, zwei ist nach unten gekrümmt, und ihm ist es vornehmlich zuzuschreiben, dass in der Regel der Körper des operierten Tieres höher zu liegen kommt, als der des normalen. Gelenk fünf ist wieder „nach unten“ gebeugt; da aber die Achse des Beines etwas gedreht erscheint, schon an sich, nun aber durch die abnorme Lage des Gelenkes eins noch mehr<sup>1)</sup>, so kommt es, dass die Krümmung von Gelenk fünf fast in die Horizontale fällt und durch sie Glied sechs und sieben noch mehr nach (vorn und) innen verschoben sind, als dies die abnorme Haltung von Gelenk eins schon bedingt. Gewiss spielen auch Gelenk vier, sechs und sieben eine Rolle, besonders sechs und sieben, allein genau im gleichen Sinne wie die erwähnten Gelenke, den beschriebenen Effekt verstärkend<sup>2)</sup>, so wollen wir sie der Einfachheit halber nicht berücksichtigen. Wird nun ein derartig dahliegendes Tier zum Gehen veranlasst, so beobachten wir folgendes: Vorab treten die Beine der hirnlosen Seite fast stets als „Zieher“ auf; meine Beobachtungen beschränken sich ganz auf diese Gangart, bei der also die abnorme Seite vorangeht<sup>3)</sup>. Die hirnlosen Beine finden ihren Stützpunkt wesentlich weiter vorn und mehr der Mittellinie des Tieres genähert, als in der Norm. Wenn nun obendrein das Bein zum Schritt ausholt, so verschärft sich diese abnorme

1) In der Norm und jetzt noch mehr ist bei den beiden Vorderbeinen nicht die untere Medianlinie, sondern die hintere Seite des Beines dem Bodenteils zugekehrt, teils liegt sie ihm auf. Übrigens kommt es mir bei allen diesen Angaben nur auf die annähernden Lagebeziehungen an.

2) Gelenk vier und sechs nach vorn, sieben nach unten, d. h. der Achsendrehung wegen nach vorn und innen.

3) Für denjenigen Gang, bei dem die normale Seite vorangeht, ist das Problem durchaus das gleiche.

Krümmung, d. h. der Stützpunkt des Beines wird noch mehr nach vorne-innen verschoben. Da nun jedes Bein etwa seinen Anheftungspunkt am Körper dem Stütz- oder Angriffspunkte am Boden zu nähern sucht, so wird durch diese „hirnlosen“ Beine der Körper nach vorn gezogen werden müssen, um so mehr nach vorn, je ausgesprochenener vorher die Krümmung nach vorn und innen war.

Im Prinzip für alle vier Beine gleichartig, trifft unsere bisherige Analyse doch, wie bemerkt, nur für die zwei vordersten genau zu, „während die beiden hinteren Beine ebenfalls gmnach vorne eifen, aber, nach hinten einstemmend, schiebend wirken“ (Bethe). Allein dieses „Schieben“ ist nichts, als ein nach hinten fortgesetztes Ziehen, mit genau den gleichen Gelenkkrümmungen. Dass aber der Angriffspunkt der beiden Hinterbeinspitzen nun eben hinter dem Befestigungspunkte ihrer Hüften zu liegen kommt, liegt in der normalen Achsendrehung dieser beiden Beine<sup>1)</sup>, derzufolge die drei äussersten Glieder nach hinten gerichtet sind. Auch diese Lage akzentuiert sich durch Beugung nach Enthirnung, d. h. die Beine stellen sich nun nicht mehr wie beim normalen Gange fast senkrecht (etwas nach hinten!) zur Körperachse ein, um dergestalt am Seitwärtsgang mitzuwirken, sondern Glied 1—4 steht nach vorn-oben, Glied 5—7 in spitzem Winkel nach hinten-unten gerichtet. Der Hauptfehler ist im zweiten und fünften Gelenk zu suchen und durch die Formel: nach vorn (2) innen (5), wie bei den Vorderbeinen auszudrücken, und so ergibt sich ihre Beteiligung am Kreisgang von selbst.

Bei jeder neuen Auslage wiederholt sich durch übertriebene Krümmung der Fehler. Das normale erste Beinpaar stellt sich hingegen bei der Auslage zum Gehen etwa senkrecht zur Körperachse des Tieres, die anderen noch weiter nach hinten. Das ist nun auch die Richtung, in der die Beine der normalen Seite unseres Tieres die Auslage zum ersten Schritt nehmen, und da sie schieben, so ist ihr Bestreben, den Körper seitlich nach rechts zu bringen. So kombiniert sich die Bewegung aus: „nach vorn rechts“ und „seitlich rechts“, wobei wahrscheinlich „nach vorn rechts“ überwiegt, da ja die rechten Beine mit den viel stärkeren Beugern arbeiten. Dass auf diese Weise die Kreisbewegungen entstehen müssen, die Bethe beschreibt und abbildet (Arch. f. mikr. Anat. Bd. 50 Taf. 33 Fig. 2, Rechtsgang), braucht weiter nicht dargetan zu werden.

1) Durch die (normale) Stellung des Hüftgelenks wesentlich bedingt.

Was aber ist die Ursache dieser abnormen Ausgangsstellung der Beine, ihres erneuerten Vorgreifens bei jedem Schritt? Wir sahen, dass alle Gelenke genau in der umgekehrten Richtung gebeugt sind wie die Gelenke des Tieres, dessen Gehirn wir (stärker) reizen. Dies könnte aber ganz gut das Folgende zu bedeuten haben: Was das Tier mit gereiztem Gehirn zuviel hat, hat das Hirnlose zu wenig. Es fehlt die von uns deutlich nachgewiesene Hemmung von seiten des Gehirns, die in der Norm die notwendige Zwischenlage zwischen unserem Zuviel und Zuwenig bedingt: die normale Ausgangslage jedes Einzelschrittes im Seitengang<sup>1)</sup>.

Mir schien, als dürfe man die Entscheidung solch einer wichtigen Frage nicht reiner Argumentation überlassen; es galt zu versuchen, ihrer Lösung auf experimentellem Wege näher zu kommen.

Wenn es richtig ist, dass der Kreisgang nicht durch einseitigen Verlust des Zentrums für Seitengang, sondern durch Fehlen eines einfach gearteten Reizes bedingt ist — so müssen wir imstande sein, dem Tiere das Genommene durch ebenso einfache abgestufte Reizung der vom Gehirn ausgehenden, von ihm getrennten Bahnen wiederzugeben.

Um dieses Ziel zu erreichen, verfuhr ich wie folgt: Ich stellte ein Elektrodenpaar aus den üblichen Drahtspitzen her, die durch Siegelack im Abstände von wenigen Millimetern voneinander zusammengehalten wurden. Die Drahtspitzen waren (beide gleich) hakenförmig gekrümmt. Nun knetete ich aus der erwähnten Modelliermasse einen kleinen Fuss oder Halter für diese Elektroden, dessen Form sich aus dem Gebrauche von selbst ergibt. In ihn werden die Elektroden derart eingedrückt, dass wenn die beiden Haken nach unten, links gerichtet sind, das Stativehen oben, rechts von ihnen sich befindet. Nun öffnet man grosse bis mittelgrosse Exemplare von *Cancer pagurus* wie üblich von oben und legt das rechte<sup>2)</sup> Schlundconnectiv frei. Man tut gut, um dieses, dicht am Hirn, einen Faden zu knoten. Nun bringt man die Elektroden unter das Connectiv, um danach das Stativehen am bewachsenen (siehe methodische Einleitung) Rande der Panzerwunde festzudrücken. Das eben

1) Diese Lage kommt also durch peripheren, Beugung bevorzugenden, und zentralen, Streckung bevorzugenden Reiz zustande.

2) Ich bespreche hier wieder nur Fälle der (bequemeren) rechtsseitigen Operation, obwohl sie auch linksseitig (zur Kontrolle) ausgeführt wurde.

ist der Nutzen unserer Modelliermasse: sie nimmt jede Gestalt im Augenblicke der Notwendigkeit an und behält sie bei, ohne zurückzuzschnellen, und dadurch den Nerven zu zerren. Hat man einen Faden um das Connectiv geknotet, so legt man ihn nun derart um die Elektroden, dass ein Abrutschen des Connectivs von ihnen verhindert wird. Zwischen Gehirn und Fadenknoten schneidet man das Connectiv durch und verschliesst die Wunde, sei es mit einer Platte aus Wachs oder Modelliermasse, oder mit der ausgesägten Panzerplatte, die dann aber an der Stelle, wo die Elektroden liegen, einen entsprechenden Einschnitt zu ihrem Durchtritte erhalten muss. Es sei noch darauf aufmerksam gemacht, dass man gut tut, an der Stelle des Panzers, an welcher man die Elektroden zu befestigen gedenkt, schon vorher eine kleine Menge der Modelliermasse mit Wachs festzukitten, da dann ein ganz leichter Druck genügen wird, das Stativchen zu befestigen.

Die Tiere, denen die Anschlussdrähte der Elektroden aus der sorgfältig verschlossenen Wunde ragen, kommen nun ins Aquarium, wo sie sich in kurzer Zeit erholen. Die Versuche, über die wir nun berichten, sollten stets am gleichen Tage der Operation angestellt werden; denn es scheint, als schwände die Reizbarkeit oder die Leitfähigkeit des durchschnittenen Connectivs nach einer Reihe von Stunden. Ferner achte man darauf, durchaus lebensfrische Tiere zu wählen, die auch nach der Operation „spontane“ Beweglichkeit zeigen. Nur an solchen sind die folgenden Resultate mit aller Deutlichkeit zu sehen.

Wir verbinden nun durch eine 2 m lange doppelte Leitungsschnur<sup>1)</sup> die Anschlussdrähte der Connectivelektroden mit den Endpolen eines Induktionsapparates. Der Versuch kann sowohl auf dem Fussboden, als im Aquarium angestellt werden — beides mit gleichem Ergebnis. Die Leitungsschnur muss so gehalten werden, dass das Tier völlige Bewegungsfreiheit hat, und nun können wir nach Bedarf Strom geben.

Die nun folgenden Beschreibungen beziehen sich vorab auf ein bestimmtes Tier, das ganz besonders lebensfrisch war, im Aquarium dauernd enge Kreise beschrieb, so dass im Sande dieses Behälters einige Kreislinien stets sehr deutlich abgezeichnet waren. Dieses Exemplar wurde an einem Tage siebenmal mit gleichem Resultate

---

1) Für Lichtleitung.

untersucht. Ich konnte dies verschiedenen Herren in erstaunlicher Klarheit vorführen<sup>1)</sup>.

Der gleiche Versuch wurde bei einer ganzen Anzahl von Tieren mit Erfolg wiederholt; doch gelang es mir nicht wieder, solch eines lebenskräftigen Tieres habhaft zu werden, wie das erste es war<sup>2)</sup>. So führten meine späteren Exemplare nicht so lange Gänge aus als das erste, jedoch geschah alles in der gleichen Weise wie bei diesem.

Die Befunde. Soviel mir bekannt, ist es bislang nicht gelungen, den Hirnimpuls derart durch elektrische Reizung zu ersetzen, dass der Hauptsache nach, normale Lokomotion erzielt wurde; ich war daher nicht wenig überrascht, folgende Befunde bei Stromschluss an jenem besten Objekte zu machen: (Laut Protokoll.) 1. Mittlere Ströme (R.-A. = 11,5 cm). Sofort greifen die Beine der operierten Seite wie bei einem normalen Tiere nach aussen (etwa senkrecht zur Tierachse). Die Krabbe setzt sich in Bewegung stets „rechts voran“ und führt Kreisbewegungen nach rechts, um die operierte Seite, also in der Richtung des Uhrzeigers, umgekehrt wie ein solch operiertes Tier ohne zentrale Reizung diestut. Es läuft also unser rechts operiertes Objekt unter Einwirkung der zentralen Reizung genau wie ein links operiertes ohne diese Reizung.

2. Schwächere Ströme: Das Tier läuft eine sehr bedeutende Strecke (60 cm) vollkommen geradeaus, seitlich im Rechtsgange. (Ich hätte es noch viel länger in dieser Richtung laufen lassen können, fürchtete aber die schädliche Wirkung allzulang fortgesetzter Reizung des Connectivs).

3. Noch schwächere Ströme. Das Tier läuft wieder im Kreise nach links (rechts aussen), doch sind die Bogen wesentlich flacher als ohne Stromgebung.

---

1) Herr Kollege Dellsman, Assistent an der zoologischen Station, gestattete mir — da ich ja andere Belege nicht vorführen kann — seinen Namen hier zu nennen. Er hat das hier reproduzierte Protokoll angehört und als mit dem Gesehenen in Übereinstimmung befindlich erklärt. Auch Herr Direktor Dr. Redeke war so liebenswürdig, mir die Nennung seines Namens zu erlauben. Er sah alle in Frage kommenden Erscheinungen an einem anderen Tiere, deutlich, aber nicht mit gleicher Schönheit als beim ersten.

2) In den letzten Tagen meines Aufenthaltes im Helder standen mir solch lebenskräftige Tiere — wie ich sie bis dahin in grossen Mengen erhielt — nicht mehr zur Verfügung. Die meisten Exemplare waren frisch gehäutet; ob das aber die einzige Ursache der Minderwertigkeit aller Krabben war, weiss ich nicht.

4. Unterbreche ich nun den Strom, so tritt bei den Beinen der rechten Seite eine Beugung ein, welche diejenige des operierten, vorher aber nicht gereizten Tieres weit übertrifft. Die Krabbe liegt auf der Seite, rechts hoch, links tief. Im Augenblicke der Stromgebung senkt sich die rechte Seite, das Tier liegt wieder normal und beginnt seinen Gang, je nach Stromstärke in flachen Linksbogen, oder geradeaus im seitlichen Rechtsgange, oder aber endlich in Rechtsbogen. Noch Tage nach diesem Versuche führte das nämliche Objekt (natürlich ohne jede Reizung) die gewohnten Kreisbewegungen nach links (rechts aussen) aus.

Ich bemerke ausdrücklich, dass bei all den beschriebenen, unter Reizwirkung ausgeführten Gangtypen die Beine der rechten Seite die Hauptrolle spielen, sich am stärksten und durchaus koordiniert bewegen. Anders wenn wir allzustarke Ströme in Anwendung bringen. Dann nämlich treten in den Beinen der rechten Seite Streckkrämpfe auf; sie bewegen sich gar nicht mehr; und so dreht die Krabbe sich unter der ausschliesslichen Wirkung der Bewegung der Beine linker Seite, auf dem Fleck im Kreise.

Ob der Wechselstrom die einzelnen Beinglieder zwingt, genau die normale Lage einzunehmen, vermag ich nicht zu sagen, da ich ob der Empfindlichkeit des Connectivs und der dadurch sehr beschränkten Zeit, die man den Strom ununterbrochen einwirken lassen darf, solche Messungen für eine mindestens sehr undankbare Arbeit halten muss; denn auch ohne sie steht das, wie folgt, Zusammengefasste fest: Wir haben einmal durch einfache elektrische Reizung ein Tier, das durch Operation gezwungen<sup>1)</sup> war, im Linkskreise zu gehen, in den Stand gesetzt, wieder geradeaus seitwärts (rechts) zu gehen. Aber mehr wie das: Wir waren tatsächlich in der Lage, durch Abstufung des Stromes mit Hilfe des Induktorschlittens; das Tier in jeder beliebigen Richtung gehen zu lassen, freilich ging immer die rechte Seite voraus, allein wir konnten ja durch unsere Anordnung auch nur rechts einen Einfluss ausüben.

#### D. Reizungsversuche an Tieren mit total entferntem Gehirn.

Die Anordnung für diese Versuche ist genau die gleiche wie bei den vorhergehenden; nur legt man beide Connective auf dem-

1) Vgl. Bethe, Pflüger's Arch. Bd. 68 S. 541.

entsprechend etwas grössere Elektroden und trennt das Hirnganglion ganz ab.

Wir können uns hier kurz fassen: Tiere, zu erlangen, die von selbst am ersten Tage nach der Operation gegangen wären, war ich bei der Beschaffenheit des Materials gerade in diesen letzten Tagen meines Aufenthaltes im Helder nicht imstande. Die operierten Krabben sassen mit gekrümmten Beinen da, ohne sich zu rühren. Reizte ich nun, so streckten sich die Beine zur normalen Stellung, der Körper senkte sich, und das Tier fing an, im annähernd geraden Seitengang zu gehen. Freilich ergab sich meist ein flacher Kreisgang, den ich jedoch darauf zurückführe, dass die beiden Connective nie gleichstark gereizt werden können; das ergibt sich schon aus der Tatsache, dass dieser Kreisgang stets in der Richtung der ziehenden Beine vor sich ging (bei Rechtsgang nach rechts im Sinne des Uhrzeigers, bei Linksgang nach links).

Zu einer sehr grossen Anzahl Schritte habe ich durch elektrische Reizung diese Tiere ebensowenig veranlassen können, als die einseitig operierten, weniger lebenskräftigen: Stets nehmen (bei beiden Arten der Operation) die Beine normale Stellung ein, stets führen sie einen oder mehrere Schritte im Seitengange aus, dann bleiben sie (und zwar in normaler Haltung) stehen. Reizt man diese Objekte ausser durch Strom durch Kneifen eines Beines (bei einseitig operierten auf der linken Seite), so kann man die Zahl der Schritte nicht unwesentlich vermehren. Niemals aber erreicht man die langen Wanderungen der Krabben, die auch ohne Reizung des Connectivs ausgesprochene Spontaneität zeigen, die ja sehr von der Tauglichkeit des Materials abhängt.

Auf alle Fälle ist Spontaneität nicht absolut nötig: Die zentrale Reizung bedingt nicht nur die Richtung des Ganges, sondern sie wirkt auch gangauslösend.

## B. Allgemeiner Teil.

### I. Einige Worte über den „Tonus“.

Ich will hier nicht nochmals die Frage der „Tonusfunktion“ diskutieren, sondern nur auf einige Punkte aufmerksam machen, die mir nicht uninteressant zu sein scheinen: Dass die Dauerverkürzung des Krebsmuskels nichts mit dem Tonus des Schneckenmuskels zu tun hat, glaube ich bewiesen zu haben: Der Tonusmuskel be-

sitzt keinen festen Erschlaffungsnullpunkt, den er jederzeit einzunehmen in der Lage ist; ein Schneckenmuskel etwa ist tonisch verkürzt, solange er lebt. Hingegen „der normale Öffnungsmuskel (Flusskreb) gerät von selbst niemals in tonische Erregung, es bedarf immer dazu eines vorhergehenden Reizes“ (Fröhlich S. 401). In der Norm vermag der Krebsmuskel einen Erschlaffungsnullpunkt einzunehmen. Die tonische Dauerverkürzung des Schneckenfusses gibt einer ausdehnenden Gewalt langsam und stetig nach — die Dauerverkürzung des Krebsmuskels nicht. Je höher die momentane Fähigkeit des Schneckenmuskels tonisch zu reagieren, desto geringer seine Reizbarkeit. Beim Krebs ist das umgekehrt: „Nur Öffnungsmuskeln mit hoher Erregbarkeit haben die Fähigkeit, auf Reize hin tonisch zu reagieren; eine geringe Erregbarkeitsherabsetzung hebt die Fähigkeit, tonisch zu reagieren, auf“ (Fröhlich l. c. S. 404).

Ein Tonusmuskel zeigt gedehnt grössere Erregbarkeit als ungedehnt; auch dann, wenn die Dehnung durch ein Gewicht bewirkt wird, das bei der gemessenen Kontraktion mitgehoben werden muss. Der gedehnte Krabbenmuskel hingegen ist nicht reizbarer, als der nicht gedehnte, und wenn wir die Dehnung durch Mehrgewicht erzielen, so bedarf es sogar eines grösseren Reizes, um überhaupt Kontraktion zu veranlassen, wenn auch der Unterschied nicht eben gross ist. Genau das gleiche gilt für die Meduse.

Tabelle 6a.

Ein Stück des Schirmes von *Cyanea* liegt auf zwei mit je einem Pole eines Induktors verbundenen Stanniolstreifen und steht mit unserem Zeiger (Schreibhebel), der auf einer Skala arbeitet, in Verbindung. Einzelschlussschläge. Die Ausschlagshöhe (Strecke, um die der Muskel sich verkürzt) wird gemessen.

Last	Geringster Zeigerstand	Höchster Stand	
1 g	9	11,3	} i. g. acht Ablesungen erst nach 7 Minuten wird als Minimalstand 8,05 erreicht.
	9,4	11,2	
	9,4	11,3	
3,5 g	8,5	8,7	
	8,4	8,7	
	8,2	8,5	
	8,05	8,4	
1 g	8,35	10,05	
	8,8	10,4	
	8,8	10,45	

Ganz gleich liegen die Dinge, wenn man bei verschiedener Dehnung (Belastung) die Reizschwelle bestimmt.

Tabelle 6 b.

Cyanea. Stück des Schirmrandes. Bestimmung der Reizschwelle bei verschiedener Belastung (am Schreibhebel).

Reizschwelle bei 1 g Last	R.-A. = 9,9 cm
„ „ 7 g „	R.-A. = 9,7 cm
„ „ 1 g „	R.-A. = 9,8 cm

Bei der Schnecke habe ich gezeigt, dass nach Kontraktion auf Reizung hin der Tonus sinken kann (Pflüger's Arch. Bd. 110 S. 543—545), damit steigt dann die Erregbarkeit. Andererseits gibt es aber Fälle, besonders beim ganglienlosen Muskel und bei geringer Belastung, wo Reizung Tonuserhöhung bedingt (l. c. Tab. 5). Nach Reizung mit Wechselströmen ist noch nach  $16\frac{1}{2}$  Minuten und darüber der ursprüngliche Zeigerstand nicht erreicht. Auch dies doppelsinnige Verhalten scheint mir darauf hinzudeuten, dass im Schneckenmuskel möglicherweise zwei Prozesse nebeneinander herlaufen, voneinander nicht unmittelbar abhängig, in ihrer Beeinflussbarkeit verschieden: Tonusfunktion und Dauererregung.

Noch deutlicher wird der Zwiespalt bei Versuchen mit verschiedenen Temperaturen. A. a. O. (Pflüger's Arch. Bd. 110) S. 545 Tab. 6 ist ein Versuchsergebnis reproduziert, bei dem in der Tat der Schneckenfuss dem bekannten Gesetze folgt, dass Wärme den Tonus vermindert, und umgekehrt. Ich kann hier ein anderes Ergebnis anführen, dass, gleichfalls an der cerebralloren Helix unter auch sonst genau gleichen Bedingungen gewonnen, derartige Regelmässigkeit in der Wechselwirkung zwischen Tonus und Wärme nicht aufweist. Ich gebe der Reihe nach die dem „Tonus“ entsprechenden Zahlen des Zeigermindeststandes bei den verschiedenen Temperaturen an. Zwischen je zwei dieser Einstellungen ist mit Doppelschlägen gereizt worden, wobei wir das Resultat dieser Reizung hier nicht berücksichtigen.

Temperatur	Mindesteinstellungen des Zeigers (Tonus)
13 °	7,5—7,55—8,1
37 °	8,2 <sup>1)</sup> —8—7,8
11,7 °	6,5 <sup>1)</sup> —6,7—7,6—7,6—7,85

1) Zwischen Versuchen mit verschiedenen Temperaturen wird nicht gereizt.

Gerade dieses Protokoll zeigt deutlich, wie mindestens zwei Prozesse hier nebeneinander herlaufen: In der Kälte nimmt die Dauerverkürzung zu. Nun erwärmen wir: Vorab ist die Folge Zunahme des „Tonus“, doch allmählich fällt er wieder, wird geringer, als er in der Kälte maximal war. Nun Abkühlung auf 11,7°: Vorab weiterer Tonusfall, Anstieg erfolgt erst im Laufe des Versuchs, ein Anstieg, der wiederum das Minimum in der Wärme übersteigt. Meine Erklärung für diese Erscheinung ist die folgende: Der Muskel verliert freilich an echtem Tonus; allein die Wärme erhöht vorab seine Reizbarkeit, so dass die „Milieureize“, zu denen nun aber auch die Wärme selbst zu rechnen ist, in ihm eine Art langsam abklingender (Dauer-) Erregung bedingen. Beseitigen wir die Wärme, und damit einen wesentlichen Reiz und die Ursache, um derentwillen Reize an sich starke Reaktion erzeugen, so dehnt sich vorab der Muskel aus, um erst später, infolge der Kälte, an echtem Tonus zu gewinnen<sup>1)</sup>. Ich glaube, wir müssen sicherlich vorderhand folgendes unterscheiden: 1. Echte Tonusfunktion, wie wir sie von Schnecken, Aktinien, Ascidien, Echinodermen usw. her kennen. 2. Dauererregung, die wir in unserer Untersuchung am Krebs, ferner soeben an der Schnecke kennen gelernt haben, und wie sie wohl auch Jäderholm beim Frosche beschreibt. Sie ist eine besondere Form der Reizbeantwortung des Muskels, bei der in der Regel an Stelle der schnellen Zuckung mit grosser Hubhöhe eine langausgezogene „tonische“ Kontraktion von geringer Hubhöhe (Jäderholm) tritt. 3. Von dieser Dauererregung unterscheidet sich wieder die (pathologische) Kontraktur, die unter Umständen Tonus vortäuschen kann<sup>2)</sup>. 4. Endlich haben wir diejenige Erscheinung hier zu nennen, welche einzig und allein das historische Anrecht auf den Namen Tonus hat: das ist die Verkürzung, die am normalen Tier ein Muskel, der keinerlei Tonusfunktion zu haben braucht, unter dem Einfluss des Nervensystems aufweist<sup>3)</sup>. Auch diesem Tonus begegneten wir bei den Crustaceen. Bethe wies den Einfluss des

1) Vergleiche hierzu: G. A. Jäderholm, Untersuchungen über den Tonus, Hemmung und Erregbarkeit. Pflüger's Arch. Bd. 114 S. 248—300. 1906.

2) Bezüglich der Kontraktur am geschädigten Krebscherenöffner und ihrem Verhältnis zum „Tonus“ siehe Fröhlich, l. c. S. 404.

3) Vgl. z. B. als neuere Arbeit hierüber: L. J. J. Muskens, Muskeltonus und Sehnenphänomen. Neurol. Zentralbl. Nr. 23, 1899 (nach Separatabdruck zitiert). — Den Begriff „Herztonus“ übergehe ich hier absichtlich.

statischen Organs auf diesen Muskelzustand nach, und wir lernten in der abnormen Haltung der Extremitäten nach Enthirnung einen Ausdruck dieser Leistung kennen. Zugleich aber können wir nun darauf hinweisen, dass der Eintritt dieses Tonus in gleicher Weise zu geschehen scheint, wie der Eintritt einer anderen Erregung von seiten des Gehirns und des Bauchmarks. Nach unseren Resultaten können wir mit einigem Rechte schliessen, dass von seiten des Bauchmarks der Beugertonus überwiegt, ein Übergewicht, das durch Bevorzugung der Strecker vom Gehirn her aufgehoben wird: die tonuserzeugende Dauererregung vom Gehirn her — wenn wir von einer solchen reden dürfen —, wirkt also genau wie eine jede Erregung, auch eine künstliche, elektrische, die von diesem Zentrum kommt. Liegt es da so fern, diese Form des Tonus lediglich als eine Erscheinungsform der Erregung aufzufassen und sie dem Tonus der Schnecken als einer besonderen Leistungsart des Muskels mit besonderem Zentrum und vielleicht mit besonderem Substrat im Muskel (Bottazzi) gegenüberzustellen?

An eine Erschöpfung dieser Fragen ist so lange nicht zu denken, als es nicht gelingt, echte Tonusmuskeln, unabhängig von ihren Unterzentren, untersuchen zu können. Wie aber soll man die Nervenetze von den Muskeln praktisch trennen? Kurz ich beschränke mich hier mit Absicht auf diese Skizze, glaube aber, der Hinweis darauf genügt, dass wir unter dem Begriff Tonus dreierlei, ja viererlei Erscheinungen benennen, von denen man vorderhand ganz gewiss nicht beweisen kann, dass sie in letzter Linie doch identisch sind.

Aus dem Gesagten ergibt sich aber ferner, dass die grössere Reizbarkeit gewisser gedehnter Muskeln vielleicht die erste (darüber wissen wir nichts), aber sicher nicht die einzige Ursache des Rhythmus in der Tierreihe ist<sup>1)</sup>. Es gibt ein Refraktärstadium, und wir haben es für unser Objekt zum Teil aus Biedermann's und Fröhlich's Arbeiten kennen gelernt, dessen Wesen uns noch nicht bekannt ist, auch wenn wir die Begriffe „Refraktärstadium“ und „Ermüdung“ einander gleichsetzen können. Das gilt für niedere Tiere, vorab für Krebse und Medusen. Bei den letzteren könnten wir ja noch am ehesten Verhältnisse erwarten, wie bei den Schnecken: bei Medusen finden sich Nervenetze und andere Einrichtungen, die

---

1) v. Uexküll, Die ersten Ursachen des Rhythmus in der Tierreihe. Ergebnisse d. Physiol. Jahrg. 3 Abt. 2. J. F. Bergmann, Wiesbaden 1904.

sich mit denjenigen der Reflexarmen vergleichen lassen; bei den Medusen nun haben wir die Erregbarkeit der Muskulatur in ihrer Abhängigkeit von der Dehnung untersucht, während die Nervenetze — wie bei der Schnecke — wohl erhalten waren; und wir fanden, dass eine dauernde relative Verkürzung nicht die Ursache des Refraktärstadiums ist. Dauernde relative Verkürzung ist gar nicht vorhanden, die Muskeln haben vielmehr in der Ruhe ihren Erschlaffungsnullpunkt inne, von dem aus passive Dehnung die Erregbarkeit beeinträchtigt, aber nicht fördert<sup>1)</sup>.

## II. Zusammenfassung und Diskussion unserer Ergebnisse, soweit sie sich auf die Funktionen des Cerebralganglions beziehen.

### A. Zusammenfassung.

Wir konnten am Flusskrebs und *Cancer pagurus* die Resultate älterer Autoren, hauptsächlich Bethe's, bestätigen: Gehirnexstirpation bedingt keine Lähmung, die Tiere können gehen, dass sie das oftmals nicht, oder schlecht tun, liegt an sekundären Erscheinungen, vornehmlich daran, dass die Extremitäten in den Gelenken stark gebeugt sind, eine für unsere Betrachtungen besonders wichtige Folge der Enthirnung.

Einseitige Durchtrennung des Schlundconnectivs bedingt bei Kurzschwänzern stets (zwangsmässig), bei Langschwänzern fast stets (d. h. nicht zwangsmässig) Kreisbewegungen nach der normalen Seite, wobei zu beachten ist, dass Bahnenkreuzung im Zentralnervensystem nicht stattfindet. Es erweckte anfänglich den Anschein, als ob der Kreisgang bei Lang- und bei Kurzschwänzern auf verschiedene Ursachen zurückzuführen sei. Bei den Makruren nahm Bethe als diese Ursache das Nichtgehemmtsein, und dadurch quantitative Überwiegen der Beine auf der enthirnten Seite, an. Bei den Brachyuren schienen die enthirnten Beine, der Fähigkeit des Seitengangs beraubt, nur mehr nach vorn gehen zu können, ein Umstand, der mit dem erhaltenen Seitengang der normalen Seite, den Kreisgang bedingen musste. Das Brachyurenhirn war als Sitz der Correlationen für den Seitengang anzusehen.

---

1) Vergleiche zu dieser ganzen Frage Sherrington's Resultate über Erregbarkeitsschwankungen in bewegten antagonistisch angeordneten Muskeln („Bahnung“). Z. B. Proc. R. Soc. London vol. 77 B S. 478—497 und Biedermann's zitierte, hierhergehörige Resultate an der Krebssehne.

Hier setzten nun unsere neuen Untersuchungen an *Cancer pugurus* ein. Wir fanden vorab, dass die vom Cerebralganglion ausgeübte Hemmung (Beweglichkeit der Beine nach Enthirnung) nicht in der Art zu erklären sei, wie bei Schnecken, Ascidien usw. Das Krebshirn hemmt nicht durch seine blosse Gegenwart; ob mit, ob ohne seine Anwesenheit, die Extremitäten weisen stets die gleiche Reizschwelle auf. Das Krebshirn hemmt hingegen durch einen Impuls, den man durch künstliche Reizung des Zentrums selbst oder der von ihm ausgehenden Connective nachahmen kann. Also vorab, die Einrichtung des Zentralnervensystems der Crustaceen weist keine jener Eigentümlichkeiten auf, die für „reflexarme“ Tiere so charakteristisch sind. Neben der Hemmung müssen auch die Kreisbewegungen hier ganz anders erklärt werden als bei den Schnecken (*Aplysia*). Die Hemmung beruht auf folgender Einrichtung: Reizung des Extremitätennerven oder des Bauchmarkes bedingt bei Anwendung starker Ströme Beugung, bei schwachen Strömen Streckung. (Richet, Biedermann usw.) Reizung des Gehirns oder der Schlundconnective hat den umgekehrten Erfolg: Beugung bei sehr schwachen, Streckung bei stärkeren bis stärksten Reizen. Beide Reizerfolge stimmen darin überein, dass handinhand mit Erregung eines Muskels Hemmung seines Antagonisten geht. Wir konnten ferner beweisen, dass diese beiden Einrichtungen miteinander hemmend interferieren können: Der Erfolg einer peripheren Reizung (Beugung) konnte durch gleichzeitige Hirnreizung aufgehoben werden, während nach Unterbrechung der zentralen, nicht aber der peripheren Reizung sofort wieder Beugung eintrat (Fig. 1).

Mit Hilfe dieser Erscheinungen versuchten wir die Kreisbewegungen nach einseitiger Enthirnung zu erklären. Wir analysierten den sie verursachenden Vorwärtsgang der Beine der hirnlosen Seite, und fanden, dass er durch abnorm starke Beugung in den Gelenken nach vorn-innen, beim Ausholen zu jedem Schritte bedingt wurde. Hierdurch eben werden die, den Kreisgang verursachenden falschen äusseren Angriffspunkte der Beinhebel gewonnen (zu weit vorn-innen<sup>1</sup>). Diese Beugung aber wäre durch

---

1) Die Eigentümlichkeiten der Stellung beider Hinterbeine übergehe ich hier als unwesentlich. Auch ihre Stellung wurde auf die Abnormität nach vorn (zweites Gelenk) innen (fünftes Gelenk) zurückgeführt.

Wegfall der Hirnwirkung zu erklären; denn Hirnreizung bedingt gerade umgekehrte Beinstellung: nach hinten-aussen. Um zu beweisen, dass der Wegfall dieser Hirnwirkung die genannten Ausfallserscheinungen wirklich verursache, ersetzten wir das einseitig entfernte Gehirn durch elektrische Reizung des Connectivs auf dieser Seite. (Das Tier ist gut verbunden, hat sich von der Operation erholt, und die Stromübertragung geht derart vor sich, dass sie die Bewegungsfreiheit des Tieres nicht hemmt. Ohne Reizung macht das Tier Kreisbewegungen nach der normalen, linken Seite.)

Durch abgestufte Reizung erzielten wir vorab Beseitigung der abnormen Beinstellung; denn diese beruht ja auf abnormer Beugung, und Connectivreizung bedingt Streckung.

Zweitens erzielten wir total koordinierten Gang:

1. Reizung mit ganz schwachen Strömen: Die Beine der enthirnten Seite griffen weniger weit nach vorn-innen als beim operierten, nicht gereizten Tiere, es entstanden Kreise, die einen grösseren Krümmungsradius hatten als bei diesem.

2. Reizung mit stärkeren Strömen: Die Beine der enthirnten Seite griffen wie in der Norm nach aussen; es ergab sich normaler Gang rechts<sup>1)</sup> seitwärts in ganz gerader Linie.

3. Reizung mit noch stärkeren Strömen: Die Beine der enthirnten Seite griffen weiter als in der Norm nach hinten-aussen; es entstanden Kreisbewegungen nach rechts, also gerade umgekehrt als beim operierten, nicht gereizten Tiere.

Führten wir den nämlichen Versuch bei total enthirnten Tieren aus, die infolge der Operation mit gekrümmten Beinen dasassen und — am Tage des Eingriffs — nicht spontan gingen, so nahmen unmittelbar die Beine normale Gehstellung an, und es wurden einige gute Schritte ausgeführt, im fast geraden Seitengang. Kleine Abweichungen von der geraden Gangrichtung erklärten wir durch die Ungleichförmigkeit, mit der auf die beiden, vom Hirn getrennten Connective der Strom übertragen wurde.

## B. Diskussion.

Ich glaube, es ist uns hier zum ersten Male gelungen, die Hauptfunktion des Hirnes niederer Tiere, der Loko-

1) D. h. nach der von uns enthirnten und gereizten Seite.

motion die Richtung aufzuzwingen und die Bewegung wohl auch gelegentlich anzuregen, durch abgestufte elektrische Reizung vollkommen nachzumachen. Gewiss kann ein solcher Versuch nicht sensu stricto beweisen, dass auch beim normalen Tiere ein einfacher, abgestufter Reiz<sup>1)</sup> das einzige ist, wodurch das Gehirn seine Herrscherfunktion ausübt, ein Impuls, der sich scheinbar gar nicht in bestimmten Bahnen zu bewegen braucht, sondern das gesamte Connectiv durchheilen kann. Gewiss derartige Reizversuche sind eben dadurch schon primitiv, dass sie sich stets auf die Gesamtheit der Bahnen beziehen. Allein, erweckt nicht die Anordnung der Extremitäteninnervation, sowie das interferierende, umgekehrte Verhalten bei Hirnreizung den Anschein, als sei der Apparat selbst relativ so primitiv, noch ganz auf Impulse angewiesen zu sein, welche die Gesamtheit der Bahnen auf einmal benutzen? Und wird man mir unrecht geben, wenn ich die Wahrscheinlichkeit hoch veranschlage, in der nachgewiesenen einfachen Erregungswirkung tatsächlich den Grundplan der Hirnmechanik — im Sinne unserer Aufgabe — bei den Krebsen gefunden zu haben? Denn wenn einfache, abgetönte Impulse, die Bahnen in ihrer Gesamtheit durchheilend, den Effekt, dessen Ursache wir suchen, zu erwirken imstande sind, sollten wir da eine komplizierte Mechanik zu erwarten haben, die auch nicht mehr zu tun vermöchte?

Kann das gewonnene Resultat auf den Flusskrebs übertragen werden? Ich glaube ja. (Vgl. Lapicque, l. c.) Einmal kann durch Interferenz zwischen peripherem Reiz und Hirnreiz allgemeine Hemmung erzielt werden, wie wir sahen. Der Wegfall dieser Hemmung kann demgemäss auch die Vergrösserung von Schritten und die Vermehrung ihrer Zahl bedingen, an sich eine mögliche Erklärung der Kreisbewegung. Andererseits wies ich aber darauf hin, wie es mir gerade zuerst beim Flusskrebs auffiel, dass auf der hirnlosen Seite in einem Falle nicht schnellere oder grössere Schritte ausgeführt, sondern die Beine mehr nach innen-vorne gesetzt wurden, als auf der normalen Seite. Diese Erscheinung wäre aber ohne weiteres wie bei Cancer zu erklären. Und damit verstünden wir auch den Unterschied im Verhalten der Kurz- und Langschwänzer. Zum Seitengang muss der

1) Abgestuft auch zwischen rechts und links: Rechts- und Linksgang.  
E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 131.

Kurzschwänzer die Beine etwa senkrecht zur Körperachse einsetzen, daher die Abweichung von diesem Winkel auf der hirnlosen Seite sehr viel grösser sein kann als beim Flusskrebs, wo die Beine schon in der Norm weit nach vorne greifen. Von der Grösse des Winkelunterschiedes der Beine beider Seiten hängt aber der Radius des begangenen Kreises ab! Daher auch wird es einem einseitig enthirnten Flusskrebs (verglichen mit den Brachyuren) leicht, geradeaus zu gehen, braucht er doch die Beugung auf der normalen Seite nur unwesentlich zu erhöhen, nur unwesentlich den Hirnimpuls zu vermindern. Übrigens hoffe ich gelegentlich diese Dinge beim Flusskrebs nachuntersuchen zu können.

Noch einige Worte über die Ökonomie der hier mitgeteilten Erscheinungen: Die Hemmung der Peripherie durch zentrale Ganglien (im allgemeinen) ist ja nicht so zu verstehen, als sei unbedingt ein Gehirn nötig, um die übertriebene Reizbarkeit der Peripherie zu zügeln: Als sei etwa die Natur nicht imstande, Nervenmuskelsysteme unterster Ordnung mit zweckmässig eingestellter Erregbarkeit zu erzeugen; die Aktinie ist im ganzen nichts anderes als solch ein System. Die Einrichtung mit Hemmungszentrum ist hingegen vergleichbar der Anordnung, die wir bei unseren Beförderungsmitteln anwenden; wir geben ihnen gleichfalls Maschinen, die grössere Geschwindigkeit zu entwickeln imstande sind, als wir im Durchschnitt zu erzielen wünschen. Aber wir versehen diese Maschinen mit hemmenden Vorrichtungen (Ventilen) und haben mit diesen nicht nur die Geschwindigkeit, sondern — man denke an einen Doppelschraubendampfer — auch die Richtung durch Hemmung ganz in der Hand: beseitigt man einseitig diese Hemmung, so erhält man Kreisbewegungen. Auch bei der Krabbe ist Hemmung, die zweckmässige Mittelwerte erzielt, nur nötig, um das Hemmungszentrum durch Abstufung seiner Impulse zu ermächtigen, dem Lokomotionssystem jede Richtung aufzuzwingen, ohne am Reflex selbst, an der Dynamogenese, unmittelbaren Anteil zu nehmen: das Hirn ist kein Zentrum der Bewegung. Soweit sind Krabben- und Schneckenhirn miteinander vergleichbar, aber wie ganz anders ist die Mechanik, durch welche diese Regulierung bei Schnecken einer-, bei Crustaceen andererseits zuwege gebracht wird. Bei der Schnecke bedingt Anwesenheit des Gehirns Abnahme der Gesamterregbarkeit im Hautmuskelschlauch. Beim Krebs hingegen bedingt die blossе Anwesen-

heit des Gehirns wenig genug<sup>1)</sup>. Aber der Hirnimpuls vermag einem natürlichen Übergewicht der Beugemuskeln durch Bevorzugung der Strecker (neben Hemmung der Beuger) entgegenzuwirken, und wir zeigten, wie auch durch diese Anordnung die Richtung des Tieres bestimmt werden kann.

Sehr verlockend scheint mir eine Vergleichung der Verhältnisse bei Cancer mit denjenigen bei Wirbeltieren zu sein. Ich behalte mir vor, auf diese Vergleichung eingehend zurückzukommen, und will hier nur auf einige Angaben hinweisen, die sich mit den unsrigen unmittelbar vergleichen lassen.

Im Jahre 1881 teilten Bubnoff und Heidenhain<sup>2)</sup> folgenden Befund am *Musc. extensor digitorum communis longus* des Hundes mit: „Wurde auf irgendeine Weise, sei es auf dem Wege des Reflexes, sei es durch stärkere elektrische Reizung des Rindenzentrums für das Vorderbein, anhaltende Zusammenziehung unseres Versuchsmuskels hervorgerufen, so liess sie sich durch erheblich schwächere Reizung derselben Rindenstelle aufheben . . .“ Ferner sei hier an die zahlreichen Arbeiten Sherringtons über reziproke Innervation antagonistischer Muskeln erinnert, die beweisen, dass auch bei Säugetieren Reize, die eine kortikale Erregung eines Muskels bedingen, zugleich Erschlaffung des Antagonisten herbeiführen.

Eine Frage von grösster Bedeutung wird bald Gegenstand meiner Untersuchungen sein müssen: Was veranlasst das Hirn, in die Tätigkeit der Peripherie einzugreifen? Es liegt hier am nächsten, an die Hauptsinnesorgane zu denken. Freilich kennen wir eine ganze Reihe von Fällen, bei denen die Bewegung von den Hauptsinnesorganen her beeinflusst wird; man denke an die Resultate von G. Bohn, V. Bauer usw. Auch unser Versuch am einseitig enthirnten Flusskrebs, der unter Lichtwirkung die gerade Richtung einzuhalten vermag, scheint solch ein Beispiel zu sein. Und doch wissen wir von der Mechanik dieser Sinneswirkung gar nichts. Es existiert ein einziges Beispiel für die unmittelbare, unbedingte Abhängigkeit der Lokomotion von der Erregung der Sinnesorgane, das sind die Medusen. Ich werde in einer besonderen Mitteilung zeigen

---

1) In der Ruhe überwiegt ja nur die Spannung („Tonus“) der Beuger beim Enthirnten ein wenig; diesem Übergewicht arbeitet das Gehirn entgegen.

2) Bubnoff und Heidenhain, Über Erregungs- und Hemmungsvorgänge innerhalb der motorischen Hirnzentren. *Pflüger's Arch.* Bd. 26 S. 181. 1881.

müssen, dass auch dieses Beispiel nichts für die genannte Abhängigkeit beweist.

Sicherlich liegen diese Dinge nicht so einfach, dass man etwa unmittelbar den Einfluss der Sinneserregung auf die Reizbarkeit der Muskulatur wird nachweisen können, so dass man einen adäquaten Sinnesreiz an Stelle des elektrischen Hirnreizes setzen könnte, was schon methodisch ausserordentlich wünschenswert wäre. Ich habe dies wenigstens bei einem (einzigen) orientierenden Versuch erfahren müssen, dessen Resultat hier Wiedergabe finden mag. Ein normaler *Cancer pagurus* erhält um das Handgelenk und das oberhalb dieses gelegene Gelenk je einen Drahttring; auf beide können Induktionsströme übertragen werden. Aus Modelliermasse wird eine Art Kappe geknetet, die im Innern eine kleine elektrische Glühlampe enthält, und die so gross ist, dass sie bequem dem Tiere vorn auf den Kopf gesetzt werden kann, so dass die Augen 1. vollkommen im Dunkeln sind, 2. weder mit der Kappe noch mit der Lampe in Berührung kommen. Durch eine kleine Öffnung, die man während des Versuchs verschliesst, überzeugt man sich davon, dass die Augen nicht eingezogen werden. 3. Das Licht der Glühlampe trifft die Augen in voller Grellheit. Es wird die Reizschwelle der Scherenöffnung, mit und ohne Beleuchtung des Auges, gemessen.

Im Dunkeln R.-A. = 12,7 (— 12,8),

im Lichte R.-A. = 12,7 (— 12,8).

Nach längerer Zeit wiederholt, liefert die Messung wiederum gleiche Werte für beleuchtetes und unbeleuchtetes Auge. Ich behalte mir ausdrücklich vor, diese und einige anderen hier offen gelassenen Fragen in einer späteren Untersuchung zu behandeln <sup>1)</sup>.

---

1) Sehr schöne Resultate erzielte z. B. Victor Bauer (Über die reflektorische Regulierung der Schwimmbewegungen bei den Mysiden mit besonderer Berücksichtigung der doppelsinnigen Reizbarkeit der Augen. Zeitschr. f. allg. Physiol. Bd. 8 S. 343—369. 1908). Er wies vorab den Einfluss des statischen Organs auf den Tonus der Abdominalmuskeln und den Einfluss hiervon auf das Innehalten der horizontalen Lage nach. Hauptsächlich aber zeigte er, dass die Augen — reizbar durch Licht wie Schatten — hemmenden Einfluss auf die Schwimmfüsse der gekreuzten Seite haben. Natürlich dürfen wir diese an Mysiden gewonnenen Tatsachen in keiner Weise auf unsere Objekte übertragen; sei stellen bei den Mysiden eine spezielle biologische Anpassung dar, die Bauer in sehr interessanter Weise dartut. Ihre intime Mechanik ist aber naturgemäss unbekannt.

Wir haben wohl schon die eigentümlichen Unterschiede besprochen, die sich bei Vergleichung der Hirnmechanik bei Krebs und Schnecke ergeben, aber wir haben sie noch nicht erschöpft. Ein wesentlicher Unterschied lässt sich kurz, wie folgt, fassen: Reizt man das Krebshirn, so erhält man jene Erregung der Strecker und Hemmung der Beuger, welche durch Interferenz mit dem analogen Geschehen in der Peripherie eben jene Regulierung erreicht, die uns beschäftigt hat. Reizt man die Hemmungszentren der Schnecke, so tritt das Gegenteil von Hemmung ein! Das Krebshirn hemmt am besten in der Erregung, das Schneckenhirn, wenn es durch lähmende Gifte halb gelähmt ist. Ich will hier weder nochmals die teils hypothetische Anschauung über die Hemmungsmechanik bei den „Reflexarmen“ wiederholen, noch die Argumente, die zugunsten dieser Anschauung sprechen. Nur auf den prinzipiellen Unterschied zwischen der Hirnmechanik bei beiden uns beschäftigenden Formen und auf die Notwendigkeit sei hingewiesen, nun auch für beide Formen verschiedene Erklärungen zu finden.

Als ich meine Versuche am Flusskrebbs ausführte, unmittelbar nach Abfassung meiner Dissertation über *Aplysia*<sup>1)</sup>, war ich geneigt, die Resultate bei Krebs und *Aplysia* miteinander zu analogisieren. Die heutige Mitteilung lehrt, wie falsch dies gewesen wäre; wie ja wohl in der Biologie jede Generalisierung zu verwerfen ist. Denn die Mittel, deren sich die Natur zur Erreichung eines einzigen Zweckes bedient, sind oft genug recht mannigfaltig, und zu einer allgemeinen Physiologie der Organisation kommen wir nur durch Kenntnis der Mannigfaltigkeit. Der begründete Versuch, die Hirnmechanik der Reflexarmen durch Leitung der im Nerven kreisenden Energieform nach der Regel des grössten Gefälles erklären zu wollen, hat bei den Physiologen wenig Sympathie, ja kaum Beachtung gefunden. Ich kann diese Abneigung recht wohl verstehen, solange man eben eine Übertragung all dieser Lehrsätze auf Wirbeltiere fürchtete; denn offenbar verhalten sich alle Tiere mit antagonistisch angeordneter Skelettmuskulatur, ohne Tonusfunktion, ganz anders. Nun haben wir diese Anschauung auf bestimmte, niedrig stehende Tiere beschränkt; die Methoden, welche

---

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

die seltsame Einrichtung der „Reflexarmen“ aufgedeckt haben, haben gezeigt, dass sie auch imstande sind, anders geartete Mechanismen als solche zu erkennen. Vielleicht wird diese Tatsache genügen, einige Fachgenossen zu veranlassen, sich, unter Berücksichtigung aller Argumente, auf eine Diskussion eben dieser Anschauungen einzulassen.

Wenn ich auch nicht glaube, dass Hypothesen zum eigentlich wertvollen Teile einer Arbeit gehören, so wäre es hier zum Nutzen künftiger Arbeiten ausserordentlich wichtig, zwingende Klarheit zu schaffen.

Ich möchte mir nun erlauben, allen denjenigen Herren, die mir bei Anfertigung dieser Arbeit in so liebenswürdiger Weise behilflich waren, vor allem Herrn Geheimrat Prof. Dr. Biedermann und Herrn Direktor Dr. Redeke, meinen herzlichsten Dank auch an dieser Stelle auszudrücken.

---