PRIVATE LIBRARY
OF WILLIAM L. PETERS

Ephem

78

~~#6~~
7/6

Corethra- und Ephemeridenlarven nach Unterbrechung ihrer Bauchganglienkette

Von

Friedrich Alverdes

Mit 4 Textabbildungen

Sonderabdruck aus
Zeitschrift für vergleichende Physiologie
(Abt. C der Zeitschrift für wissenschaftliche Biologie)
3. Band, 5. Heft
Abgeschlossen am 23. Februar 1926

Dr. Fritz van Emden
1 7. 948

Verlagsbuchhandlung Julius Springer in Berlin
1926

7. 948

CORETHRA- UND EPHEMERIDENLARVEN NACH UNTERBRECHUNG IHRER BAUCHGANGLIENKETTE.

Von

FRIEDRICH ALVERDES,
Halle a. S.

Mit 4 Textabbildungen.

(Eingegangen am 8. November 1925.)

Inhalt.

Seite
I. Einleitung 558
II. Die Versuche 559
1. Die *Corethra*-Larve 559
2. Die *Cloëon*-Larve 568
a) Das Verhalten des Körperstammes und der Extremitäten . . 573
α. Einfache Unterbrechung der Ganglienkette 573
β. Doppelte Unterbrechung der Ganglienkette 581
b) Die Atembewegungen der Kiemen 582
α. Einfache Unterbrechung der Ganglienkette 584
β. Doppelte Unterbrechung der Ganglienkette 588
III. Zusammenfassung 582

I. Einleitung.

Bei manchen Arthropodenarten ist bekanntlich die Bauchganglienkette bereits am lebenden Tier von außen her deutlich sichtbar; kommt hinzu, daß der Charakter des Strickleiternervensystems noch weitgehend gewahrt geblieben, so darf man vielleicht solche Formen für besonders geeignet erklären, sie zu Versuchen, das Centralnervensystem an bestimmten Punkten zu unterbrechen, zu verwenden.

Für derartige Untersuchungen benutzte ich einerseits eine Form von Insectenlarven, welche an Thorax und Abdomen keinerlei aktiv bewegliche Körperanhänge besitzt: die *Corethra*-Larve; mit ihr in Vergleich gestellt wurde eine andere Larvenform, welche als willkürlich bewegte Anhänge des Thorax die Extremitäten und als solche des Abdomens an der Mehrzahl von dessen Segmenten die Kiemenblättchen aufweist: die *Cloëon*-Larve. Unterbricht man das Bauchmark an einem Punkt oder an deren zwei, so müssen sich die Folgeerscheinungen für den Beobachter bei der *Corethra*-Larve mehr im Verhalten des Tieres als Ganzen manifestieren; bei der *Cloëon*-Larve dagegen können sich dieselben auch schon am einzelnen mit einem beweglichen Körperanhang versehenen Segment klar äußern. Nervenphysiologisch betrachtet ent-

stehen durch einen einfachen Eingriff (wofern nicht gerade das letzte Ganglion oder das vorderste — das Oberschlundganglion — zerstört wurde) zwei „Personen", welche direkt miteinander in keiner Verbindung mehr stehen; entsprechend geschieht eine Reizübertragung von der einen „Person" zur anderen höchstens indirekt dadurch, daß Bewegungen der einen auf die andere sekundär erregend wirken. Wird eine doppelte Unterbrechung gesetzt, so entstehen (unter dem gleichen Vorbehalt wie oben und wenn zudem nicht etwa zwei einander benachbarte Ganglien zerstört wurden) gar drei „Personen". In diesem Sinne soll im folgenden von dem „Vorder-", „Mittel-" und „Hintertier" oder der „Vorder-", „Mittel-" und „Hinterperson" gesprochen werden, wenn es sich darum handelt, das Verhalten des nervenphysiologisch isolierten vorderen, mittleren oder hinteren Teils des Versuchstieres zu schildern. Auf die Literatur möchte ich hier zunächst nicht weiter eingehen, sie wird bei Besprechung meiner Versuchsergebnisse Erwähnung finden; im übrigen siehe die Zusammenfassungen BAGLIONIS (1913) und v. BUDDENBROCKS (1924).

II. Die Versuche.

1. Die Corethra-Larve.[1])

Was die morphologischen Verhältnisse der *Corethra*-Larve betrifft, so sei auf WEISMANN (1866) und meine Abb. 1 verwiesen. Für den vorliegenden Zweck kommt in Betracht, daß auf das im Kopf gelegene Oberschlundganglion das Unterschlundganglion, die 3 Thoraxganglien und 8 Abdominalganglien folgen; alle Ganglien sind deutlich voneinander geschieden.

Die Untersuchungen wurden während der Monate Mai und Juni an verschiedenen Larvenstadien ausgeführt; dabei zeigte sich, daß das Alter der Larven keinen Einfluß auf das Versuchsergebnis ausübt. Der Eingriff geschah stets an narkotisierten Tieren, und zwar wurde die Betäubung in der Weise herbeigeführt, daß das Tier, auf einem Objektträger in einem Wassertropfen liegend, in einer Glaskammer Ätherdämpfen ausgesetzt wurde. Der Eingriff vollzog sich unter dem ZEISSschen binocularen Mikroskop bei 8-, 20- oder 30facher Vergrößerung durch Berühren der Bauchganglienkette mit einer glühenden Nadel, nachdem zuvor das noch vorhandene Wasser mit Fließpapier abgesaugt

[1]) Bezüglich der Nomenklatur sei bemerkt, daß ich den Gattungsnamen *Corethra* beibehalte und ihn nicht durch *Sayomyia* COQU. ersetze, wie dies nach dem Prioritätsgesetz erforderlich wäre (vgl. z. B. GRÜNBERG 1910). Es wird also hier im Sinne der früheren Autoren der Name verwendet, unter welchem das Tier seit den klassischen Arbeiten von WEISMANN bei den Zoologen allgemein bekannt ist; nicht gemeint ist die Gattung *Corethra* MEIG. (früher *Mochlonyx* LW.).

worden war. Letzteres ist erforderlich, damit sich dieses Wasser nicht erhitzen und dann unkontrollierbare Schädigungen am Tier verursachen kann. Schon vor Beginn der Narkose erbrachen die Versuchstiere — wohl infolge der auf dem Objektträger ausgeführten heftigen Bewegungen — nicht selten den Inhalt ihres Pharynx (Daphnien, Ostracoden, *Cyclops*, kleinere Chironomiden- und *Corethra*-Larven usw.); auch bissen sie sich gelegentlich in Fäden von Fließpapier und dergleichen fest. Nach dem Eingriff wurden die Tiere sogleich ins Wasser zurückversetzt.

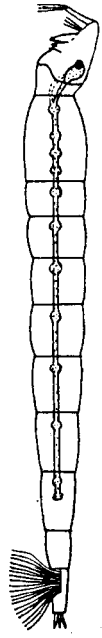

Abb. 1. *Corethra*-Larve von der Ventralseite her gesehen; Kopf nach der rechten Körperseite gewandt, Schwanzfächer ebendorthin umgelegt. Im Thorax erblickt man das Unterschlund- und das I.—III. Thoraxganglion; im 1.—6. Abdominalsegment befinden sich jeweils die zugehörigen Ganglien, im 7. Abdominalsegment liegen die Abdominalganglien 7 und 8. Vergr. etwa 9 ×.

Man vermag mit Hilfe der glühenden Nadel eine scharf umschriebene Zerstörung zu setzen. Ursprünglich versuchte ich, die Unterbrechung des Bauchstrangs nicht immer nur dadurch hervorzurufen, daß ich dieses oder jenes Ganglion zerstörte, sondern dies auch auf die Weise zu erreichen, daß ich das Connectiv zwischen zwei Ganglien verbrannte. Jedoch erwies es sich im letzteren Falle, daß dabei die beiden benachbarten Ganglien in gewissem Umfange mitgeschädigt werden könnten; deshalb kam ich von dem letzteren Verfahren bald wieder ab und unterbrach den Bauchstrang fortan nur noch durch Verbrennung eines Ganglions. Dasselbe schimmert dann, auch bei einer Betrachtung des Tieres vom Rücken her, durch den glashellen Körper milchigweiß hindurch. Eine Ausbreitung des Defektes auch auf das übrige Centralnervensystem infolge sekundärer Degeneration findet dabei nicht statt, wie man sich unter dem binocularen Mikroskop leicht überzeugen kann. Ein Eingriff mit Messer oder Schere erwies sich bei *Corethra*-Larven als untunlich, da sie zu rasch zu verbluten pflegen, bevor man mit Kollodium die Wunde verschließen kann. Bemerkt sei noch, daß bei der Kleinheit des Objekts eine einseitige Zerstörung eines Ganglions nicht in Frage kam.

Die Verbrennung eines Ganglions vertrugen die Versuchstiere überraschend gut; mit wenigen Ausnahmen lebten sie nach einer solchen noch tage-, ja wochenlang. Vielfach waren sie nach der Operation etwa vom 3. Tage an viel frischer als am 2. oder gar 1. Tage. Daß ein Versuchstier nach dem Eingriff einen Monat lang weiterlebte, zählte nicht zu den Seltenheiten. Am längsten hielt ein Individuum aus, dem das I. Thoraxganglion zerstört war; es lebte in diesem Zustand vom

29. Mai bis zum 14. Juli. Nicht zuletzt dürfte der schließlich eintretende Tod auf ein Verhungern der operierten Tiere zurückzuführen sein, da sie nicht mehr gewandt genug sind, um Beute zu erhaschen. Befanden sich die Versuchstiere im letzten Larvenstadium, so trat gelegentlich ihre Umwandlung in die Puppe ein; niemals aber vermochten sich solche Tiere aus der Larvenhaut zu befreien (im Gegensatz zu einseitig geblendeten Tieren, ALVERDES 1924b) und kamen daher bei dieser Gelegenheit um.

Wir beginnen unsere Versuche mit einer Zerstörung des *Unterschlundganglions*. Das Tier ist dann zerlegt in ein Vorder- und ein Hintertier; das erstere wird nervös versorgt vom Oberschlundganglion, das letztere vom I. Thoraxganglion bis 8. Abdominalganglion. Nähern wir dem im Wasser schwebenden Versuchstier langsam eine Nadel von vorn her, so vermag das Vordertier auf diesen optischen Reiz locomotorisch nicht mehr zu reagieren, und dem Hintertier seinerseits ist dieser optische Reiz nicht zugänglich; das Versuchstier verharrt also an Ort und Stelle. Ein intaktes Individuum schnellt sich in einer solchen Situation stets um mehrere Körperlängen weit fort und entzieht sich so dem nahenden Gegenstand. Auch wenn wir unser Versuchstier schließlich mit der Nadel vorsichtig am Kopf berühren, so reagiert das Hintertier noch nicht. Erst wenn die Nadel mit dem Kopf des Tieres unsanft zusammenstößt, so daß das letztere eine kleine Strecke weit durch das Wasser geschoben wird, vollführt das Hinterende eine Anzahl schlängelnder und gleichsam wühlender Bewegungen, die das Tier aber nicht sehr weit vom Reizort entfernen. Das Versuchstier reagiert in der gleichen Weise, wenn man seitlich von ihm, ohne es selbst zu berühren, die Nadel durch das Wasser bewegt. Bei manchen operierten Tieren kann es genügen, falls sie sich nahe der Wasseroberfläche befinden, daß man die Nadelspitze ins Wasser eintaucht, um sie zu lebhaften Ringelbewegungen zu veranlassen. In allen diesen Fällen wird der Erschütterungssinn des Versuchstieres erregt, und letzteres ist trotz Ausschaltung von Ober- und Unterschlundganglion imstande, hierauf locomotorisch zu antworten. Allerdings trägt eine solche Bewegung eine Art konvulsivischen Charakters, und überhaupt fehlt der ganzen Reaktion etwas, das ihr jene Vollendung verleiht, die man vom intakten Tier her gewöhnt ist.

Wird statt des Unterschlundganglions das *I. Thoraxganglion* zerstört, so zeigt sich im Verhalten kein Unterschied gegenüber dem vorigen Versuch; den Kopf in normaler Weise nach rechts und links zu wenden ist ein solches Tier nicht in der Lage. Dies trifft erst zu, wenn wir bei einer Larve das *II.* oder *III. Thoraxganglion* zerstören. Wird dann das Vordertier optisch oder tactil gereizt, so klappt der Kopf mehrmals hin und her, offensichtlich, um ein Fortschnellen des ganzen

Tieres einzuleiten; das Hintertier bleibt jedoch untätig, es sei denn, daß dieses auch einen Berührungs- oder Erschütterungsreiz empfing. Im letzteren Falle führt dann das Hintertier an Ort und Stelle eine Zeitlang ringelnde Bewegungen aus.

Das Bild des Verhaltens des Hintertieres nach eingetretener Reizung kann sich erheblich ändern, wenn wir statt eines der Thoraxganglien das *1. Abdominalganglion* zerstören. Nach stärkerer Reizung erfolgt zwar immer noch ein mehr oder minder unkoordiniertes Schlängeln und ringelndes sich Winden, dagegen tritt nach schwächerer Reizung eine Bewegungsform auf, die ich als *Wedeln* bezeichnen möchte. In höchst koordinierter Weise wird hierbei das Hinterleibsende rudernd nach rechts und links geworfen, und der Erfolg ist, daß das Versuchstier, mit dem hinteren Körperpol voran, sich ein paar Körperlängen weit durch das Wasser fortbewegt. Diese wedelnde Fortbewegungsart tritt auch auf, wenn wir statt des 1. das *2. Abdominalganglion* zerstören; sie wird stets von vornherein vollendet ausgeführt, sowie sich das Tier nach der Operation genügend erholt hat, und wird also nicht erst allmählich erlernt oder eingeübt.

Wie verhält sich unterdes das Vordertier? Haben wir das 1. Abdominalganglion ausgeschaltet, so ist sowohl eine Beweglichkeit im Kopf-Thorax-Gelenk als auch vermöge des III. Thoraxganglions eine solche im Thorax-Abdomen-Gelenk vorhanden; erst recht liegt natürlich eine Bewegungsfähigkeit im letzteren Gelenk bei Ausschaltung des 2. Abdominalganglions vor. Reizen wir also bei einer Larve, deren 1. oder 2. Abdominalganglion zerstört wurde, das Vordertier optisch oder tactil mit der Nadel, so klappt es mehrfach in den zur Verfügung stehenden Gelenken nach rechts und links, ohne damit aber eine Locomotion herbeizuführen. Das Versuchstier beißt nicht selten nach der sich nähernden Nadel und wendet seinen Thorax dieserhalb wohl auch zu ihr hin. War das 2. Abdominalganglion zerstört, so biegt das Tier gelegentlich sein Vorderende vollständig herum, um die Nadel zu beißen, die sein 1. Abdominalsegment berührt. Die von der Vorderperson ausgeführten Bewegungen sind unter Umständen imstande, sekundär die Hinterperson zu erregen, und diese antwortet hierauf ihrerseits mit Bewegungen; ebenso können Bewegungen des Hintertieres sekundär auch die Vorderperson in Erregung versetzen, und diese reagiert dann durch seitwärts gerichtetes Hin- und Herklappen. Man vermag zu zeigen, daß eine solche mechanisch übertragene „Resonanz" leichter vom Hinter- aufs Vordertier übergeht als umgekehrt, was sich daraus erklärt, daß das Vordertier sich im Besitze des Oberschlundganglions und damit höherer Sensibilität befindet.

Wenn Vorder- und Hinterperson in eine gleichzeitige Tätigkeit verfallen, so kommt dabei eine Koordination der Bewegungen des Vorder-

und Hinterendes im eigentlichen Sinne wie beim intakten Tier niemals zustande; wohl stimmen gelegentlich mehrere aufeinander folgende Ausschläge der Vorder- und Hinterperson zufällig zusammen, meist aber wird der Tierkörper durch die gleichzeitigen Bewegungen des Vorder- und Hintertieres wild und ohne Ordnung hin- und hergeschüttelt. Arbeiten Vorder- und Hinterperson gleichzeitig, so hört bald die eine und bald die andere eher mit den Bewegungen auf. Ein gleichzeitiges Einstellen der Tätigkeit erfolgt nur zufällig; es sind eben die beiden Enden des Tieres nervös voneinander durchaus unabhängig. Verfällt zuerst das Vorderende in Ruhe, so bewegt sich — falls das Hintertier gerade wedelt und nicht sich ringelt — das Gesamttier dadurch dann ein Stück weit rückwärts. Manchmal können die beiden vom Vorder- und Hintertier gebildeten nervenphysiologischen Personen geradezu abwechselnd arbeiten. Mehrfach beobachtete ich folgendes: Nach vorsichtiger Reizung des Vorderendes klappte dieses lebhaft hin und her; plötzlich sprang die Erregung auf die Hinterperson über, diese begann zu wedeln, und das Tier schwamm infolgedessen mit dem Hinterende voran davon, wobei sich das Vordertier passiv, ohne eigene Bewegungen, mitschleppen ließ. War dann die Locomotion von seiten der Hinterperson zu Ende gekommen, so klappte das Vorderende seinerseits zum Abschluß noch ein paarmal hin und her; offenbar hatte also das Vordertier einerseits die geschehene Ortsbewegung wahrgenommen, andererseits war ihm mit derselben noch nicht volle Genüge getan.

Es galt nun zu untersuchen, ob nicht auch Tiere, denen eines der Thoraxganglien oder das Unterschlundganglion zerstört wurde, zum Ausführen des Wedelns befähigt sind. Und auch auf Tiere ohne Oberschlundganglion und auf intakte Individuen waren die Versuche auszudehnen.

Analysieren wir die oben als „schlängelnd und wühlend" bezeichneten Bewegungen, welche nach Zerstörung des Unterschlundganglions oder eines der Thoraxganglien bei Reizung der Hinterperson an dieser auftreten, so sehen wir, daß auch hier wohl Ansätze zum Wedeln vorkommen, daß letztere aber immer wieder gestört werden einerseits durch Bewegungen, die das Tier im Thorax-Abdomen-Gelenk ausführt, und andererseits durch besondere Impulse, die offenbar die Muskulatur der hinteren Körpersegmente treffen und die dem Wedeln jedesmal ein rasches Ende bereiten. Um dennoch die Versuchstiere nach Möglichkeit zu einem Wedeln zu zwingen, brachte ich sie in Röhren von 3—4 mm lichter Weite. Aber hierdurch änderte sich das Bild nicht: regelmäßig bog die Hinterperson, wofern es überhaupt zu einem Wedeln und nicht von vornherein zu einem unkoordinierten Umhertoben kam, beim Einsetzen des Wedelns den Thorax nach seitwärts oder abwärts, und ferner ging das Wedeln sehr bald in ein wurmartiges sich Ringeln über. Da

dies in gleicher Weise bei Tieren geschah, denen entweder das Unterschlund- oder das I., II. oder III. Thoraxganglion zerstört worden war, so müssen wir wohl das 1. Abdominalganglion dafür verantwortlich machen, daß am Hintertier ganz regelmäßig das Wedeln verhindert wurde. Hiermit stimmt gut überein, daß Larven, denen der Bauchstrang im 1. oder 2. Abdominalganglion unterbrochen worden war, regelmäßig ein sehr schönes Wedeln innerhalb der Röhre zeigten, welches sie oft mehrere Körperlängen weit fortführte.

Fragen wir, ob auch beim völlig intakten Tier eine wedelnde, nach rückwärts gerichtete Fortbewegungsform auftreten kann, so läßt sich zeigen, daß dies der Fall ist. Denn wenn man in einem größeren Wasserbehälter einer *Corethra*-Larve einen Gegenstand von vorn her nähert, so kommt es vor, daß sie sich nicht seitwärts fortschnellt, sondern sich schlängelnd nach rückwärts bewegt. Und bringen wir intakte Larven in unseren Glasröhren unter, dann vollführen sie entweder von

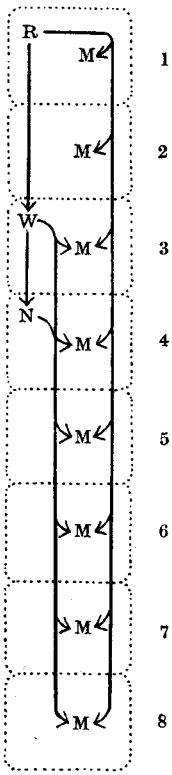

Abb. 2.

Abb. 2. *Corethra*-Larve. Schema der in den Abdominalganglien gelegenen Bewegungscentren, soweit sie sich durch die ausgeführten Zerstörungen erschließen lassen. *1—8* die Abdominalganglien. *M* das motorische Centrum eines jeden dieser Ganglien; diese Centren bringen von sich aus nach starker Reizung des Tieres ein konvulsivisches sich Ringeln zustande, sind aber bezüglich sonstiger Bewegungen auf die übergeordneten Centren angewiesen. *W* Hauptwedelcentrum, von dem, solange *R* ausgeschaltet ist, nach schwacher Reizung des Tieres der Impuls zu einer ausgiebigen, durch Wedeln des Hinterendes herbeigeführten, rückwärtsgerichteten Locomotion entspringt; bei starker Reizung tritt *W* außer Funktion, und es geschieht Ringelung. *N* Nebenwedelcentrum, das nach schwacher Reizung von sich aus nur in geringerem Maße eine Locomotion zuwege bringt; ist *W* intakt, so ist *N* ganz von ihm abhängig. *R* Hauptringelcentrum, das, solange das Oberschlundganglion ausgeschaltet ist, auch bei schwacher Reizung des Tieres ein Wedeln stets verhindert und statt dessen einerseits ein Abbiegen des Thorax und andererseits eine lebhafte Ringelung hervorruft. Die in die Bahnen eingefügten Pfeile weisen in die Wirkungsrichtung der Centren. Nicht eingezeichnet sind diejenigen Bahnen, welche vom Oberschlundganglion zu den verschiedenen Centren verlaufen und die das Hauptringelcentrum und die beiden Wedelcentren hemmen und enthemmen, und diejenigen vom Oberschlundganglion stammenden Fasern, welche auf die motorischen Centren *M* beim Schwimmen und bei sonstigen Bewegungen einwirken. Fortgelassen wurden ebenfalls die Koordinationsfasern zwischen den verschiedenen Centren *M*.

vornherein das Wedeln in vollendeter Weise, oder aber sie lernen dasselbe nach anfänglichem Umhertoben innerhalb weniger Minuten immer exakter ausführen. Berauben wir nun aber ein solches intaktes Tier des Unterschlundganglions oder eines der Thoraxganglien, so ist es nicht mehr imstande, das Wedeln auszuführen oder zu erlernen. Dasselbe gilt, wenn wir das Oberschlundganglion zerstören.

Nach dem bisher Ausgeführten dürfen wir vorläufig im Centralnervensystem der *Corethra*-Larve folgende motorischen Centren annehmen (Abb. 2). Durch Ausschaltung des 1. Abdominalganglions tritt

bezüglich des caudal gelegenen Teiles des Bauchmarks insofern eine Enthemmung ein, als die Hinterperson nach schwacher tactiler Reizung wedelnde Rückwärtsbewegungen auszuführen vermag; nach starker Reizung vollführt das Hintertier aber auch jetzt noch Ringelungen. Das Wedeln wird, wenn die genannte Zerstörung des 1. Abdominalganglions nicht stattgefunden hat, gehemmt durch ein im 1. Abdominalganglion gelegenes Centrum, das *Hauptringelcentrum* (*R*). Ist letzteres durch Zerstörung der ihm übergeordneten Teile autonom geworden, dann bringt es schon nach schwacher Reizung des Hintertiers einerseits den Thorax zur Abbiegung und verwandelt andererseits die Bewegungen in eine wurmähnliche Ringelung. Das Hauptringelcentrum steht beim intakten Tier unter der Kontrolle der höheren Centren des Oberschlundganglions, die es in den entsprechenden Fällen entweder enthemmen — dann führt das Tier konvulsivische Bewegungen aus — oder aber dieses Centrum hemmen und dafür das Wedeln auftreten lassen. Für dieses im 1. Abdominalganglion gelegene Centrum ist charakteristisch, daß es schon auf schwache sensible Reize anspricht; wird es ausgeschaltet, so kann das Hintertier zwar trotzdem noch sich ringeln, tut dies aber nur nach starker Reizung.

Nach Feststellung dieses vorläufigen Ergebnisses haben wir die Bauchganglienkette auch noch an weiter rückwärts gelegenen Stellen zu unterbrechen, als dies bisher geschah; hierbei ist gleichzeitig genauer der Ort zu bestimmen, wo der Impuls zum Wedeln entspringt. Bisher war nur gesagt worden, daß diese Bewegung sowohl nach Zerstörung des 1. wie des 2. Abdominalganglions auf die gleiche Weise in die Erscheinung tritt.

Zerstört man das *3. Abdominalganglion*, dann kann man in der oben schon mehrfach beschriebenen Weise zunächst Vorder- und Hinterperson einzeln reizen; die Erregung vermag dabei durch mechanisch übertragende Resonanz von der einen derselben auf die andere überzuspringen. Entsprechend dem Umstande, daß der Vorderperson bei diesem Versuch mehr Ganglien und mehr Körpersegmente als in allen früheren Fällen zur Verfügung stehen, ist sie lebhafter und beweglicher; und reizt man sie, so klappt sie nicht etwa nur wie bei einem Tier, dem das 1. oder 2. Abdominalganglion zerstört wurde, ein paarmal hin und her, sondern ringelt sich; sie ist eben im vorliegenden Falle im Besitze des im 1. Abdominalganglion gelegenen Hauptringelcentrums, das hier seine Wirksamkeit bereits insofern geltend machen kann, als das ihm untergeordnete 2. Abdominalganglion zu seiner Verfügung steht. Mehrfach beobachtete ich, daß die Versuchstiere in den ersten Tagen nach der Operation unter Herumbiegen des Vorderendes in Richtung auf das 3. Abdominalsegment bissen, wie wenn dort ein Hindernis oder ein Reiz zu beseitigen wäre.

Nach Ausschaltung des 3. Abdominalganglions führt auf starke Reize auch die Hinterperson ringelnde und tobende Bewegungen aus, sei es nun, daß sie durch die Nadel des Experimentators oder durch heftige Bewegungen des Vordertieres erregt wird. Dagegen kann es auch in diesem Versuch sowohl innerhalb der Röhre als auch im freien Wasser zu einem Wedeln kommen, allerdings zu einem sehr abgeschwächten, bei dem im allgemeinen das Schwanzende nur 1- oder 2mal, im höchsten Falle 3mal hin- und ebensooft herschlagen wird. Bei einem Tier, an welchem das *4. Abdominalganglion* zerstört wurde, kommt es am Hintertier überhaupt nicht mehr zu einem Wedeln.

Wir dürfen daher annehmen, daß ein *Hauptwedelcentrum W* im 3. Abdominalganglion liegt, denn gleichgültig, ob das 1. oder 2. Abdominalganglion zerstört wurde, so wedelt nach geringer sensibler Reizung die Hinterperson in ein und derselben ausgeprägten Weise. Dieses Centrum wirkt nach rückwärts und ganz besonders auf die hintersten Ganglien, denn beim Wedeln sind die Ausschläge der Schwanzspitze am stärksten. Nach vorn wirkt dieses Centrum wohl nicht, denn wenn das intakte Tier wedelnd rückwärtsschwimmt, so muß man für die nicht sehr starken Ausschläge des Vorderkörpers wohl das Oberschlundganglion verantwortlich machen. Außer dem Hauptwedelcentrum im 3. Abdominalganglion gibt es im 4. Abdominalganglion ein *Nebenwedelcentrum N*, das auf geringe Reize ein schwaches Wedeln zu erzeugen vermag. Bei starker Reizung des Hintertiers stellen diese beiden Wedelcentren ihre Funktion ein, und es entspringt in dem zu seiner Verfügung stehenden Stück des Bauchmarkes der Impuls zur Ringelung.

Bei Ausschaltung des *4.* oder *5. Abdominalganglions* vermag das Hintertier nach stärkerer Reizung immer noch sich zu krümmen und umherzuschlagen; Ganglion 5—8 veranlassen also auch von sich aus das sich Ringeln des Hintertieres; bei schwacher Reizung bleibt dagegen die Hinterperson untätig. Nähern wir dem Vordertier von vorn her eine Nadel, so versucht es, sich auf diesen optischen Reiz hin fortzuschnellen; dies gelingt ihm jedoch nicht, denn nach ausgeführter Bewegung befindet es sich immer wieder ungefähr am alten Platz, nämlich mit dem Kopf unmittelbar vor der Nadel. Es fehlt eben zur Ausführung des sich Fortschnellens dem Vordertier die Verfügungsmöglichkeit über das Hinterende, und dieses ist allein auf Grund einer sekundär und nur mechanisch ausgelösten Erregung niemals in der Lage, koordiniert mit dem Vorderende das Zustandekommen einer so spezialisierten Bewegung zu ermöglichen. Das Fortschnellen also glückt hier nicht, doch können horizontal gerichtete Schlängelbewegungen der Vorderperson das Gesamttier ein kleines Stück weit nach vorwärts bewegen. Diese Locomotion wird vor allen Dingen wohl vom Oberschlundganglion dirigiert; doch mag bei Zerstörung des 4. Abdominalganglions das

Hauptwedelcentrum und bei Zerstörung des 5. Abdominalganglions auch noch das Nebenwedelcentrum in caudaler Richtung mitwirken; allerdings findet die Einflußmöglichkeit dieser beiden Ganglien sehr bald — nämlich an der Stelle der Unterbrechung der Ganglienkette — ihr Ende. Eine rückwärtsgerichtete Locomotion unter Wedeln findet hier nicht statt.

Zerstörung des *6. Abdominalganglions* bietet prinzipiell nichts Neues; doch ist hier die Bewegungsfähigkeit des Hintertieres, das ja nervös nur durch Ganglion 7 und 8 versorgt wird, bereits sehr eingeschränkt.

Zerstört man das *7. Abdominalganglion,* so vermag das Vordertier sich ein Stück weit aus dem Bereich einer sich nähernden Nadel fortzuschnellen. Auf starke Reize vollführt es konvulsivische Bewegungen, in der Röhre macht es Wedelbewegungen, welch letztere es überhaupt nicht oder nur sehr wenig nach rückwärts fortbringen; denn es fehlt die aktive Mitarbeit des Hinterleibsendes, auf die es hierbei sehr ankommt. Bei Ausschaltung des *8. Abdominalganglions* gilt das Gleiche wie im vorigen Falle.

Es wurden nun noch Versuche gemacht, in denen 2 Ganglien am gleichen Tier zerstört wurden. Von diesen Untersuchungen seien nur diejenigen erwähnt, bei welchen zugleich mit dem *7. Abdominalganglion* entweder das *1. Thorax-* oder das *1. Abdominalganglion* ausgeschaltet wurde. Im ersteren Falle kam es nach Reizung und auch in der Röhre nur zu einem konvulsivischen Wühlen, da das im *1.* Abdominalganglion gelegene Hauptringelcentrum dem Einfluß des Oberschlundganglions nicht mehr zugänglich war. Im letzteren Falle dagegen ringelte sich das Tier zwar nach starker Reizung, wedelte aber bei schwächeren Reizen und in der Röhre, denn das Hauptringelcentrum war ja zerstört. Dieses Wedeln brachte aber das Tier kaum oder gar nicht von der Stelle, denn die Hinterleibsspitze arbeitete nicht mehr aktiv mit, sondern wurde nur passiv hin- und hergeschleudert, was aber zum Zustandekommen einer rückwärtigen Locomotion nicht genügte.

Fassen wir kurz die bei der *Corethra*-Larve gewonnenen Ergebnisse zusammen (Abb. 1 u. 2): Die höchsten Centren liegen im Oberschlundganglion; sie lassen die untergeordneteren Centren koordiniert und situationsgemäß beim Fortschnellen des Tierkörpers, beim Schwimmen, Wedeln, sich Ringeln und bei sonstigen Bewegungen arbeiten. Schalten wir das Oberschlundganglion aus, so wird das im 1. Abdominalganglion gelegene *Hauptringelcentrum R* frei, welches schon bei schwachen Reizen eine Ringelung des ganzen Abdomens und ein Abbiegen des Thorax herbeiführt und dabei eine wedelnde, nach rückwärts gerichtete Fortbewegung verhindert. Erst wenn *R* ausgeschaltet ist, können das *Hauptwedelcentrum W* und das *Nebenwedelcentrum N* nach schwacher sensibler Reizung des Hintertieres ein solches Wedeln herbeiführen;

W bringt langanhaltendes, N kurzes Wedeln hervor. Bei starken Reizen treten W und N außer Funktion, und dafür erzeugen die in jedem Ganglion gelegenen *motorischen Centren M* ein konvulsivisches sich Ringeln; jedes M ist also zugleich eine Art *Nebenringelcentrum*, das aber nur auf starke Reize anspricht. Sind W und N ausgeschaltet, dann ist das Hintertier nur noch zu einer Bewegungsform befähigt, nämlich auf starke Reize sich zu ringeln. Eine Koordination der Bewegungen von Vorder- und Hintertier kommt nicht mehr zustande.

2. Die Cloëon-Larve.

Bei der *Cloëon*-Larve finden sich als aktiv bewegliche Anhänge der 3 Thoraxsegmente die 6 Extremitäten, und am 1.—6. Abdominalsegment sind je ein Kiemenpaar vorhanden (Abb. 3), die in lebhafte Bewegung versetzt werden können. Jede dieser Kiemen besteht aus einem größeren und einem kleineren Blättchen. Das 7. Abdominalsegment trägt ein weiteres Paar Kiemen, die in sofern Anzeichen von Rudimentation zeigen, als sie nur aus je einem Blättchen bestehen, außerdem schwingen sie bei den Atembewegungen der übrigen Kiemen nicht mit, sie sind aber doch noch aktiv beweglich.

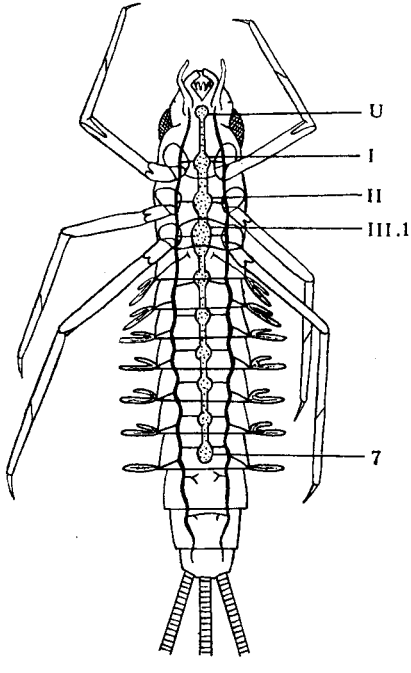

Abb. 3. *Cloëon*, mittleres Larvenstadium von der Ventralseite gesehen; Schwanzborsten abgeschnitten. *U* Unterschlundganglion. *I, II* Thoraxganglion I und II. *III. 1* das aus der Verschmelzung des III. Thorax- mit dem 1. Abdominalganglion hervorgegangene Ganglion III. 1. 7 das letzte Abdominalganglion. Vergr. etwa 13 ×.

Betrachten wir eine *Cloëon*-Larve von der Ventralseite, so können wir feststellen, daß das Unterschlundganglion, die Thorax- und Abdominalganglien mit einer Ausnahme deutlich voneinander geschieden sind: das III. Thorax- ist mit dem 1. Abdominalganglion zu einem einzigen Ganglion verschmolzen, das wir im folgenden der Kürze halber als Ganglion III. 1 bezeichnen wollen.

Das Unterschlundganglion liegt unmittelbar hinter den Mundwerkzeugen; das I. Thoraxganglion befindet sich im Pro-, das II. Thoraxganglion im Mesothorax; sie versorgen die zugehörigen Extremitätenpaare. Ganglion III. 1 ist mit

seiner Hauptmasse im Metathorax gelegen, ragt aber auch noch in das 1. Abdominalsegment herein; es regelt die Bewegungen der 3. Extremitäten und des 1. Kiemenpaares. Auf die stattgehabte Verschmelzung weist auch die Tracheenversorgung des fraglichen Ganglions hin. Während das I. und II. Thoraxganglion von rechts und links aus den beiden Hauptlängsstämmen je einen Seitenast erhalten, laufen 2 Paar Tracheenäste auf das Ganglion III. 1 zu; allerdings wird das Ganglion nur durch das vordere — ursprünglich dem III. Thoraxganglion zugehörige — Tracheenpaar erreicht; die hinteren beiden — früher das 1. Abdominalganglion beliefernden — Tracheen streben zwar zunächst auch auf das Ganglion III.1 zu, splittern aber im Gewebe auf, ohne bis an dasselbe zu gelangen.

Das 2. Abdominalganglion liegt auf der Grenze zwischen dem 1. und 2. Abdominalsegment und zwar mit seinem Hauptteil im ersteren; das 3. Abdominalganglion ist hart an die vordere Grenze seines Segments herangerückt, befindet sich aber vollständig in diesem. Je weiter wir nach hinten fortschreiten, um so mehr rücken die Ganglien in die Mitte ihres Segments. Jedes der Abdominalganglien 2—7 wird versorgt von einem Paar Tracheenäste, die aus den beiden Hauptlängsstämmen entspringen. Am größten ist das Ganglion III.1, dann folgt das II. Thoraxganglion, etwas kleiner sind das I. Thorax- und das 7. Abdominalganglion; am kleinsten sind Unterschlundganglion und Abdominalganglion 2—6. Die Abdominalsegmente 8—10 besitzen weder Kiemen noch Ganglien.

Merkwürdigerweise findet sich auch bei völlig intakten Tieren zwischen den Coxen der Vorderextremitäten oft ein Detritusballen, der bei den beiden anderen Extremitätenpaaren stets fehlt. Dies hängt wohl damit zusammen, daß die Ursprungsstellen der beiden Vorderbeine einander genäherter liegen als diejenigen der anderen Beine und daß die Tiere beim Putzen dorthin nicht gelangen können. Jedenfalls steht die Anwesenheit eines solchen Schmutzballens in einem auffallenden Gegensatz zu der sonstigen körperlichen Reinlichkeit dieser Tiere und überhaupt der Insecten.

Meine Versuche an diesem Objekt fielen in die Monate Juni, Juli und September. Ich tätigte bei ihnen die Eingriffe zunächst in der gleichen Weise wie bei den *Corethra*-Larven; es wurde also das Versuchstier auf dem Objektträger für kurze Zeit Ätherdämpfen ausgesetzt und dann mit einer glühenden Nadel das eine oder andere Ganglion zerstört. Auch bei der *Cloëon*-Larve läßt sich die Verbrennung sehr genau lokalisieren, jedoch ist hier ebenfalls bei der Kleinheit des Objekts eine halbseitige Zerstörung der Ganglien nicht möglich. Überhaupt darf die Länge der Larven nicht unter 4 mm (ausschließlich Schwanzborsten) betragen; denn sonst wird es unmöglich, den Eingriff immer nur auf

ein Ganglion zu beschränken. Die Lage der Ganglien zu finden wird dem Untersucher dadurch erleichtert, daß auf jedes derselben von rechts und links die dunkel sich hervorhebenden Tracheenäste hinzielen. Nach dem Eingriff wurden die Tiere sofort in Wasser gebracht, wo sie sich etwa im Verlauf einer Stunde erholten.

Bei der *Cloëon*-Larve besteht kein Hindernis, das Bauchmark auch vermittels Schere oder Messer durch einen Schnitt zu unterbrechen; man dringt zu diesem Zwecke an der betreffenden Segmentgrenze ein und durchtrennt den Bauchstrang; die vor und hinter dem Schnitt gelegenen Ganglien bleiben dabei ungeschädigt. Diese Art der Operation ist nur ungeeignet für die Thoraxganglien, da hier die Segmente zu starr miteinander in Verbindung stehen. Man kann sich dort in der Weise behelfen, daß man an Ort und Stelle eindringt und das auszuschaltende Ganglion mechanisch zerstört. Zum I. Thoraxganglion vermag man auch noch in der Weise zu gelangen, daß man zwischen ihm und dem Unterschlundganglion die Körperdecke durchschneidet und es von vorn her unter Schonung des Prothoracalsternits zerstört. Entsprechend gelingt es, das 7. Abdominalganglion auszuschalten, indem man zwischen 7. und 8. Abdominalsegment durchtrennt und mit einem Messer oder mit einer Nadel innerhalb des Tierkörpers vorwärts dringt und das Ganglion zerstört. Nach einem mechanischen Eingriff die Wunde mit Kollodium oder dergleichen zu verschließen, erwies sich als unnötig.

Bei Verbrennung eines der 4 vordersten der ventral gelegenen Ganglien und bei Durchschneidung zwischen Unterschlund- und I. Thoraxganglion war es — wie sich herausstellte — überflüssig, die Tiere zuvor zu narkotisieren. Denn der Eingriff ließ sich so rasch vornehmen, daß er geschehen war, bevor das Tier durch eine Bewegung reagieren konnte. Anders bei einem weiter caudal getätigten Eingriff; hier vermochte die Larve während des Eingriffs oder, bevor man nach einem solchen das verwendete Instrument aus ihrem Bereich bringen konnte, immer noch so rasche und ausgiebige Bewegungen zu vollführen, daß unbeabsichtigte Verletzungen sich manchmal nicht vermeiden ließen; hier mußte also im allgemeinen eine Narkose voraufgehen. Nach einer ohne solche vollführten Operation brauchten die Versuchstiere etwa $^1/_4$ Stunde, um sich von dem Schock zu erholen.

Im Gegensatz zu den *Corethra*-Larven überlebten die *Cloëon*-Larven die Behandlung nicht lange; nach 24 Stunden waren sie allermeist schon tot; das Maximum an Lebensdauer, das nach Eingriffen erreicht wurde, waren 5 Tage, und zwar handelte es sich um Tiere mit einem Schnitt zwischen Unterschlund- und I. Thoraxganglion. Nahrungsmangel kann nicht Schuld an dem baldigen Absterben der Larven gewesen sein, wenigstens nicht von solchen, denen das Ganglion III.1 oder eines der Abdominalganglien zerstört worden war; denn solche

Tiere fressen manchmal recht lebhaft. Liegt der Eingriff weiter vorn, dann sind die Larven allerdings nicht mehr in der Lage, den Boden abzuweiden. Übrigens vertragen die *Cloëon*-Larven eine doppelte Unterbrechung ihres Centralnervensystems viel besser, wenn die beiden Eingriffe gleichzeitig geschehen, als wenn zwischen dem ersten und zweiten einige Stunden verstreichen. Dies gilt sowohl für Versuche, die mit Narkose, als für solche, die ohne Narkose vor sich gehen; schädigend wirkt demnach nicht so sehr die 2. Narkotisierung als der 2. Wundschock.

Es gibt also bei der *Cloëon*-Larve mehrere Methoden, die eine Unterbrechung der Ganglienkette ermöglichen. Der Kontrolle wegen war es mir wichtig, wenigstens bei diesem Objekt das Bauchmark nicht ausschließlich zu durchbrennen, sondern es auch mechanisch zu unterbrechen, um dem etwaigen Einwand begegnen zu können, die von mir — besonders bezüglich der Kiementätigkeit — beobachteten Erscheinungen seien weniger eine Folge der Unterbrechung selbst als vor allem eine solche des Hitze- und Verbrennungsreizes. Ein derartiger Einwurf mag gleich hier seine Erledigung finden: Nie ergaben sich Unterschiede des Verhaltens, mochte die Zerstörung durch Verbrennen oder auf mechanischem Wege herbeigeführt worden sein.

Zunächst wurde bei jedem Individuum die Ganglienkette nur an einer Stelle unterbrochen; das Oberschlundganglion wurde in die Versuche nicht einbezogen, da es zu umfangreich ist, als daß man sicher sein kann, es jedesmal vollständig zerstört zu haben (im übrigen siehe betreffs des Oberschlundganglions meine Arbeit 1925b). Die Versuche, bei welchen die Ganglienkette nur einmal unterbrochen wurde, umfassen die Versuchsgruppe A (vgl. die Tabelle).

Einen erheblich breiteren Raum als bei der *Corethra*-Larve nahmen dann diejenigen Versuche ein, bei welchen der Bauchstrang an zwei verschiedenen Punkten zerstört wurde. Auf diese Weise vermag man nervenphysiologisch jedes beliebige Ganglion oder deren 2, 3 usw. nach vorn und gleichzeitig nach rückwärts zu isolieren. Sowohl an Extremitäten wie an Kiemen manifestieren sich dann die Folgen dieser Isolierung für den Experimentator; bei der *Corethra*-Larve fielen mangels aktiv beweglicher Anhänge von Thorax und Abdomen solche Beobachtungsmöglichkeiten fort. In der Tabelle sind nur diejenigen Versuche aufgeführt, bei welchen eine Zerstörung der Ganglien stattfand; prinzipiell das gleiche Ergebnis hat es aber, wenn wir den Bauchstrang zwischen zwei Ganglien zerschneiden; aus diesem Grunde habe ich diese letzteren Versuche nicht in einer besonderen Tabelle aufgeführt. Wir wollen ferner absehen von solchen Eingriffen, bei denen zwei einander unmittelbar benachbarte Ganglien zerstört werden; denn das, was hierbei herauskommt, läßt sich ohne weiteres aus denjenigen Versuchen ablesen, bei welchen nur ein Ganglion zerstört wurde. Es soll also bei den

Tabelle.

Versuchs-Gruppe	Nr.	U	I	II	III. 1	2	3	4	5	6	7
A	1	●	K	KW	KWn	n	n	n	n	n	
	2		●	KW	KWn	n	n	n	n	n	
	3		N	●	KWm	m	m	m	m	m	
	4		N	N	●	m	m	m	m	m	
	5		N	N	Nr	●	m	m	m	m	
	6		N	N	Nr	r	●	m	m	m	
	7		N	N	Nr	r	r	●	m	m	
	8		N	N	Nr	r	r	r	●	m	
	9		N	N	Nr	r	r	r	r	●	
	10		N	N	Nm	m	m	m	m	m	●
B	11	●	K	●	KWm	m	m	m	m	m	
	12	●	K	K	●	m	m	m	m	m	
	13	●	K	KW	KWr	●	m	m	m	m	
	14	●	K	KW	KWr	r	●	m	m	m	
	15	●	K	KW	KWr	r	r	●	m	m	
	16	●	K	KW	KWr	r	r	r	●	m	
	17	●	K	KW	KWr	r	r	r	r	●	
	18	●	K	KW	KWm	m	m	m	m	m	●
C	19		●	K	●	m	m	m	m	m	
	20		●	KW	KWr	●	m	m	m	m	
	21		●	KW	KWr	r	●	m	m	m	
	22		●	KW	KWr	r	r	●	m	m	
	23		●	KW	KWr	r	r	r	●	m	
	24		●	KW	KWr	r	r	r	r	●	
	25		●	KW	KWm	m	m	m	m	m	●
D	26		N	●	KWr	●	m	m	m	m	
	27		N	●	KWr	r	●	m	m	m	
	28		N	●	KWr	r	r	●	m	m	
	29		N	●	KWr	r	r	r	●	m	
	30		N	●	KWr	r	r	r	r	●	
	31		N	●	KWm	m	m	m	m	m	●
E	32		N	N	●	r	●	m	m	m	
	33		N	N	●	r	r	●	m	m	
	34		N	N	●	r	r	r	●	m	
	35		N	N	●	r	r	r	r	●	
	36		N	N	●	m	m	m	m	m	●
F	37		N	N	Nr	●	r	●	m	m	
	38		N	N	Nr	●	r	r	●	m	
	39		N	N	Nr	●	r	r	r	●	
	40		N	N	Nr	●	m	m	m	m	●
G	41		N	N	Nr	r	●	r	●	m	
	42		N	N	Nr	r	●	r	r	●	
	43		N	N	Nr	r	●	m	m	m	●
H	44		N	N	Nr	r	r	●	r	●	
	45		N	N	Nr	r	r	●	m	m	●
J	46		N	N	Nr	r	r	r	●	m	●

U, Unterschlundganglion.

I, II, Thoraxganglion I und II.

III. 1, das aus der Verschmelzung des III. Thorax- und des 1. Abdominalganglions hervorgegangene Ganglion III. 1.

im folgenden mitzuteilenden doppelten Zerstörungen immer mindestens ein intaktes Ganglion zwischen den beiden Unterbrechungsstellen liegen. Dann gibt es 36 Operationsmöglichkeiten; hierbei umfaßt Gruppe B diejenigen Versuche, bei welchen das vorderste zerstörte Ganglion das Unterschlundganglion darstellt, Gruppe C diejenigen Versuche, bei denen es sich um das I. Thoraxganglion handelt usw. Alle in der Tabelle aufgeführten Versuche wurden zunächst durch Verbrennen der Ganglien ausgeführt; die wichtigeren Versuche erfuhren dann noch eine Nachprüfung vermittels Schere oder Messer. Eine Zerstörung der Ganglienkette an 3 oder 4 Punkten erfolgte nur bei einer Anzahl von Versuchen, welche sich auf die Funktion der Kiemen bezogen; für das ganze sonstige Verhalten kann aber ein solches Experiment gegenüber einer doppelten Unterbrechung nichts wesentlich Neues bieten.

Die Ergebnisse, die die Kiementätigkeit betreffen, sollen gesondert von dem Verhalten der übrigen Körperteile besprochen werden; denn bei den Atembewegungen der Kiemen handelt es sich um rein reflektorische Funktionen, bei den Tätigkeiten des Körperstammes und der Beine dagegen um solche, die zum Teil auch höheren Charakter tragen.

a) *Das Verhalten des Körperstammes und der Extremitäten.*

a. Einfache Unterbrechung der Ganglienkette.

Die Versuchsgruppe A beginnt mit einer Ausschaltung des *Unterschlundganglions* (Versuch 1). Verbrennt man dieses Ganglion, dann wird das Vordertier nervös versorgt durch das Oberschlundganglion, das Hintertier durch I. Thoraxganglion — 7. Abdominalganglion. Das Vordertier läßt spontan (d. h. ohne einen für den Beobachter erkennbaren Reiz) und auf optische Reize die Fühler spielen; das Hintertier beantwortet diese optischen Reize selbstverständlich nicht. Sowie sich das Tier von der Narkose oder dem Wundschock erholt hat, lassen die Extremitäten einen sehr deutlichen *Klammerreflex* erkennen, d. h. an jedem beliebigen Gegenstand, an Wasserpflanzen, an einer dargebotenen

Erklärung der Tabelle (Fortsetzung).

2—7, Abdominalganglion 2—7.

Gruppe A umfaßt diejenigen Versuche, bei welchen die Bauchganglienkette nur einmal unterbrochen wurde; in den Versuchsgruppen B—J geschah dies an zwei Stellen. ● zerstörtes Ganglion; die zugehörigen Körperanhänge (Extremitäten oder Kiemen) sind entsprechend untätig. Im übrigen wurden mit großen Buchstaben die Verhaltensweisen der Extremitäten, mit kleinen diejenigen der Kiemenblättchen bezeichnet.

Extremitäten: N normal, K Klammerreflex, W Wischreflex.

Kiemen: n normal, m maximal, r reduziert.

Der aus den verschiedenen Formen der Kiementätigkeit zu erschließende Nervenfaserverlauf ist in Abb. 4 angegeben.

Stecknadel, selbst an ganz dünnen Wollfäden klammern sich die Versuchstiere mit sämtlichen Extremitäten an und lassen sich nur gewaltsam ablösen. Dieser Klammerreflex tritt ausnahmslos bei den in genannter Weise operierten Tieren auf; läßt man sie ungestört, dann sitzen sie stundenlang festgeklammert an ein und derselben Stelle; gegebenenfalls halten sich zwei Tiere auch aneinander fest. Offenbar ist durch den Eingriff ein weiter vorn gelegenes Centrum ausgeschaltet worden, das normalerweise den Klammerreflex hemmt. An erwachsenen Libellen fand v. Uexküll (1908) einen entsprechenden Reflex; diese Tiere können nach Köpfung zwar zum Fliegen, aber nicht zum Gehen veranlaßt werden, weil sie sich an jedem Gegenstand mit den Beinen anklammern. Auch darf man hier vielleicht an den bei decapitierten Batrachiern zu allen Zeiten und bei beiden Geschlechtern leicht auslösbaren Umklammerungsreflex erinnern, der eine große Ähnlichkeit mit der sexuellen Umklammerung aufweist, sich nach Baglioni (1913, S. 406) aber doch von ihr unterscheidet. (Weiteres über den Umklammerungsreflex der Frösche siehe bei Ufland 1925; hier auch Literatur.)

Nach Ausschaltung des Unterschlundganglions vermögen bei der *Cloëon*-Larve sämtliche Extremitäten sowohl auf Berührungsreize wie spontan sich zu bewegen; doch sind diese Bewegungen verschiedener Extremitätenpaare niemals koordiniert, so daß keine Locomotion zustande kommt. Selbst wenn man durch Fassen einer Antenne mit der Pinzette oder mit Hilfe einer Nadel die Tiere unter Wasser längs einer ebenen Fläche schiebt oder zieht, wobei alle Extremitätenspitzen den Boden berühren, ist es nicht möglich, echte Schreitbewegungen auszulösen. Wohl können die gleichnamigen Extremitäten alternierende Bewegungen ausführen (wie dies auch Matula 1911 bei der *Aeschna*-Larve für nervös isolierte Thoraxsegmente fand); ein Rhythmus, der die verschiedenen Extremitätenpaare umfaßt, kommt jedoch bei *Cloëon* nicht zustande, und wenn Derartiges für Augenblicke eintritt, so trägt ein solches Zusammenstimmen immer den Charakter des Zufälligen. Denn es handelt sich bei diesen Beinbewegungen nicht um ein richtiges Schreiten, sondern um Versuche, sich irgendwo festzuklammern. Durch den Eingriff ist also auch jenes Centrum verlorengegangen, welches das Schreiten bewirkt und dabei die Koordination der Beinbewegungen herstellt. Liegt ein Tier auf dem Rücken, so führen die Beine zunächst lebhaft greifende Bewegungen aus, bis bei Ergebnislosigkeit allmählich Beruhigung eintritt. Bei der *Cloëon*-Larve ist also das Gehirn stärker am Zustandekommen des Ganges beteiligt, als dies v. Uexküll für die Libellenimago annimmt, indem es nach ihm dort nur den Klammerreflex hemmt und dadurch das Gehen ermöglicht. (Über die bei anderen Arthropoden nach Dekapitierung in mehr oder minder großem Umfange

sich geltend machenden Störungen der Locomotion siehe BETHE 1897, 1898, BAGLIONI 1913, GALANT 1921, v. BUDDENBROCK 1921, 1924.)

Wenn wir unser Versuchstier auf der Rückenseite des Abdomens oder an den Kiemen mit der Nadel berühren, so beginnt die 2. und 3. Extremität der betreffenden Körperseite, in starr gestreckter Haltung längs den Kiemen zu wischen. Diese Reaktion hat etwas Hemmungsloses, verglichen mit dem Verhalten des intakten Tieres. Ein solches entzieht sich einem Berührungsreiz im allgemeinen selbstverständlich durch die Flucht; man kann es aber auch bei ihm erreichen, daß ein Wischen vonseiten der 2. und 3. Extremität auftritt; doch geschieht dieses nie so stürmisch und langanhaltend wie nach Ausschaltung des Unterschlundganglions. Wir dürfen also annehmen, daß durch den Eingriff auch ein den *Wischreflex* hemmendes Centrum für das Hintertier verloren ging.

GALANT (1920) fand beim geköpften *Carabus auratus* einen ganz ähnlich sich auswirkenden Kratzreflex; stach dieser Autor mit einer Nadel in eine der beiden Flügeldecken, so kratzte das Tier dort mit einer Extremität derselben Körperseite. GALANT sieht in diesem Kratzreflex ein Analogon zum Wischreflex des geköpften Frosches und zum Kratzreflex der Rückenmarkstiere; wie bei der intakten *Cloëon*-Larve sich der Wischreflex in geringem Maße zeigt, so kann nach GALANT (1921) auch beim normalen Hunde der Kratzreflex in erheblich reduzierter Form erscheinen. Bei *Eristalis tenax* ist nach SZYMANSKI (1921, S. 4) das Auftreten eines Abwischreflexes von dem inneren Zustand des betreffenden Tieres abhängig; reizt man ein Individuum das eine Mal bei voller Aktivität, ein anderes Mal bei beginnender Nachtruhe tactil durch leise Berührung eines Flügels, so antwortet es im ersten Falle durch Fortfliegen, im zweiten dagegen durch Abwischen des Flügels mit dem gleichsinnigen Hinterbein.

Durch Zerstörung des Unterschlundganglions wird bei der *Cloëon*-Larve das 1. Beinpaar nicht etwa stärker in Mitleidenschaft gezogen als die übrigen Extremitäten. Demgegenüber sprach BRUN (1925) für die Ameisen die Vermutung aus, daß die Vorderbeine vielleicht in größerer funktioneller Abhängigkeit von den höheren Centren des Oberschlundganglions ständen als die 4 anderen Beine. Er kam zu dieser Hypothese, weil bei einer Ameise, welche einen Tumor in der linken Hälfte des Oberschlundganglions aufwies, zugleich das rechte Vorderbein in seiner Funktion gestört war. Der Autor schloß, daß bei diesen sozialen Insecten die Vorderbeine in ihrer nervösen Versorgung vielleicht eine Sonderstellung inne hätten, weil ihnen nicht nur Geh- und Stehfunktionen zukämen, sondern weil sie außerdem auf das Intensivste in den Dienst bestimmter sozialer Tätigkeiten (Erbetteln von Nahrung, Bauen usw.) gestellt seien.

Nach Zerstörung des Unterschlundganglions waren die *Cloëon*-Larven

also nicht imstande, zu schreiten; dafür aber vermochten sie — zwar nicht spontan, wohl aber nach tactiler Reizung — mehrere Körperlängen weit durch Auf- und Abschlagen des Abdomens zu *schwimmen*. Bei diesem Schwimmen des Hintertieres waren — im Gegensatz zum intakten Tier (siehe unten) — die Extremitäten unbeteiligt; im Moment des Beginnes klappten die Kiemen 1—6 rückwärts; im übrigen war diese Locomotion eine annähernd ebenso rasche wie beim gesunden Individuum. Durch den Eingriff war also zwar jenes Centrum ausgeschaltet, das das Schwimmen spontan (bzw. schon auf minimale, dem Beobachter nicht erkennbare Reize) auslöst und auf längere Strecken in Gang hält; doch war die Fähigkeit zum Schwimmen überhaupt dem Hintertier verblieben. Schon bei früherer Gelegenheit (1924b, S. 191) schloß ich, daß das Laufen der *Cloëon*-Larve „von höherem Range" sei als das Schwimmen; denn einseitig geblendete Tiere schreiten in einer Geraden vorwärts, beim Schwimmen aber rotieren sie, d. h. im ersteren Falle vermögen sie die durch die Blendung herbeigeführte einseitige Herabsetzung des Muskeltonus zu kompensieren, im letzteren Falle dagegen nicht. Diese Auffassung vom höheren Range der Lauftätigkeit findet jetzt eine Bestätigung dadurch, daß die Larve nach Verlust des Unterschlundganglions zwar noch zu schwimmen, aber nicht mehr zu schreiten vermag. Dieses Schwimmen geschieht bei der *Cloëon*-Larve nach Verlust des Unterschlundganglions ohne Beteiligung der Beine; von anderen Insecten, die nur vermittels der Extremitäten schwimmen, wissen wir aber, daß auch nach Decapitierung diese Locomotionsart nicht aufhört. So vollführt nach Bethe (1897a) *Hydrophilus* im geköpften Zustande Schwimmbewegungen und ich (1925a) konnte zeigen, daß bei einer geköpften *Notonecta* die Hinterextremitäten noch rudern.

Bei der des Unterschlundganglions beraubten *Cloëon*-Larve ist außer dem Schwimmen noch eine andere von mir früher (1924a) beschriebene Tätigkeit des Abdomens erhalten geblieben, nämlich das *Schlagen* des Schwanzfächers nach einem Reizort hin. Daß solche Bewegungen weniger gezielt sind als beim normalen Tier, könnte man mit dem Nichtbeteiligtsein der Augen am Zustandekommen dieser Reaktion erklären; es sind aber derartige Bewegungen auch viel weniger lebhaft als im normalen Falle, und hieran ist sicherlich der Eingriff schuld. Also nicht nur das Schwimmen, sondern auch das Schlagen des Abdomens hat durch Ausschaltung des Unterschlundganglions gelitten, ist aber keineswegs ganz verschwunden. Ein sanftes Berühren des Schwanzfächers führt beim intakten Tier nicht zu einem Schlagen des Hinterleibsendes, sondern zu einem Zusammenklappen der Schwanzborsten; diese Reaktion ist bei den Versuchstieren erhalten geblieben.

Man vermag das Unterschlundganglion außer durch Verbrennen

auch sehr leicht vom Hintertier dadurch zu trennen, daß man mit der Schere hinter diesem Ganglion die nervöse Verbindung durchschneidet; die Folgeerscheinungen sind durchaus die gleichen. Vor dem Unterschlundganglion des Centralnervensystems zu unterbrechen, ist bei der Kleinheit des Gesamttieres nicht möglich, denn die Schlundconnective verlaufen im Körperinnern und nicht an der Oberfläche. Welche von den bisher hier genannten Centren im Ober- und welche im Unterschlundganglion gelegen sind, kann also vorerst nicht eindeutig entschieden werden, aus Analogie ist es aber sicher, daß die höchsten Centren, welche den spezialisierteren Bewegungen vorstehen, im Oberschlundganglion sich befinden (vgl. z. B. die *Corethra*-Larve).

Schalten wir durch Verbrennen oder durch mechanische Zerstörung das *I. Thoraxganglion* aus (Versuch 2), so ist das 1. Extremitätenpaar vollkommen stillgelegt; der Klammer- und Wischreflex der Extremitäten 2 und 3 dagegen ist unverändert vorhanden; und auch das sonstige Verhalten dieser Extremitäten ist dasselbe wie beim vorigen Versuch. Die Larve schwimmt nach Reizung der Hinterperson durch entsprechende Bewegungen des Abdomens mehrere Körperlängen weit vorwärts; bei Berührung schlägt das Abdomen in Richtung des Reizes.

Zerstören wir das *II. Thoraxganglion* (Versuch 3), dann stehen der Vorderperson Kopf und Prothorax, der Hinterperson Metathorax und Abdomen zur Verfügung. Das Vordertier ist erheblich lebhafter als das Hintertier, da es die höchsten Centren besitzt. Die Hinterextremitäten zeigen in unveränderter Weise den Klammer- und Wischreflex. So ergibt sich oftmals die Situation, daß das Vordertier mit Hilfe der Vorderbeine vorwärts zu laufen sich bestrebt, während das Hintertier sich festklammert, und zwar desto stärker, je größer der Zug von vorn wird; die Hinterperson schreitet niemals. Schieben oder ziehen wir das Versuchstier längs dem Boden, dann führt die Vorderperson lebhafte, alternierende Bewegungen aus, die ein Schreiten bedeuten; die Hinterextremitäten arbeiten viel langsamer und ihre Bewegungen sind Anklammerversuche. Wird das Gefäß, in dem sich das Versuchstier befindet, erschüttert, dann machen sowohl Vorder- wie Hinterextremitäten klammernde Bewegungen. Der Klammerreflex, der im allgemeinen von seiten der höchsten Centren gehemmt wird, tritt also geeignetenfalls, auch bei dem mit dem Oberschlundganglion in Verbindung befindlichen 1. Extremitätenpaar in die Erscheinung. Vergleicht man hiermit das Verhalten des intakten Tieres, so sieht man, daß auch dieses sich bei Erschütterungen vorübergehend festklammert, wofern es nicht die Flucht ergreift.

Es erwies sich als praktisch, nach Ausschaltung eines der Thoraxganglien das zugehörige außer Funktion gesetzte Beinpaar abzuschneiden, damit es den übrigen Beinen nicht im Wege war. Doch tat ich

dies immer erst, wenn ich mich überzeugt hatte, daß das betreffende Beinpaar tatsächlich keinerlei aktive Beweglichkeit mehr aufwies; denn für das Gelingen eines Eingriffs hat man ein deutliches Anzeichen darin, daß die zu dem betreffenden Ganglion gehörenden Körperanhänge (Extremitäten oder Kiemen) für immer bewegungsunfähig geworden sind.

Schwimmversuche gehen hier sowohl von der Vorder- wie Hinterperson aus. Die letztere vermag durch auf- und Abbewegungen des Abdomens das Gesamttier etwa eine Körperlänge weit fortzuschnellen. Die von seiten der Vorderperson geschehenden Schwimmbewegungen bringen dagegen keine Locomotion zustande; sie zeigen uns aber deutlich, in welcher Weise am intakten Tier der Vorderkörper beim Schwimmen beteiligt ist; denn bei der gesunden Larve läßt sich dies infolge der Raschheit des Schwimmens nicht klären.

Versucht die Vorderperson fortzuschwimmen, dann werden zunächst die Fühler ventralwärts gebogen, und der proximale Teil der Vorderextremitäten wird dicht an den Körper angelegt. Dann macht der Kopf ein paar nickende Bewegungen, und im gleichen Rhythmus schlagen die Fühler und die distalen Teile der Beine caudalwärts; doch werden solche Bewegungen ihrer Erfolglosigkeit wegen jedesmal sehr bald wieder aufgegeben. Die Fühler treten auch in Tätigkeit, wenn das Tier umgefallen ist, sie stemmen sich dann gegen den Boden und heben den Vorderkörper ein wenig, während derweil das 1. Extremitätenpaar lebhaft greifende Bewegungen ausführt.

Durch mechanisch übertragene Resonanz kann hier und in den folgenden Versuchen eine Erregung der Hinterperson auf die Vorderperson überspringen und umgekehrt; das letztere ist seltener als das erstere, da die Vorderperson erregbarer ist als die Hinterperson; eine Koordination der Bewegungen kommt dabei aber niemals zustande (vgl. oben dasselbe Verhalten der *Corethra*-Larve).

Zerstörung des aus der Verschmelzung des III. Thorax- mit dem 1. Abdominalganglion entstandenen *Ganglions III. 1* (Versuch 4) legt das hinterste Beinpaar und das vorderste Kiemenpaar endgültig still. Das Vordertier ist lebhafter als beim vorigen Versuch, da ihm hier vier Extremitäten zur Verfügung stehen; es vermag mit diesen koordiniert zu schreiten. Bei Schwimmversuchen des Vordertiers wirkt das 2. Beinpaar in derselben Weise wie das 1. mit; vorwärts kommt aber auch in diesem Versuch das Tier nicht. Das mittlere Beinpaar zeigt keinen Wischreflex mehr, wohl nicht bloß deshalb, weil sein Ganglion jetzt unter der Kontrolle des Oberschlundganglions steht, sondern auch, weil von rückwärts her nicht die notwendigen Tastsinnesdaten herankommen. Obwohl die Fühler auch in Richtung einer von hinten her sich nähernden Nadel spielen, so genügt es nicht, daß das Vordertier ein Berührtwerden der Kiemen *sieht*, um ein Abwischen derselben vor-

zunehmen, sondern allein entscheidend zum Zustandekommen des Abwischens ist der entsprechende Tastreiz; nach dem Eingriff „existiert" eben der Tierkörper für Vorder- und Hinterperson nur soweit, als der zugehörige Anteil des Centralnervensystems reicht. Auf Berührung reagiert die Hinterperson von sich aus durch Zusammenklappen der Schwanzborsten, Schlagen mit dem Schwanzfächer und durch Schwimmen, das das Tier immerhin noch $^1/_2$ Körperlänge weit vorwärtsbringt.

Zerstören wir eines der Abdominalganglien 2—7 (Versuch 5—10), oder wird der Bauchstrang entsprechend zwischen zwei Abdominalganglien durchschnitten, so sind die Funktionen des Vordertieres dadurch nicht beeinträchtigt; nur die Leistungen des Gesamttieres erleiden naturgemäß eine Einbuße. Bei Ausschaltung des *2. Abdominalganglions* (Versuch 5) wendet sich der Schwanzfächer nur langsam und ungenau dem Reizorte zu, doch vermag das Abdomen noch heftige, auf und ab gerichtete Bewegungen zu vollführen. Berührt man mit der Nadel eine der jetzt zum Vordertier gehörenden 1. Kiemen, so treten unter Umständen ein paar Wischbewegungen der 2. und 3. Extremitäten auf, wofern das Tier nicht davonläuft. Schwimmversuche habe ich nach Ausschaltung des 2. Abdominalganglions die Hinterperson nicht mehr ausführen sehen. Wenn dagegen die Vorderperson einen derartigen Versuch unternimmt, was von Zeit zu Zeit geschieht, dann gibt sie sich zunächst einen Schwung, indem sie sich mit Hilfe der Beine vom Boden abstößt, und dann bewegen sich Kopf, Fühler und sämtliche Extremitäten in der oben geschilderten rhythmischen Weise ein paar Mal, und auch das 1. Kiemenpaar wirkt hierbei mit, indem es im gleichen Takte nach rückwärts klappt. Außerdem vollführt der Thorax im Thorax-Abdomen-Gelenk leichte Bewegungen auf und ab; die Hinterperson aber wird bei alledem nur passiv hin und her geschüttelt, und da ihre aktive Mitwirkung fehlt und auch nicht durch mechanisch übertragene Resonanz ausgelöst wird, so kommt das Gesamttier nicht nennenswert vorwärts.

Liegt das Versuchstier auf dem Rücken, so ist es für die Vorderperson außerordentlich schwer, sich umzudrehen, trotzdem sie über sämtliche Extremitäten verfügt; ein intaktes Tier schnellt sich in einer solchen Situation durch einen einzigen Schlag des Abdomens fort; diese Möglichkeit entfällt aber nach Zerstörung des 2. Abdominalganglions.

Durch Ausschaltung eines der Abdominalganglien 3—6 (Versuch 6 bis 9) wird die Vorderperson auf Kosten der Hinterperson immer größer, und bei Zerstörung des 7. Abdominalganglions (Versuch 10) entsteht nervenphysiologisch überhaupt keine Hinterperson mehr. Die Reizbeantwortung von seiten des Hintertieres wird immer schwächer, je weniger Ganglien ihm zur Verfügung stehen, und für das Vordertier vermehren sich entsprechend die Reaktionsmöglichkeiten. Nach Zer-

störung des *3. Abdominalganglions* (Versuch 6) schlägt das gereizte Hinterende noch lebhaft auf- und abwärts, biegt sich aber bei seitlicher Berührung nur noch sehr unvollkommen dorthin. Für Zerstörung des *4. Abdominalganglions* (Versuch 7) gilt ähnliches. Nach Ausschaltung des *5. Abdominalganglions* (Versuch 8) vollführt die Spitze des Abdomens bei Reizung nur noch ganz geringfügige Auf- und Abbewegungen. Ein Zusammenklappen des Schwanzfächers tritt nach Berühren der Schwanzborsten in allen diesen Versuchen auf, und bei Ausschaltung des *6. Abdominalganglions* (Versuch 9) stellt dies die einzige Reaktionsform dar, die dem Hintertier zur Ausführung auf Tastreize verblieben ist.

Je mehr von den Abdominalganglien der Vorderperson zur Verfügung stehen, um so besser gelingt ihr das Schwimmen, so daß sie z. B. nach Ausschaltung des 5. oder 6. Abdominalganglions schon ganz gut vorwärts kommt. Immerhin ist diese Locomotion gegenüber der des gesunden Tieres verlangsamt, so daß man auch hier immer noch recht gut erkennen kann, wie bei jedem Schwimmstoß die dem Vordertier angehörenden Extremitäten und Kiemenblättchen zur Unterstützung der Vorwärtsbewegung nach rückwärts geschlagen werden. Und auch wenn wir das *7. Abdominalganglion* (Versuch 10) zerstören, dann ist das Schwimmen der Larve noch nicht völlig normal; es fehlt eben die Mitwirkung des den Schwanzfächer tragenden Hinterleibsendes. Ähnliches gilt, wenn das Vordertier versucht, mit dem Hinterende nach einem Reizort zu schlagen; selbst wenn es alle Ganglien mit Ausnahme des hintersten zu seiner Verfügung hat, wird diese Bewegung sehr unpräzise; auch hier macht sich also die fehlende Mitwirkung des 7. Abdominalganglions stark geltend.

Fassen wir die bei der *Cloëon*-Larve durch einfache Unterbrechung des Bauchmarks gewonnenen wichtigsten Ergebnisse kurz zusammen:

Vorder- und Hintertier arbeiten nie mehr koordiniert miteinander.

Das koordinierte *Schreiten* hört bei denjenigen Extremitätenpaaren vollständig auf, deren nervöse Verbindung nach vorwärts unterbrochen ist; bei solchen Extremitäten erscheint ein starker *Klammerreflex*. Außerdem zeigen 2. und 3. Beinpaar unter derselben Versuchsbedingung einen lebhaften *Wischreflex*, der durch Berührung der Kiemen und Abdominaltergite ausgelöst wird. Klammer- und Wischreflex treten beim intakten Tier weniger stark und erheblich seltener auf.

Das *Schwimmen* wird sowohl von seiten des Vorder- wie des Hintertieres versucht, wofern dem ersteren mindestens das I. Thoraxsegment und dem letzteren außer den Abdominalganglien mindestens noch das Ganglion III.1 zu Gebote steht. Auch das *Schlagen* vermittels des Abdomens wird beim Vorhandensein mehrerer Ganglien von seiten des Hintertieres ausgeführt. Schwimmen und Schlagen des Hintertieres hängt nicht von einem einzigen, den anderen Ganglien in dieser Be-

ziehung übergeordneten Ganglion ab, vielmehr liegt die Fähigkeit zu diesen Tätigkeiten mehr oder minder in jedem Ganglion des ganzen Centralnervensystems. Zum Zustandekommen einer solchen Funktion gehört aber immer die Beteiligung einer Anzahl von Ganglien und Segmenten, und je weniger Ganglien mitwirken, um so geringfügiger wird das Ergebnis.

β. Doppelte Unterbrechung der Ganglienkette.

In der *Versuchsgruppe B* handelt es sich um Eingriffe, bei denen einerseits jedesmal das Unterschlundganglion und andererseits eines der folgenden Ganglien zerstört wurde. Hierdurch wurde das I. Thoraxganglion allein oder im Zusammenhang mit einem Ganglion oder deren 2, 3 oder noch mehr nervös sowohl nach vorn wie nach hinten isoliert. Es entstanden dabei 3 nervenphysiologische „Personen": das Vordertier, das Mitteltier und das Hintertier, zwischen denen ein koordiniertes Zusammenarbeiten niemals mehr möglich war. Alle Versuche, bei denen zwei Ganglien zerstört wurden, sind deshalb von Bedeutung, weil bei ihnen etwaige Abhängigkeiten der Ganglien voneinander klarer noch in die Erscheinung treten, als dies bei nur einmaliger Unterbrechung der Ganglienkette möglich ist.

Zerstören wir Unterschlund- und II. Thoraxganglion (Versuch 11), dann wird die Vorderperson allein vom Oberschlundganglion versorgt, sie reagiert auf optische und tactile Reize durch Fühlerbewegungen. Der Mittelperson steht lediglich das I. Thoraxganglion zur Verfügung; das 1. Extremitätenpaar verhält sich ebenso, wie wenn nur das Unterschlundganglion, aber nicht auch noch das II. Thoraxganglion zerstört worden wäre; die 1. Extremitäten führen also sowohl spontan wie auf Reize Bewegungen aus, die aber keinesfalls Schreitbewegungen sind, und sie zeigen sehr deutlich den Klammerreflex. Aus alledem geht hervor, daß das I. Thoraxganglion nur von den vorderen, aber nicht von den hinteren Ganglien abhängig ist. Das Hintertier verhält sich hier genau so, wie es oben nach Zerstörung des II. Thoraxganglions (Versuch 3) beschrieben wurde.

Schalten wir das Unterschlundganglion und das Ganglion III.1 aus (Versuch 12), dann hängen noch I. und II. Thoraxganglion zusammen, sind aber nach vorn und hinten nervös abgeschnitten. Das 1. und 2. Extremitätenpaar weist den Klammerreflex auf; ein Wischreflex tritt am 2. Beinpaar nicht in die Erscheinung, und zwar wahrscheinlich nur deshalb, weil die notwendigen Tastdaten das zugehörige Ganglion nicht erreichen. Schieben und Ziehen längs der Unterlage löst bei den beiden Beinpaaren Greifbewegungen aus, aber kein Schreiten; die Extremitäten des gleichen Paares können hierbei alternierend arbeiten, ein Rhythmus kommt zwischen den beiden Beinpaaren jedoch nicht zustande.

Gleichzeitige Zerstörung des Unterschlundganglions und eines der Abdominalganglien (Versuch 13—18) bietet dem hier und im vorigen Abschnitt Gesagten gegenüber nichts Neues; je weiter nach rückwärts der hintere Eingriff liegt, desto besser ist die Mittelperson imstande, zu schwimmen, so daß sie bei Zerstörung des 6. oder 7. Abdominalganglions (Versuch 17 und 18) 1—1 1/2 Körperlängen zurückzulegen vermag. Das Schlagen des Hinterleibsendes ist dagegen selbst bei Ausschaltung des 7. Abdominalganglions wenig ausgeprägt.

In der *Versuchsgruppe C* versorgt das II. Thoraxganglion allein die Mittelperson (Versuch 19), oder es wird zum vordersten der dieser angehörenden Ganglien (Versuch 20—25). Bei völliger nervenphysiologischer Isolierung des II. Thoraxganglions ist das 2. Beinpaar noch durchaus bewegungsfähig, führt aber keine Schreitbewegungen aus, der Klammerreflex ist deutlich; der Wischreflex dagegen fehlt — zweifellos allein infolge Aufhörens der sensiblen Verbindung zwischen II. Thoraxganglion und Abdomen. Eine Besprechung der übrigen Versuche der Gruppe C ist an dieser Stelle nicht notwendig; ihre Ergebnisse lassen sich aus dem weiter oben Mitgeteilten leicht entnehmen.

Im 1. Versuch der *Versuchsgruppe D* isolieren wir durch Zerstörung des II. Thorax- und des 2. Abdominalganglions das Ganglion III. 1 (Versuch 26). Das 1. Beinpaar steht hier unter der Kontrolle des Oberschlundganglions und verhält sich also wie beim Normaltier; das 3. Beinpaar zeigt den Klammerreflex und bei Berührung des Tergiten oder der Kiemen des 1. Abdominalsegments den Wischreflex. Ziehen oder schieben wir ein solches Tier längs dem Boden, dann führt das 1. Beinpaar rasche Schreitbewegungen und das 3. Beinpaar im Vergleich dazu langsamere Greifbewegungen aus. Alle weiteren Versuche dieser Gruppe und die der folgenden Gruppen haben vor allem Interesse für die Beobachtung der Kiementätigkeit; sie bieten im vorliegenden Zusammenhang nichts Neues.

Das Hauptergebnis einer doppelten Unterbrechung der Bauchganglienkette ist also das folgende: Die Thoraxganglien sind unter sich unabhängig bezüglich der nervösen Versorgung des zu einem jeden gehörenden Beinpaares; die nervenphysiologische Isolierung eines Thoraxganglions hat also für das betreffende Beinpaar keine andere Wirkung als eine Zerstörung des Unterschlundganglions. Das 2. Beinpaar führt nach nervöser Isolierung des II. Thoraxganglions wahrscheinlich nur deshalb den Wischreflex nicht aus, weil von rückwärts her die notwendigen Tastreize ausbleiben.

b) *Die Atembewegungen der Kiemen.*

Bevor das Verhalten der Kiemen nach Unterbrechung des Bauchmarks besprochen werden kann, muß die normale Atemtätigkeit der

Cloëon-Larve eine Darstellung finden. (Allgemeines und Vergleichendes über die Atmung siehe bei WINTERSTEIN 1921, BABAK 1921 und BETHE 1925.) Die Atembewegungen bestehen bei unserem Objekt darin, daß die Kiemen 1—6 sehr rasch hin und her schlagen; ob diese Bewegungen bei *Cloëon* fast oder vollständig synchron geschehen, läßt sich nicht entscheiden; jedenfalls wird bei der Geschwindigkeit, mit welcher ihr Hin- und Herschwingen geschieht, eine Metachronie nicht mit Sicherheit nachweisbar; BABAK und FOUSTKA konnten dagegen bei ihren Objekten eine solche beobachten (die Gattung wird von den beiden Autoren nicht näher bezeichnet; daß es sich aber nicht um *Cloëon* handelt, geht aus der Angabe hervor, die Kiemen seien in der Ruhe dem Abdomen angelegt). Die beiden Autoren zeigten, daß zwischen Atemtätigkeit und Sauerstoffgehalt des Wassers eine enge Beziehung besteht. Im normal durchlüfteten Wasser kann der Atemrhythmus zeitweilig ausbleiben; im sauerstoffgesättigten Wasser vermögen die Kiemen sehr lange in völliger Ruhe zu verharren; umgibt man das Tier mit ausgekochtem Wasser, so stellt sich nach etwa 15 Sekunden eine ununterbrochene dyspnoische Rhythmik her, die bei dem von den beiden Autoren untersuchten Objekt unbegrenzt lange anhält und bis über 200 Wellengänge in der Minute aufweist. Nach Übertragung des dyspnoischen Tieres in sauerstoffgesättigtes Medium erfolgt momentan die apnoische Atemeinstellung; die Verfasser halten es daher für möglich, daß die letztere reflektorisch bedingt werde.

Bei *Cloëon* traten bezüglich der Atemtätigkeit starke individuelle Schwankungen auf, doch konnte ich folgende durchschnittliche Zahlen feststellen. Nach Überführen einer Larve in gekochtes Wasser begann im Verlauf von 5—15 Sekunden eine starke Kiementätigkeit; diese währte 2—3 Minuten, dann traten die ersten sekundenlangen Pausen auf. Spätestens 5 Minuten nach Versuchsbeginn hatten sich die Pausen so gehäuft, daß nach wenigen Kiemenschlägen sich immer wieder eine kurze Pause einstellte; es sah aus, als wenn mit Winkerfähnchen Morsezeichen gegeben würden; dabei arbeiteten die Kiemen immer noch — wenigstens für das Auge des Beobachters — synchron. Ungefähr 7 bis spätestens 10 Minuten nach Versuchsbeginn trat ein vollkommener Stillstand der Kiemen ein, der stundenlang währen konnte. Eine minutenlange Atemtätigkeit kam dann nie mehr auf, und nach einigen Stunden waren die Tiere erstickt.

Wenn wir einem intakten Tier beliebige Kiemen abschneiden, so wird dadurch die Atemtätigkeit der noch vorhandenen Kiemen nicht verändert; weder wird der koordinierte Rhythmus gestört, noch arbeiten sie kompensatorisch häufiger. Dies kann man leicht verdeutlichen, indem man nebeneinander im gleichen Gefäß Tiere hält, die sich im Besitz ihrer sämtlichen Kiemen befinden, und solche, denen man die-

selben bis auf 2 oder gar 1 der 12 schlagenden Kiemen genommen hat. An solchen Versuchstieren arbeiten nun die verbliebenen 2 Kiemen oder arbeitet die eine Kieme nicht etwa 6- oder gar 12mal so häufig als bei den intakten Tieren (was schon bei oberflächlicher Beobachtung ohne weiteres in die Augen springen müßte), sondern die Tätigkeit ist durchschnittlich in beiden Fällen die gleiche. Bringt man Tiere, die nur noch 2 schlagende Kiemen oder deren eine besitzen, in gekochtes Wasser, dann ist das Verhalten genau so wie oben für das intakte Tier beschrieben; auch hier erfolgt also keine kompensatorische Vermehrung der Atembewegungen. All dies spricht sehr dafür, daß die Kiementätigkeit bei *Cloëon* nicht bloß von dem Sauerstoffbedürfnis des Tierkörpers, sondern vor allem auch von Receptoren der Körperoberfläche abhängt, welche auf den Sauerstoffgehalt des Wassers ansprechen.

Betäuben wir mit Äther eine intakte Larve oder eine solche, der eine Anzahl Kiemen entfernt wurde, dann führt während des Erwachens bald die eine, bald die andere Kieme ohne Zusammenhang mit den anderen eine Bewegung aus. Allmählich stellt sich jedoch die Koordination wieder her, und, ist das Tier erwacht, dann arbeiten die Kiemen einige Minuten sehr lebhaft; hierauf tritt das übliche Verhalten ein.

Als *normal* kann also für *Cloëon* folgende Kiementätigkeit gelten: einerseits geschehen im gut durchgelüfteten Aquariumwasser Reihen von Atembewegungen nur von Zeit zu Zeit und sind durch lange Pausen unterbrochen; andererseits erfolgt im abgekochten Wasser während der ersten 2—3 Minuten lebhafte Kiemenbewegung, dann aber tritt sehr bald Ruhe ein. *Maximal* soll dagegen weiter unten diejenige Kiemenbewegung heißen, die hemmungslos und, höchstens von ganz kurzen Pausen unterbrochen, sich über Stunden hinzieht. *Reduziert* sei diejenige Bewegungsart genannt, bei der der Rhythmus alle Augenblicke von mehr oder weniger ausgedehnten Pausen unterbrochen wird, so daß es nie zu einem fortlaufenden Arbeiten kommen kann, auch nicht im abgekochten Wasser; bei der reduzierten Tätigkeit wird also höchstens ein „Morsen" zu Wege gebracht. Sowohl für die normale wie für die maximale und die reduzierte Kiemenfunktion gilt, daß stets eine vollkommene Koordination zwischen den einzelnen Kiemen besteht, soweit sie sich noch im nervösen Zusammenhang miteinander befinden.

a. Einfache Unterbrechung der Ganglienkette.

Wir beginnen wieder mit der Versuchsgruppe A, bei welcher an jedem Individuum nur ein Ganglion zerstört wird. Es kommt für die Untersuchung sehr zustatten, daß das Verhalten der Kiemen dadurch keine Änderung erleidet, wenn das betreffende Individuum infolge des Eingriffs das Gleichgewicht verloren hat und auf die Seite oder den Rücken gefallen ist. Zerstören wir das *Unterschlund-* oder das *I. Thoraxganglion*

(Versuch 1 und 2), dann bleibt die Tätigkeit der Kiemen normal; nach dem Erwachen des Tieres aus der Narkose arbeiten sie im Aquariumwasser etwa 2 Minuten pausenlos, später treten Reihen von Atemtätigkeiten immer nur zeitweilig auf. Man kann dann solche Kiemenbewegungen durch Berührung der Kiemen oder des Hintertieres unter Umständen entweder auslösen oder aber, wenn sie gerade ablaufen, hemmen; es gelingt dies jedoch durchaus nicht immer; damit eine derartige Auslösung erfolgen kann, muß offenbar durch den Chemismus des Tierkörpers eine entsprechende Prädisposition geschaffen worden sein, sonst verharren die Kiemen trotz Berührung in Ruhe bzw. Tätigkeit. Ein intaktes Tier pflegt sich optischen, tactilen und Erschütterungsreizen durch die Flucht zu entziehen; vermittels eines derartigen Reizes die Kiementätigkeit momentan anzuhalten, gelingt dem Experimentator leicht; gelegentlich glückt es aber auch, wie nach den genannten Eingriffen, durch ein sanftes Berühren des Hinterleibes oder der Kiemen die letzteren nicht nur zu einem abwehrenden Klappen, sondern zu echten Atembewegungen zu veranlassen; auch hier ist aber zweifellos Vorbedingung eine entsprechende Prädisposition.

Das Bild der Kiementätigkeit ändert sich durchaus, wenn wir nicht das Unterschlund- oder I. Thoraxganglion, sondern eines der folgenden Ganglien ausschalten. Wird das *II. Thoraxganglion* zerstört (Versuch 3), so geraten die Kiemen 1—6 in eine maximale Tätigkeit, welche stundenlang währt und solange beibehalten wird, bis vollständige Erschöpfung eintritt und das Tier stirbt. Gelangen dann die Kiemen zum Stillstand, so nehmen sie entweder die normale Ruhestellung ein, oder aber sie werden nach hinten umgeklappt; dies geschieht dann auch mit Kieme 7, die sich an den Atembewegungen nicht beteiligt. Es gehört bei diesem Versuch und bei den weiteren geradezu zum Bilde einer, wenn auch infolge des Eingriffs nur noch auf Stunden bemessenen Lebensfrische, daß nach Erwachen aus der Narkose diese maximale Kiementätigkeit auftritt; bleibt sie aus, dann ist durch die Operation eine schwere Allgemeinschädigung der Larve erfolgt, so daß die letztere auch in ihren übrigen Funktionen stark beeinträchtigt ist, was sich für den Beobachter z. B. an ihren Extremitäten kundgibt.

Zerstörung des *Ganglions III. 1* (Versuch 4) bringt eine Änderung nur insofern, als das 1. Kiemenpaar stillgelegt wird; die übrigen Kiemen aber verhalten sich genau ebenso wie im vorigen Versuch.

Die Ausschaltung des *2. Abdominalganglions* (Versuch 5) ergibt etwas Neues, da zwar Kieme 3—6 maximal arbeiten, die 1. Kiemen jedoch nur zu einer reduzierten Tätigkeit fähig sind. Sie stehen also still oder „morsen" nur; zu einer maximalen oder auch nur der normalen ähnlichen Tätigkeit sind sie selbst im gekochten Wasser durchaus unfähig.

Zerstörung des *3.*, *4.* oder *5. Abdominalganglions* (Versuch 6—8)

brachte ein ähnliches Bild wie der voraufgehende Versuch: Die Kiemen, welche vor der Eingriffsstelle lagen, arbeiteten nur noch reduziert, diejenigen hinter derselben dagegen stets maximal. Jede funktionelle Beziehung zwischen den Kiemen des Vorder- und Hintertieres war aufgehoben; sie arbeiteten in zwei ganz verschiedenen Rhythmen. Die Kiemen des Vordertieres ließen sich gelegentlich zu ihrer reduzierten Tätigkeit durch eine Berührung veranlassen oder verfielen auf einen solchen Reiz hin in Ruhe; in einigen Fällen beobachtete ich, daß die Kiemen des Vordertieres anfingen zu winken, sowie die Beine sich zu regen begannen: hier geschah also eine nervöse Auslösung ihrer Tätigkeit von vorn her.

Lehrreich war folgender Vergleich: Einer Anzahl von Tieren wurde das Bauchmark intakt gelassen, dafür wurden die Kiemen 1—5 entfernt; anderen Tieren dagegen wurde das Ganglion 5 zerstört. Dann arbeiteten im ersteren Falle die 6. Kiemen normal, im letzteren Falle maximal.

Nach Zerstörung des II. Thoraxganglions, des Ganglions III.1 oder eines der Abdominalganglien 2—4 (Versuch 3—7) gelingt unter Umständen — aber nicht in allen Fällen — folgendes Experiment: Wenn man versucht, der maximalen Tätigkeit der hinter der Eingriffsstelle gelegenen Kiemen durch Berührung einer derselben vorübergehend Einhalt zu tun, so ist man hierzu nur imstande, wenn man eine der beiden 6. Kiemen berührt; während dieser Berührung schränken alle übrigen bisher maximal arbeitenden Kiemen oder nur diejenigen, welche derselben Körperseite angehören, ihre Tätigkeit soweit ein, daß sie nur noch „morsen", d. h. reduziert schlagen. Abschneiden des 6. Kiemenpaares hat dagegen niemals ein solches Ergebnis. Hemmend auf die Bewegung der vorderen Kiemen wirkt also nicht etwa das Fehlen der 6. Kiemen, sondern nur das verhinderte sich Auswirken des im 6. Abdominalganglion entspringenden Impulses zur Bewegung der Muskulatur des 6. Kiemenpaares.

Obgleich das Experiment, in dem durch Anhalten einer der beiden 6. Kiemen das Arbeiten der übrigen, mit ihnen im nervösen Zusammenhang stehenden Kiemen zu einem reduzierten wurde, durchaus nicht immer glückte, so sind darum die gelungenen Fälle doch nicht ganz ohne Belang; denn sie weisen uns darauf hin, daß das 6. Abdominalganglion bezüglich der Atemtätigkeit eine Superiorität über die übrigen Ganglien besitzen muß. Diese Auffassung wird durch die folgenden Versuche ihre Bestätigung erfahren.

Ausschaltung des 6. Abdominalganglions (Versuch 9) legte das 6. Kiemenpaar still und ließ Kieme 1—5 reduziert arbeiten; zu einer maximalen Tätigkeit kam es nirgends mehr. Zerstörung des 7. Ab-

dominalganglions (Versuch 10) hatte zur Folge, daß Kieme 1—6, also alle an der Atmung durch aktive Bewegungen beteiligten Kiemenblättchen, maximal arbeiteten.

Aus dem Bisherigen geht hervor, das die maximale Tätigkeit bewirkende Centrum müsse im 6. Abdominalganglion liegen; und der letzte Versuch lehrt, daß das 7. Abdominalganglion am Zustandekommen jener Hemmung nicht unbeteiligt sein kann, welche die Kiementätigkeit beim intakten Tier zu einer normalen macht. Die Tatsache, daß ein die maximale Kiementätigkeit anregendes Centrum sich gerade im hintersten derjenigen Ganglien findet, welche die die Atembewegungen ausführenden Kiemenblättchen versorgen, ist möglicherweise nicht ganz ohne Zusammenhang damit, daß im Herzen der Blutstrom von hinten nach vorn verläuft.

Es war noch sicher zu stellen, ob es sich bei der durch Eingriffe am II. Thorax- bis 7. Abdominalganglion hervorgerufenen maximalen Kiementätigkeit nicht etwa ganz allgemein um Wundreaktionen handelte. Deshalb setzte ich bei einer größeren Anzahl von Tieren durch Verbrennen oder auf mechanischem Wege unter Schonung des Centralnervensystems die verschiedenartigsten Wunden; nie stellte sich aber dabei eine maximale Kiementätigkeit ein, sondern immer blieb dieselbe eine normale; sehr wahrscheinlich war es ja schon von vornherein nicht, daß vom Gesamttier ausgehende Wundreaktionen vorlagen; denn warum hätten solche immer gerade nach Eingriffen am Unterschlund- und I. Thoraxganglion fehlen sollen?

Nach einfacher Unterbrechung der Bauchganglienkette sind also die Atembewegungen der Kiemenblättchen die folgenden: Bei Zerstörung des Unterschlund- oder des I. Thoraxganglions bleibt die Kiementätigkeit eine normale; Zerstörung des II. Thorax- bis 6. Abdominalganglions bewirkt, daß die jeweils hinter der Eingriffsstelle gelegenen Kiemen maximal, die vor dieser Stelle gelegenen reduziert arbeiten; infolgedessen funktionieren sämtliche noch bewegungsfähigen Kiemen nach Zerstörung des Ganglions III. 1 maximal, nach Ausschaltung des 6. Abdominalganglions dagegen reduziert. Zerstörung des 7. Abdominalganglions hat eine maximale Tätigkeit aller 6 Kiemenpaare im Gefolge. Abschneiden einzelner Kiemen ist ohne Einfluß auf die Bewegung der übrigen; dagegen vermag man unter Umständen durch Festhalten einer der beiden 6. Kiemen die maximale Bewegung der noch im funktionellen Zusammenhang mit dieser stehenden Kiemen zu einer reduzierten zu machen. Man muß annehmen, daß die Erregung zu maximaler Tätigkeit im 6. Abdominalganglion entspringt; zu prüfen ist noch genauer, wie die normale und wie die reduzierte Kiementätigkeit zustande kommen.

β. Doppelte Unterbrechung der Ganglienkette.

Um zu entscheiden, wo der Impuls zu den normalen und zu den reduzierten Atembewegungen entsteht, führte ich doppelte Unterbrechungen des Bauchmarks aus. Auf diese Weise ließen sich die Ganglien einzeln, zu zweit, zu dritt usw. nervenphysiologisch isolieren, und dabei mußten die etwaigen Abhängigkeiten deutlich in die Erscheinung treten.

Isolieren wir einzeln der Reihe nach Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 5 (Versuch 26, 32, 37, 41, 44), dann sehen wir, daß jedes derselben von sich aus die zugehörigen Kiemen immer nur zu einer reduzierten Tätigkeit veranlaßt. Besonderes Augenmerk richtete ich darauf, ob diese Reduzierung der Tätigkeit bei allen Ganglien den gleichen Grad besitzt oder ob etwa für die verschiedenen Ganglien Unterschiede bestehen, indem das eine im Zustande der Isolierung die zugehörigen Kiemen trotz Herabsetzung der Tätigkeit doch immer noch zu lebhafteren Bewegungen veranlaßt als ein anderes Ganglion die seinigen. Man kann solche Versuche sowohl in der Weise anstellen, daß man an verschiedenen Individuen verschiedennamige Ganglien und Kiemen miteinander vergleicht, als auch, indem man an ein und demselben Tier zwei Ganglien durch 3 oder 4 Eingriffe einzeln isoliert. Trotz der unausbleiblichen großen individuellen und intraindividuellen Schwankungen kam ich auf Grund meiner Protokolle zu der Auffassung, daß Unterschiede bezüglich der Stärke der Impulse, die jedes der fraglichen Ganglien den zugehörigen Kiemen erteilt, nicht bestehen; Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 5 bringen also von sich aus alle den gleichen Grad der reduzierten Tätigkeit zuwege.

Lassen wir von diesen 5 Ganglien — unter Abriegelung nach vorn und hinten — 2, 3 oder 4 oder lassen wir sie alle 5 miteinander im Zusammenhang (Versuch 27—30, 33—35, 38, 39, 42), dann wird den zugehörigen Kiemen der gleiche Grad der Reduktion erteilt, wie wenn wir die Ganglien einzeln vor uns haben. Die Reduktion ist also in allen Fällen die gleiche, mögen die Ganglien einzeln sein oder zu zweit, zu dritt, zu viert oder fünft miteinander in Verbindung stehen.

Es fragt sich noch, ob die Reduzierung der Kiemenbewegungen nicht doch eine andere ist, wenn eine ungestörte Verbindung zu den vorderen Ganglien (eventuell bis zum Oberschlundganglion) besteht (Versuch 5 bis 9, 13—17, 20—24), indem vielleicht vom Ober- oder Unterschlundganglion, I. oder II. Thoraxganglion direkt zum Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 5 besondere Bahnen verlaufen, welche auf die Atemtätigkeit der Kiemen 1—5 einwirken. Alle meine Versuche sprachen jedoch dafür, daß es bezüglich des Grades der Reduzierung der Kiementätigkeit keinen Unterschied macht, ob die Verbindung nach vorn unterbrochen ist oder nicht.

Nach dem Bisherigen sind also Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 5 insofern unter sich gleichwertig, als jedes Ganglion von sich aus die zugehörigen Kiemen zu einer reduzierten Tätigkeit zu veranlassen vermag. Eine gegenseitige Beeinflussung der Ganglien besteht nur darin, daß sie, wenn sie arbeiten, dies immer koordiniert tun; schneidet man die eine oder andere Kieme ab, so wird die Koordination der übrigen dadurch nicht aufgehoben. Die genannten 5 Ganglien empfangen vom Ober- und Unterschlundganglion und vom I. und II. Thoraxganglion *direkt* keine die Stärke der Atemtätigkeit regulierenden Impulse.

Riegeln wir das 6. Abdominalganglion nach vorn und rückwärts ab (Versuch 46), dann arbeiten die zugehörigen 6. Kiemen maximal; lassen wir in anderen Fällen das vorausgehende Ganglion oder 2, 3, 4 oder 5 solcher Ganglien unter Isolierung nach vorwärts und rückwärts mit dem 6. Abdominalganglion in Verbindung (Versuch 31, 36, 40, 43, 45), dann ist die Tätigkeit aller mit diesem in nervösem Zusammenhang stehenden Kiemen maximal, die der übrigen jedoch reduziert. Und zerstören wir einerseits das 7. Abdominalganglion und andererseits das Unterschlundganglion oder das I. Thoraxganglion (Versuch 18, 25), dann kommt es genau so zu einer maximalen Tätigkeit der Kiemen 1—6 wie nach gleichzeitiger Ausschaltung des 7. Abdominalganglions und des II. Thoraxganglions (Versuch 31).

Wir sahen oben, daß es keine Unterschiede im Grade der Reduzierung der Atemtätigkeit gibt, und so ist auch die maximale Tätigkeit in allen Fällen die gleiche, mag das 6. Kiemenpaar allein für sich oder im Zusammenhang mit den Kiemen 1—5 arbeiten, und mag eine einfache oder eine doppelte Zerstörung der Ganglienkette bestehen (Versuch 3—8, 10, 18, 25, 31, 36, 40, 43, 45, 46). Ein doppelter Eingriff bringt also gegenüber einem einfachen weder eine Steigerung noch eine Abschwächung der maximalen Tätigkeit. Dies weist darauf hin, daß der Impuls zur maximalen Tätigkeit nur an einem Punkte, nämlich im Abdominalganglion 6, entspringt, während Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 5 jedes von sich aus eine reduzierte Kiementätigkeit zu erzeugen vermag. Eine normale Kiementätigkeit aber kommt nur zustande, wenn alle hinter dem I. Thoraxganglion gelegenen Ganglien intakt sind (Versuch 1 und 2); selbst wenn nur das 7. Abdominalganglion zerstört ist (Versuch 10), geschieht keine normale Kiemenbewegung mehr. Wir dürfen hieraus schließen, daß im II. Thoraxganglion ein Centrum liegt, das die normale Kiementätigkeit bewirkt. Eine direkte Verbindung von ihm zu Ganglion III. 1 bis Abdominalganglion 6 ist nicht vorhanden, sondern ein Zusammenhang mit ihnen besteht nur über das 7. Abdominalganglion.

Diese Ergebnisse an *Cloëon* stehen in einem gewissen Gegensatz zu denjenigen von Hyde (1894 und 1906) an *Limulus*. Hier versorgen die

Abdominalganglien die der Atmung dienenden Kiemenfüße, welch letztere man zwar nicht morphologisch, wohl aber funktionell mit den Tracheenkiemen der *Cloëon*-Larve vergleichen darf. Bei *Limulus* kann nun jedes Ganglion isoliert oder gar noch durch einen Längsschnitt in zwei Teile zerlegt werden, ohne daß die Atembewegungen der zugehörigen Kiemen unterbrochen werden.

Wollen wir nach meinen Versuchsergebnissen ein Schema von den die Kiementätigkeit der *Cloëon*-Larve regulierenden Centren und Bahnen entwerfen, so wäre es im einfachsten Falle das folgende (Abb. 4). Unberücksichtigt mögen dabei jene Bahnen bleiben, welche von den höheren Centren des Oberschlundganglions zum II. Thorax- bis 7. Abdominalganglion verlaufen und welche die Kiemenblättchen willkürlich zu ein- oder mehrmaligem Rückwärtsklappen bringen können; das Gleiche gilt für jene Fasern, welche von jedem Ganglion aus auf sensible Reize — außer bei maximaler Tätigkeit — Atembewegungen und Stillstand auszulösen vermögen.

Ganglion III.1 bis Abdominalganglion 6 besitzen je ein *motorisches Centrum M*, welches von sich aus die zugeordneten Kiemenblättchen zu einer reduzierten Tätigkeit anregt; zwischen diesen Centren bestehen Koordinationsbahnen. Im 6. Abdominalganglion befindet sich außer M ein *Erregungscentrum E*, welches den 6 motorischen Centren von Ganglion III.1 bis Abdominalganglion 6 übergeordnet ist und die diesen zugehörigen Kiemen zu maximaler Bewegung antreibt. Die normale Kiementätigkeit wird bewirkt durch das im II. Thoraxganglion gelegene *Hemmungscentrum H*, das nur mit E, aber mit keinem der motorischen Centren M direkt in Verbindung steht und E übergeordnet ist; bei einem durch Receptoren der Körperoberfläche im umgebenden Wasser wahrgenommenen Sauerstoffmangel oder bei einem solchen im Körperinneren läßt H höchstens eine mehrere Minuten währende lebhafte Tätigkeit zu. Die H und E verbindende Bahn nimmt den Umweg über das 7. Abdominalganglion; da es unwahrscheinlich ist, daß ein solcher ohne Umschaltung eingeschlagen wird, so ist in Abb. 4 eine entsprechende Unterbrechung gezeichnet.

Meine Befunde an *Cloëon* lassen sich nicht in Beziehung setzen zu den Ergebnissen von Matula; denn dieser konnte die große Bedeutung des I. Thoraxganglions für die abdominalen Atembewegungen der *Aeschna*-Larve (1911) und für die Atembewegungen der Abdominalanhänge bei *Squilla mantis* (1912) nachweisen und zeigen, daß durch Intervention des Cerebralganglions die verschiedenen Variationen des Rhythmus dieser Bewegungen bei Änderungen in der Zusammensetzung des Atemmediums und bei äußeren Reizen zustande kommen. Und für *Dytiscus* stellte Babak (1912) fest, daß der im Kopf gelegene Anteil des Centralnervensystems ein wichtiger Regulator des Atem-

rhythmus ist und daß auf den letzteren auch das I. Thoraxganglion Einfluß besitzt. Um aber den Unterschied zwischen meinen Ergebnissen und denjenigen der genannten Autoren zu erklären, bedarf es meines Erachtens nur des Hinweises, daß in den angezogenen Fällen ja ganz verschiedene morphologische Gebilde der Atmung dienen.

Vielleicht ist es erlaubt, mit den Kiemenbewegungen von *Cloëon* auch noch das Verhalten der Pleopoden des Decapoden *Sicyonia* nach den Untersuchungen von MATULA (1917) zu vergleichen. Allerdings führen diese Extremitäten keinerlei Atembewegungen aus, sondern sind nur beim Vorwärts-, aber nicht beim Rückwärtsschwimmen beteiligt. Ähnlich wie bei *Cloëon* die Abdominalganglien für die Koordination der miteinander im nervösen Zusammenhang befindlichen Kiemen sorgen, so liegen bei *Sicyonia* ebendort die Koordinationscentren für die Bewegung der Pleopoden. Nach Ausschaltung der Thoraxganglien hat bei *Sicyonia* das letzte Pleopodenpaar stets die höchste Er-

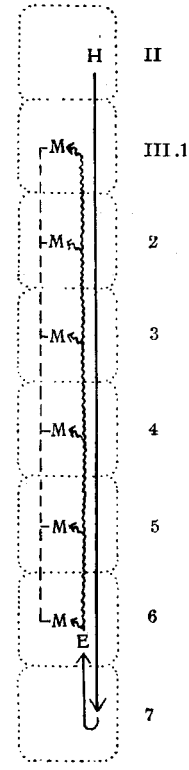

Abb. 4.

Abb. 4. Schema des Bauchstranges der *Cloëon*-Larve vom II. Thorax- bis 7. Abdominalganglion. Dargestellt sind die hypothetischen, die Kiementätigkeit regulierenden niederen Centren und die zugehörenden Nervenfasern, soweit sie sich aus den nach Eingriffen auftretenden Funktionsänderungen erschließen lassen. In Ganglion III. 1. bis Abdominalganglion 6 befindet sich je ein motorisches Centrum *M*, welches von sich aus die einem jeden zugeordneten Kiemenblättchen nur zu einer *reduzierten* Tätigkeit veranlassen kann. Unter sich sind diese motorischen Centren durch Koordinationsfasern - - - - verbunden. Im 6. Abdominalganglion liegt außerdem ein Erregungscentrum *E*, welches mit den genannten 6 motorischen Centren durch die als ~~~~> bezeichneten Fasern in Verbindung steht und bei den zugehörigen Kiemen eine *maximale* Tätigkeit anregt. *E* ist untergeordnet dem in II. Thoraxganglion gelegenen Hemmungscentrum *H*, welches beim intakten Tier *E* soweit hemmt, daß eine *normale* Kiementätigkeit zustande kommt. Die mit ——> bezeichnete Verbindung zwischen *H* und *E* macht den Umweg durch das 7. Abdominalganglion. Die Richtung der Pfeile gibt die Rangordnung der Centren an. Eine direkte Verbindung zwischen *H* und den 6 motorischen Centren *M* besteht nicht. Durch einfache oder doppelte Unterbrechung der Bauchganglienkette ergeben sich die verschiedenen in der Tabelle aufgeführten Formen der Kiementätigkeit.

regbarkeit; dies könnte man in Vergleich setzen mit der hemmungslosen Tätigkeit des 6. Kiemenpaares von *Cloëon* nach entsprechenden Eingriffen; doch nimmt, unähnlich dem Verhalten der *Cloëon*-Kiemen, die Erregkarkeit der voraufgehenden Pleopoden in ihrer Reihenfolge nach vorwärts ab. Bezüglich der Rolle der Thoraxganglien liegen bei *Sicyonia* ganz andere Verhältnisse als bei *Cloëon* vor; denn sie steigern die Erregbarkeit der Abdominalcentren, und das Cerebralganglion seinerseits kann dieselbe herabsetzen.

III. Zusammenfassung.

Unterbrechung der Bauchganglienkette läßt bei *Corethra-* und *Cloëon*-Larven jedes koordinierte Arbeiten der hierdurch nervenphysiologisch voneinander getrennten Teile vollständig aufhören.

Bei der *Corethra*-Larve (Abb. 1 und 2) waren durch Zerstörung des Bauchmarks an einem Punkte oder an deren zwei aus den auftretenden Funktionsänderungen folgende Centren zu erschließen:

In jedem der 8 Abdominalganglien liegt ein *motorisches Centrum M*, das von sich aus nur konvulsivische, ringelnde Bewegungen des Tierkörpers in den zugehörigen Gelenken zuwege bringt.

Im 3. Abdominalganglion befindet sich ein *Hauptwedelcentrum W* und im 4. Abdominalganglion ein *Nebenwedelcentrum N*; W verursacht eine rückwärtsgerichtete, mehrere Körperlängen weit reichende Locomotion des Tieres dadurch, daß der Hinterkörper wedelnde Bewegungen ausführt; N vermag eine solche Ortsbewegung nur in geringerem Maße herbeizuführen. W und N sprechen nur bei schwächerer sensibler Reizung des Hintertieres an; auf stärkere Reize bringen die motorischen Centren M ein sich Ringeln des Hintertieres zustande; jedes M funktioniert dann also als eine Art *Nebenringelcentrum*.

Das im 1. Abdominalganglion gelegene *Hauptringelcentrum R* hemmt W und N und läßt vermöge der motorischen Centren M schon bei schwachen Reizen ein lebhaftes sich Ringeln des Abdomens und ein Abbiegen des Tierkörpers im Thorax-Abdomen-Gelenk in die Erscheinung treten.

Die höchsten Centren liegen im Oberschlundganglion; sie hemmen und enthemmen die genannten Abdominalcentren und führen je nach der augenblicklichen Situation ein Wedeln oder sich Ringeln herbei. Außerdem gehen vom Oberschlundganglion die Impulse zum koordinierten Schwimmen, zum sich Fortschnellen und zu sonstigen spezialisierten Tätigkeiten aus.

Bei der *Cloëon*-Larve (Abb. 3 und 4, Tabelle S. 572) *schreiten* nur diejenigen Beinpaare, die mit dem Unter- und Oberschlundganglion in Verbindung stehen; fehlt ein solcher Zusammenhang, so zeigt sich an den betreffenden Beinpaaren ein *Klammerreflex*. Außerdem tritt dann am 2. und 3. Beinpaar nach Berührung der Kiemen und der Abdominaltergite ein *Wischreflex* auf. Bezüglich der nervösen Versorgung der Extremitäten sind die Thoraxganglien untereinander unabhängig. *Schwimmbewegungen* werden sowohl vom Vorder- wie vom Hintertier ausgeführt, wofern ihnen noch eine nicht zu geringe Anzahl von Ganglien zu Gebote steht; ebenso führt das Hintertier unter derselben Bedingung noch das *Schlagen* vermittelst des Schwanzfächers aus. Schwimmen und Schlagen sind also nicht in einem einzigen Ganglion centralisierte Funktionen.

Die durch Eingriffe am Bauchganglienstrang erzielten Ergebnisse ließen folgende Centren annehmen, die die *Atembewegungen* der Kiemen 1—6 regeln (Abb. 4). In Ganglion III.1 bis Abdominalganglion 6 liegt je ein *motorisches Centrum M*, das das zugehörige Kiemenpaar nur zu einer *reduzierten* Tätigkeit zu veranlassen vermag. Das im 6. Abdominalganglion befindliche *Erregungscentrum E* ist diesen 6 motorischen Centren M übergeordnet und veranlaßt die Kiemen 1—6 zu einer *maximalen* Tätigkeit. Die *normale* Kiemenbewegung wird bewirkt durch das im II. Thoraxganglion befindliche *Hemmungscentrum H*; letzteres steht mit keinem der motorischen Centren M, sondern nur mit E in direktem Zusammenhang; die Verbindung zwischen H und E nimmt den Umweg über das 7. Abdominalganglion.

Literatur.

Alverdes, F.: Biologische Beobachtungen und Experimente an einigen Süßwasser-Arthropoden. Zool. Anz. **58.** 1924a. — Ders.: Die Wirkung experimenteller Eingriffe, insbesondere der Blendung, auf den histologischen Bau des Insektengehirns. Zeitschr. f. Morphol. u. Ökol. **2.** 1924 b. — Ders.: *Notonecta* nach einseitiger Blendung. Zeitschr. f. wiss. Zool. **124.** 1925a. — Ders.: Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn. Biol. Zentralbl. **45.** 1925b. — **Babak, E.:** Untersuchungen über die Atemzentrentätigkeit bei den Insekten, I. Arch. f. d. ges. Physiol. **147.** 1912. — Ders.: Die Mechanik und Innervation der Atmung. In: H. Winterstein, Handbuch d. vergl. Physiol. **1,** 2. Hälfte. Jena 1921. — Ders. u. **Foustka, O.:** Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei den Libelluliden-larven. Arch. f. d. ges. Physiol. **119.** 1907. — **Baglioni, S.:** Physiologie des Nervensystems. In: H. Winterstein. Handbuch d. vergl. Physiol. **4.** Jena 1913. — **Bethe, A.:** Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Arch. f. d. ges. Physiol. **68.** 1897a. — Ders.: Das Nervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikrosk. Anat. **50.** 1897b und **51.** 1898. — Ders.: Atmung. Allgemeines und Vergleichendes. In: A. Bethe, G. v. Bergmann, G. Embden, A. Ellinger, Handbuch d. norm. u. pathol. Physiol. **2.** Berlin 1925. — **Brun, R.:** Ein Fall von Hirntumor bei der Ameise. Schweiz. Arch. f. Neurol. **16.** 1925. — **Buddenbrock, W. v.:** Der Rhythmus der Schreitbewegungen der Stabheuschrecke *Dyxippus*. Biol. Zentralbl. **41.** 1921. — Ders.: Grundriß der vergleichenden Physiologie. **1.** Berlin 1924. — **Galant, S.:** Ein Kratzreflex des geköpften *Carabus auratus*. Biol. Zentralbl. **40.** 1920. — Ders.: Reflex und Instinkt bei Tieren. Biol. Zentralbl. **41.** 1921. — **Grünberg, K.:** *Diptera*, 1. Teil. In: A. Brauer, Süßwasserfauna Deutschlands. H. 2 A. Jena 1910. — **Hyde, I. H.:** The nervous mechanism of the respiratory movements of *Limulus polyphemus*. Journ. of Morphol. **9.** 1894. — Ders.: A reflex respiratory centre. Amer. Journ. of Physiol. **16.** 1906. — **Matula, J.:** Untersuchungen über die Funktion des Zentralnervensystems bei Insekten. Arch. f. d. ges. Physiol. **138.** 1911. — Ders.: Die Regulation der Atemrhythmik bei *Squilla mantis*. Arch. f. d. ges. Physiol. **144.** 1912. — Ders.: Untersuchungen über die Leistungen der Nervenzentren der Deka-

poden. Arch. f. d. ges. Physiol. **169.** 1917. — **Szymanski, J. S.:** Allgemeine Methodik zur vergleichenden Psychologie. In: E. Abderhalden, Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden. Abt. VI, Teil D. Berlin u. Wien 1921. — **Uexküll, J. v.:** Studien über den Tonus, V. Die Libellen. Zeitschr. f. Biol. **50.** 1908. — **Ufland, I. M.:** Die natürliche Dominante beim Froschmännchen während des Umklammerungsreflexes. Arch. f. d. ges. Physiol. **208.** 1925. — **Weismann, A.:** Die Metamorphose der *Corethra plumicornis.* Zeitschr. f. wiss. Zool. **16.** 1866. — **Winterstein, H.,** Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. In: H. Winterstein, Handbuch der vergl. Physiol. **1.** 2. Hälfte. Jena 1921.