Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese / von J. Steiner.

Contributors

Steiner, J.
Royal College of Surgeons of England

Publication/Creation

Braunschweig : F. Vieweg, 1888.

Persistent URL

https://wellcomecollection.org/works/ftwmqp75

Provider

Royal College of Surgeons

License and attribution

This material has been provided by This material has been provided by The Royal College of Surgeons of England. The original may be consulted at The Royal College of Surgeons of England. where the originals may be consulted. This work has been identified as being free of known restrictions under copyright law, including all related and neighbouring rights and is being made available under the Creative Commons, Public Domain Mark.

You can copy, modify, distribute and perform the work, even for commercial purposes, without asking permission.

wellcome collection

Wellcome Collection
183 Euston Road
London NW1 2BE UK
T +44 (0)20 7611 8722
E library@wellcomecollection.org
https://wellcomecollection.org

DIE FUNCTIONEN

DES

CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE

PHYLOGENESE

VON

DR. J. STEINER,

a. o. Professor der Physiologie in Heidelberg.

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS OF ENGLAND
17 JUL 88
LIBRARY

ZWEITE ABTHEILUNG:

DIE FISCHE.

Für Abth. i. der Unters. über die Physiologie des Froschhirns

MIT 27 EINGEDRUCKTEN HOLZSTICHEN UND 1 LITHOGRAPHIE.

BRAUNSCHWEIG,

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.

1888.

ANKÜNDIGUNG.

Die vorliegende zweite Abtheilung schliesst sich unmittelbar an die Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns an, die vor über zwei Jahren erschienen sind und die hierzu die erste Abtheilung darstellen sollen. Wie dort der Frosch, so werden hier alle Classen der Fische durchgearbeitet. Hiermit aber gelangte die Untersuchung in ganz neue Bahnen, als nicht mehr die Functionen allein, sondern vor Allem ihre phylogenetischen Beziehungen das Ziel der Arbeit geworden waren. Dieser Fortschritt fordert eine weitere Beschäftigung mit den Wirbellosen, den Reptilien u. a., deren Resultate der Herr Verfasser im Laufe der nächsten Jahre an die Oeffentlichkeit zu bringen gedenkt.

Braunschweig, im April 1888.

Friedrich Vieweg und Sohn.

P. P.

Um den Besitzern der zweiten Abtheilung dieses Werkes, welche früher die

„Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns“

erwarben, ein ganz gleichmässiges Einbinden dieser ersten beiden Abtheilungen zu ermöglichen, haben wir für die erste Abtheilung (Froschhirn) neue Titel herstellen lassen, die wir auf Anfordern gratis zur Verfügung stellen.

Hochachtungsvoll

Friedrich Vieweg & Sohn.

Von Herren **Friedrich Vieweg & Sohn** in **Braunschweig**

verlange durch Vermittelung .....

.....

Titel zu Steiner, Centralnervensystem. **I.** Abtheilung.

Ort und Datum: Name:

.....

gefl. recht deutlich.

DIE FUNCTIONEN

DES

CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE

PHYLOGENESE.

II.

Alle Rechte vorbehalten.

DIE FUNCTIONEN

DES

CENTRALNERVENSYSTEMS

UND IHRE

PHYLOGENESE

VON

Dr. J. STEINER,

a. o. Professor der Physiologie in Heidelberg.

ZWEITE ABTHEILUNG:

DIE FISCHE.

ROYAL COLLEGE OF SURGEONS OF ENGLAND
17 JUL 88
LIBRARY

MIT 27 EINGEDRUCKTEN HOLZSTICHEN UND 1 LITHOGRAPHIE.

BRAUNSCHWEIG,

DRUCK UND VERLAG VON FRIEDRICH VIEWEG UND SOHN.

1888.

„Hieraus lässt sich einsehen, welche Methode in den Naturwissenschaften die fruchtbarste sein müsse. Die wichtigsten Wahrheiten in denselben sind weder allein durch Zergliederung der Begriffe der Philosophie, noch allein durch blosses Erfahren gefunden worden, sondern durch eine denkende Erfahrung, welche das Wesentliche von dem Zufälligen in den Erfahrungen unterscheidet und dadurch Grundsätze findet, aus welchen viele Erfahrungen abgeleitet werden. Dies ist mehr als blosses Erfahren und wenn man will, eine philosophische Erfahrung.“

Johannes Müller.

(Handbuch der Physiologie des Menschen,
Bd. II. 1840, S. 522.)

VORREDE.

Es ist das erste Mal, dass in der physiologischen Literatur ein Titel erscheint, wie ihn diese Schrift trägt, in welcher von der phylogenetischen Entwickelung der Functionen die Rede sein wird. Das ist der gangbarere von den zwei Wegen, welche man beim Studium der Entwickelung von Functionen einschlagen kann. Den anderen Weg, die Entwickelung der Functionen zu studiren während der Entwickelung des Individuums (die Ontogenese) hat W. Preyer betreten [1]), aber die Schwierigkeiten, welche sich hier dem Experimente entgegen stellen, sind zum grossen Theil unüberwindlich und die Resultate wenig befriedigend. Wie aber nur das Studium der Entwickelung zu einem wahren Verständniss der Form geführt hat, so kann auch die Function nur völlig aus ihrer Entwickelung begriffen werden; eine Wahrheit, welche in unserer Zeit keines Beweises bedarf.

Wir begegnen auf unserem Wege einer hoch entwickelten Wissenschaft, welche mit beispiellosem Erfolge Arbeit auf Arbeit thürmt, um den Schleier zu lüften, hinter welchem die Wahrheit ihr ernstes Antlitz birgt. Und der Geist, welcher der Morphologie den regen Eifer und die schöpferische Kraft eingeflösst hat, der fliesst aus jener Theorie, die sich an den unsterblichen Namen knüpft, nach welchem

[1]) W. Preyer, Specielle Physiologie des Embryo. Leipzig 1883.

sie heute der Darwinismus genannt wird. Aber merkwürdig! während die Darwin'sche Theorie auf physiologischer Basis ruht, folgte nur die Morphologie der neuen Anregung, die Physiologie aber stand von fern, um mit Bewunderung und vielleicht auch mit Neid die Fortschritte der Schwesterwissenschaft zu betrachten. Besten Falls wurde der neuen Lehre von dem einen oder anderen Lehrer der Physiologie in seiner Vorlesung gedacht oder ein Lehrbuch der Physiologie wählte sie als Einleitung, aber Weiteres folgte nicht, denn physiologische Untersuchungen auf Grund der Entwickelungslehre traten nicht auf.

Es wird für den Geschichtsschreiber dieser Periode eine interessante Aufgabe sein, den Ursachen nachzugehen, welche die Gleichgültigkeit, theilweise sogar Feindlichkeit der Physiologie gegenüber dem Darwinismus verschuldet haben. Eine dieser Ursachen liegt schon heute zu Tage; das ist der Umstand, dass die Physiologie im Allgemeinen, mit einigen Ausnahmen, glaubte, sich auf drei (Hund, Kaninchen, Frosch) oder wenig mehr Thiere, die wesentlich den höheren Classen angehörten, beschränken zu sollen, während man die übrige Thierwelt der Zoologie überliess. Zwar giebt es in der Literatur eine Reihe von Arbeiten, welche sich vergleichend physiologische nennen, vornehmlich weil sie die Nothwendigkeit einer ausgedehnteren Würdigung der Thierwelt begriffen, und sich sogar mit den Wirbellosen beschäftigt haben, aber sie führen den Namen zu Unrecht, da sie zu „vergleichen" versäumt hatten, was doch allein diesen Untersuchungen den neuen Charakter gegeben haben würde.

Wie die Morphologie sich an die gesammte Thierwelt wendet, um die Gesammtheit der Formen kennen zu lernen, so muss auch die Physiologie alle Thierformen durchgehen, um die Kräfte in ihrer verschiedenen Form erforschen und daraus das Bild des Lebens construiren zu können. Aber

für die Physiologie ist die Lösung dieser Aufgabe mit weit grösseren Schwierigkeiten verbunden, als jene waren, welche die Morphologie zu überwinden hatte. Beide müssen das heimathliche Laboratorium verlassen und die Thierformen an ihren Heimathstätten aufsuchen. Genügte dem Morphologen ehedem am Meere, welches mit seiner unerschöpflichen Fülle von Formen einen besonderen Anziehungspunkt auch für den Physiologen bilden wird, ein bescheidener Raum mit Luft und Licht, wo er Mikroskop und die übrigen nothwendigen Utensilien für seine Arbeit unterbringen konnte, so sind die Ansprüche heute bedeutend gewachsen. Die Physiologie kann sich aber auch damit noch nicht zufrieden geben, denn, da sie Leben und Gewohnheiten dieser Thiere unter den natürlichen Bedingungen studiren soll, so muss sie, neben der regelmässigen Ausrüstung eines physiologischen Laboratoriums, über möglichst grosse und geeignete Räume verfügen, in denen sie frei und unbeengt der Erfüllung ihrer Aufgaben obliegen kann. Sie mag sich bei der Schwesterwissenschaft bedanken, wenn sie in den jetzt unentbehrlich gewordenen zoologischen Stationen einen Theil jener Mittel für ihre Arbeit sehen darf.

Hat der Vorantritt der Morphologie auf solche Weise der Physiologie die Wege gebahnt, indem sie auf diese ebenso unerlässlichen als kostbaren Hülfsmittel der Forschung hinwies und dieselben dienstbar machte, so gewährt sie ihr noch einen weiteren, nicht hoch genug zu veranschlagenden Vortheil. Da die Morphologie inzwischen ein grosses Feld durchpflügt und in dem Kampfe um die Wahrheit eine gewisse Anzahl fester Punkte erstritten hat, so kann die Physiologie jene Erfahrungen benutzen, jede Erkenntniss verwerthen und manchen Irrweg vermeiden, wenn sie in steter Fühlung mit der Morphologie fortschreitet. Denn sind auch die Wege, welche die beiden Disciplinen

gehen, verschieden, indem ihre Methoden eigenartig und jeder von ihnen besonders angepasst sind, so müssen sie sich doch an jenem Punkte treffen, wo das Problem des Lebens zur Lösung steht. Welche von den beiden Wissenschaften aber über der anderen steht? Jede bedient sich der anderen und steht dann über derselben [1]).

Unter diesen Gesichtspunkten habe ich die Arbeit über das Centralnervensystem begonnen, welches ganz besonders geeignet ist, daran die Entwickelung der Functionen zu verfolgen und welches bei seiner Bedeutung eine hervorragende Stellung im Organismus einnimmt. Als Resultat lege ich dem wissenschaftlichen Publicum die zweite Abtheilung vor, welche die gesammten Fische behandelt, denen als einleitendes Capitel eine Untersuchung über die Function der Flossen vorangehen musste, um die Verhältnisse der Aequilibrirung und deren Innervation zu erforschen. Als erste Abtheilung bitte ich hierzu meine, vor mehr als zwei Jahren erschienenen Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns zu betrachten, welche in der Folge kurz als „Froschhirn“ werden citirt werden. Hieran werden sich im Laufe der nächsten Zeit anschliessen die wirbellosen Thiere, die geschwänzten Amphibien, Reptilien u. a.

Es war ein ausserordentlich einladender Gedanke, mit der Veröffentlichung zu warten, bis das Werk abgeschlossen sein würde. Indess ist das Ganze eine Arbeit auf Jahre hinaus, in denen man keinen Ruhepunkt finden würde, wenn die abgeschlossenen Theile nicht auch an die Oeffentlichkeit gebracht worden sind. Dazu kommt, dass unsere viel arbeitende und noch mehr schreibende Zeit einen solchen Aufschub nicht verträgt — wollte sich der Autor nicht öfter um den sicheren Besitz längst erworbener Thatsachen bringen.

---

[1]) C. Gegenbaur, Anatomie des Menschen. 3. Aufl. Leipzig 1888. S. 10.

Dass umgekehrt die Veröffentlichung nicht zu rasch folge, dafür sorgt die Weitschichtigkeit des Unternehmens, die Schwierigkeit der Beschaffung und Ausnutzung des Materials, sowie das unaufhörliche Bestreben, nicht nur einzelne Thatsachen, sondern auch ihren Zusammenhang zu finden, was allein ein wissenschaftliches Ergebniss genannt zu werden verdient.

Wenn trotzdem diese Abtheilung zu keinem grossen Umfang angeschwollen ist, so wurde dies dadurch erreicht, dass ich mich in der Darstellung einer möglichsten Kürze befleissigt habe und da, wo literarische Notizen stehen mussten, dieselben nur soweit gegeben habe, als zur Anknüpfung, Bestätigung oder Widerlegung geboten war. Freund historischer Forschung habe ich mich viel um die Geschichte der Teleostier bemüht, aber dieselbe hier aufzunehmen, schien mir ungeeignet, weil wir sie an anderen Orten schon vorfinden und ein grosser Theil der Thatsachen nunmehr überholt ist. Ganoïden, Selachier, Cyclostomen und Amphioxus beginnen aber erst heut ein Blatt in der Geschichte der Physiologie zu beschreiben.

Bei der Vielseitigkeit dieses Unternehmens konnte es nicht ausbleiben, dass ich mehrfach auf Hülfe von aussen angewiesen war. Hierfür an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen, ist ebenso Pflicht als lebhafter Wunsch. So sage ich meinen ergebensten Dank zunächst dem hohen Ministerium der Justiz, des Cultus und des Unterrichts unserer Landesregierung, welches mir wiederholt (Frühling 1886 und 1887) ihren Arbeitsplatz auf der zoologischen Station in Neapel überwies. Ebenso an die Königl. Preussische Akademie der Wissenschaften in Berlin, welche mir im

Jahre 1886 die Mittel zu der Reise nach dem Süden gewährte. Besonderer Dank gebührt Herrn Professor Otto Bütschli, dem Director des zoologischen Laboratoriums unserer Universität, der mit einer, nur dem wahren Gelehrten eigenen Liberalität die mir dienlichen Räume seines Institutes öffnete, in dem die ersten wichtigen Versuche über die Knochenfische gemacht wurden. Auch mancherlei Anregung und Berathung hatte ich mich von seiner Seite zu erfreuen. Meinen Dank Herrn Privatdocent Dr. Blochmann, Assistenten des Laboratoriums, für vielfache Mithülfe bei meinen Untersuchungen. Vielen Dank meinem Freunde Dr. B. Grassi, Professor der Zoologie in Catania, der seiner Zeit mit unermüdlicher Sorgfalt meine wissenschaftlichen Bestrebungen unterstützte. Ebenso danke ich dem Directorat und den Angestellten der zoologischen Station in Neapel, wo meine Wünsche zu jeder Zeit und bei jedem Einzelnen bereitwilligstes Entgegenkommen zu finden pflegten. (Sämmtliche originale Haifischbilder sowie der Amphioxus sind das Werk des Sig. Merculiano, Zeichners der Station.) Endlich meinen Dank der bewährten Verlagshandlung, welche, wie schon der ersten, so auch der zweiten Abtheilung dieser Schrift ihre vollste Aufmerksamkeit zuwendete.

Heidelberg, im März 1888.

J. Steiner.

INHALT.

Seite

Vorrede . . . . . V — X

Erstes Capitel: **Ueber die Locomotion der Fische und die Function ihrer Flossen** 1

Zweites Capitel: **Das Centralnervensystem der Knochenfische** . . . 11

§. 1. Abtragung des Grosshirns 15
§. 2. Analyse der Versuche 22
§. 3. Abtragung der Decke des Mittelhirns 24
§. 4. Abtragung des Kleinhirns 25
§. 5. Analyse der Versuche 30
§. 6. Abtragung der Mittelhirnbasis 30
§. 7. Das Rückenmark 33
§. 8. Analyse der Versuche im 6. und 7. Paragraphen 35

Drittes Capitel: **Das Centralnervensystem des Amphioxus lanceolatus** 38

§. 1. Historische Notizen 38
§. 2. Naturgeschichtliche Notizen 40
§. 3. Ein physiologischer Versuch 42
§. 4. Analyse des Versuches 44

Viertes Capitel: **Das Centralnervensystem der Haifische** 45

§. 1. Einleitende Bemerkungen 45
§. 2. Abtragung des Vorderhirns 47
§. 3. Analyse der Versuche 50
§. 4. Abtragung des Zwischenhirns 51
§. 5. Analyse des Versuches 52
§. 6. Abtragung des Kleinhirns 52
§. 7. Abtragung des Mittelhirns.
A. Abtragung der Decke des Mittelhirns 53
B. Abtragung der Basis des Mittelhirns 54
§. 8. Abtragung des vordersten Theiles des Nackenmarkes 55
§. 9. Analyse der Versuche im siebenten und achten Paragraphen . . . 55
§. 10. Das Rückenmark 56
§. 11. Analyse der Versuche 58

Fünftes Capitel: **Das Rückenmark der Rochen** 61

Seite

Sechstes Capitel: **Das Rückenmark der Ganoïden** 63

Siebentes Capitel: **Das Rückenmark der Petromyzonten** 66

§. 1. Biologische Notizen 66
§. 2. Die Versuche 69
§. 3. Analysirende Bemerkungen 70

Achtes Capitel: **Das Rückenmark des Aales** 71

§. 1. Die Versuche 71
§. 2. Analyse der Versuche 72

Neuntes Capitel: **Die Zwangsbewegungen der Fische** 75

§. 1. Versuche an Knochenfischen 75
A. Einseitige Abtragung des Gehirns 75
B. Einseitige Abtragung des Mittelhirns 76
C. Einseitige Abtragung des Kleinhirns 77
D. Einseitige Schnitte in das Nackenmark 77
E. Die Zwangsbewegungen der Pleuronectiden 78
§. 2. Versuche an Knorpelfischen 80
A. Einseitige Abtragungen im Gehirn 80
B. Einseitige Durchschneidung des Rückenmarks 81
§. 3. Theoretische Schlüsse 82
§. 4. Zwangsbewegungen des Rückenmarks nach Abtragung des Gehirns 85
§. 5. Analyse der Versuche 88

Zehntes Capitel: **Allgemeine Schlüsse und Reflexionen** 94

§. 1. Die Deutung des Fischgehirns 94
§. 2. Die Anlage des Grosshirns bei den Fischen 98
§. 3. Die Genealogie der Fische 102
§. 4. Die Phylogenese des Centralnervensystems 110

Anhang: **Die halbzirkelförmigen Canäle der Haifische** 112

§. 1. Vorbemerkungen 112
§. 2. Die Versuche 114
§. 3. Analyse der Versuche 119

Anmerkungen 124

Erstes Capitel.

Ueber die Locomotion der Fische und die Function ihrer Flossen.

Die Locomotion der entwickelteren Thiere beruht im Allgemeinen darauf, dass sie durch Bewegungsorgane entlang einem Widerstande, den feste, flüssige oder luftförmige Körper ihnen bieten, verschoben werden. Diesen Widerstand nennt man den nützlichen Widerstand. Je nachdem die Bewegung in demselben Medium erfolgt, welches auch den nützlichen Widerstand leistet, oder je nachdem die beiden Medien von einander verschieden sind, haben wir es mit zwei vollkommen verschiedenen Formen der Locomotion zu thun (Joh. Müller). In dem ersten Falle befinden sich die schwimmenden und fliegenden Thiere, im anderen Falle die Thiere, welche gehen oder kriechen. Dort sind Wasser oder Luft die Medien, in welchen z. B. Fische oder Vögel sich bewegen und Wasser oder Luft sind zugleich die Medien, welche, obgleich sie selbst nachgiebig sind, den nützlichen Widerstand bieten. Hier gehen oder kriechen die Thiere, sei es in Luft oder in Wasser, während die feste Erde ihren Bewegungsorganen den nützlichen Widerstand leistet.

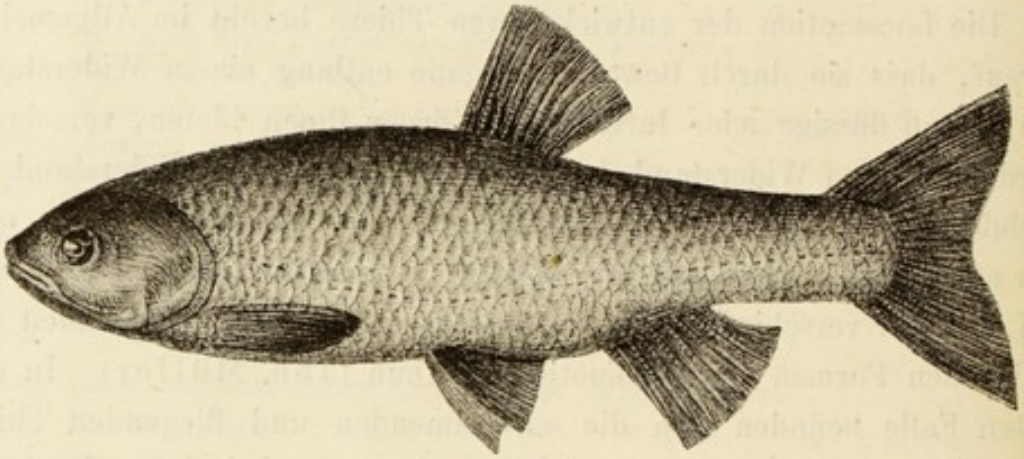
Indem wir den Mechanismus der Ortsbewegung als gegeben voraussetzen, wenden wir unsere Aufmerksamkeit den Bewegungsorganen zu, welche entsprechend der Vielgestaltigkeit der Thierwelt eine Fülle von Formen darbieten, die indess in mechanischer Beziehung alle den gleichen Werth haben und als Hebel zu betrachten sind, welche durch Muskeln bewegt werden können. Solche Hebel sind im Allgemeinen die Extremitäten, welche, wie die Morphologie lehrt, für die Wirbel-

thiere homologe Bildungen darstellen und den verschiedenen Formen der Ortsbewegung angepasst worden sind.

Wir reden von den Fischen, deren zwei Paar Flossen, Brust- und Bauchflossen, den Extremitäten der übrigen Wirbelthiere nach den Lehren der Morphologie homolog sind. Wir fragen, wenn die Extremitäten dort die Organe der Ortsbewegung sind, sind sie es in gleicher Weise auch bei den Fischen und machen Fische ohne diese Extremitäten keine Ortsbewegungen? Wir können diese Frage auf zwei Wegen beantworten.

Indem wir uns dem einen Wege zuwenden, sehen wir, dass es Classen von Fischen giebt, welchen jene Flossen fehlen. Das sind die Neunaugen (*Petromyzon*) sammt ihren Larven, den *Ammocoetes* und

Fig. 1.



die Muränen (*Muraena helena*). Sie machen Ortsbewegungen und schwimmen auch ohne diese Extremitäten, so dass andere Organe bei ihnen die Locomotion ausüben müssen.

Wir betreten den zweiten Weg, indem wir solche Fische wählen, welche die genannten Flossen besitzen, die wir auf irgend eine Weise ausser Function setzen wollen. Solche Versuche sind schon in der Weise ausgeführt worden, dass man die Flossen an ihrer Basis abschnitt oder dass man sie durch Schnüre an den Leib befestigte. Beide Methoden sind augenscheinlich wenig schonend, weshalb wir sie durch eine zweckmässigere Methode zu ersetzen haben. Wir wollen nämlich die Flossen mit warmer Gelatine festleimen, wobei wir zugleich den Vortheil benutzen, durch Wiederentfernung der Gelatine in jedem Augenblick die natürlichen Verhältnisse herstellen zu können.

Wir wählen zu den Versuchen circa 20 cm lange Exemplare von *Squalius cephalus* (v. Siebold), einen in unseren Flüssen sehr häufigen Cyprinoiden (Fig. 1): man legt den Fisch ausserhalb des Wassers auf ein gefaltetes Handtuch auf die eine Seite, leitet künstliche Respiration ein, worüber später das Nähere mitgetheilt wird, und leimt Brust- und Bauchflosse dieser Seite mit Gelatine fest. Wenn dieselbe eben fest geworden ist, dreht man den Fisch über die Rückenkante weg auf die andere Seite und fixirt auch die Flossen dieser Seite. Fische, deren paarige Flossen durch Gelatine fixirt sind, machen Locomotionen, wie normale Fische; auch dann noch, wenn man dazu die unpaaren Flossen immobilisirt hat. Daraus folgt, dass die Locomotion der Fische von ihren Flossen unabhängig ist.

Wenn wir nunmehr nach dem Organe suchen, welches die Ortsbewegung der Fische besorgt, so lehrt die einfache Betrachtung unseres schwimmenden Fisches schon, dass es die Bewegungen des Schwanzes sind, welchen diese Leistung anvertraut worden ist; es ist sonach heute noch richtig, was der vortreffliche Borelli schon vor 200 Jahren gelehrt hat: „*Instrumentum, quo pisces natant, est eorum cauda*[1])".

Dass dem in der That so ist, können wir auch direct durch den Versuch beweisen. Wir schneiden zu dem Zweck aus dem mittleren Stücke eines gewöhnlichen spanischen Rohres zwei Stäbchen von circa 15 mm Breite und entsprechender Dicke, welche sich an beiden Seiten des Körpers als „Seitenschienen" mit warmer Gelatine gut anleimen lassen und genügend lange halten, um dem Versuche zu dienen. Der geschiente Körperabschnitt ist auf diese Weise vollkommen immobilisirt.

Wir wählen zunächst zwei Stäbchen, welche vom Kopfe (beginnend hinter der Kiemenöffnung) bis zum Flossenschwanze reichen: der Fisch fällt auf den Rücken, die Locomotion ist unmöglich. Im Gegensatz dazu wählen wir zwei Stäbchen, welche vom Flossenschwanz bis in die Nähe des hinteren Randes (gerechnet vom Kopfende ab) der Rückenflosse reichen: die Locomotion ist vollkommen normal. Endlich machen wir die Stäbchen so lang, dass sie gerade an den hinteren

[1]) Joh. Alphonsi Borelli, De motu animalium. Lugduni Batavorum 1665. Editio nova Hagae Comitum 1743, pag. 214.

Rand der Rückenflosse reichen: der Fisch schwimmt, sogar zunächst äquilibrirt, aber durch seitliche Bewegungen des Rumpfes und Kopfes, ermüdet aber sehr rasch, fällt auf den Rücken, die Bewegung hört auf; erholt sich, wiederholt diese Bewegung u. s. f.

Daraus folgt die Richtigkeit des Borelli'schen Satzes, dem wir noch hinzufügen wollen, dass die Bewegungen des Schwanzes, welche der Locomotion dienen, erfolgen wie die Bewegung eines starren Pendels, dessen Drehpunkt wenig rückwärts von der hinteren Grenze der Rückenflosse gelegen ist. In diesem Falle hat das Pendel seine grösste Länge. Legen wir jetzt Stäbchen an, die vom Kopfe beginnend über den eben angegebenen Punkt in der Richtung nach dem Schwanze hinausgehen, so schwimmt der Fisch ganz gut, indem er mit dem Reste des Schwanzes seitlich schlägt, d. h. der Drehpunkt ist nach hinten verschoben und das Pendel verkürzt worden. Oder der Fisch hat die Möglichkeit, die Grösse der Bewegung abzustufen, durch die Aenderung der Elongation des schwingenden Pendels, sowie durch beliebige Verkürzung dieses Pendels. Diese Verkürzung hat indess eine natürliche Grenze, deren Ueberschreitung den Ausfall der Locomotion nach sich zieht.

Indem wir uns vorbehalten, auf diese interessanten Verhältnisse an anderer Stelle näher einzugehen, kehren wir vor der Hand wieder zu den Flossen zurück mit der Frage, welchen Functionen sie denn dienen mögen, da sie mit der Ortsbewegung nichts zu thun haben. Ihre seitliche Stellung am Körper lässt sie bei der einfachen Betrachtung als Stützen erscheinen und ihnen die Sorge für das Gleichgewicht des Körpers anvertrauen, welches solcher Stützen nothwendig braucht, da der Fischkörper sich in labilem Gleichgewicht bewegt: Der Schwerpunkt des Körpers liegt näher der Rückenkante und der Fisch muss seinen Körper fortwährend balanciren. In der That sagt auch Borelli[1]): „*Pinnae duplicatae, quae in duobus locis infimi ventris piscium existunt, non inserviunt ad motum, sed ad stationem eorum.*“ Weiter fährt er fort: „. . . . *forsicibus resecui omnes pinnas ventris piscis vivi, eumque denuo in piscinam demersi ibique jucundum spectaculum exhibuit; vacillabat enim ad dextram et ad sinistram, nec poterat in posi-*

[1]) Loc. cit. pag. 213.

tura erecta firmiter persistere, sicuti ebrii casuri et vacillantes hinc inde incedere solent, ex quo patet propositum."

Es wird keine Schwierigkeiten haben, diese Sätze durch den Versuch zu bestätigen oder zu widerlegen.

Wir werden von vornherein mit mehr Klarheit sehen, wenn wir die Erhaltung des Gleichgewichts während der Ortsbewegung betrachten und davon gesondert das Gleichgewicht, während der Fisch auf dem Boden des Bassins, resp. auf dem Grunde steht.

Was kann man an den Flossen beobachten, wenn der Fisch in Bewegung ist? Diejenigen Flossen, welche durch ihre seitlich vom Körper abstehende Stellung am ehesten die Aufgabe erfüllen würden, den Körper zu stützen, werden eingezogen und flach an den Körper angelegt. Am deutlichsten sieht man dies an den Brustflossen, wenn die Fische sich in recht grossen Bassins bewegen, wie ich sie besonders in Neapel zur Disposition hatte. Daraus folgt aber, dass die paarigen Flossen an der Erhaltung des Gleichgewichts während der Bewegung nicht betheiligt sind. Leimen wir jetzt sowohl die paarigen als sämmtliche unpaare Flossen (incl. der Schwanzflosse) durch Gelatine an, so sehen wir, dass die Ortsbewegungen eines solchen Fisches durchaus äquilibrirt vor sich gehen. Seitliche Schwankungen, die gemacht werden, sind so gering, dass man sie erst bei genauester Beobachtung gewahr wird. Die entgegenstehende Beobachtung von Borelli findet leicht ihre Erklärung in der Misshandlung des Fisches, welche mit der blutigen Abtragung der Flossen verbunden ist. Wir folgern demnach: Die Aequilibrirung des in Bewegung begriffenen Fisches ist unabhängig von den Flossen.

Hierbei sind die seitlichen Schwankungen, welche höchstens etwa 3 bis 5 Winkelgrade betragen, übergangen worden, was zu rechtfertigen ist angesichts der Thatsache, dass bei vollem Verluste der Aequilibrirung die Rotation des Fisches um seine Längsaxe 180° betragen würde. Das Verhältniss wäre also günstigsten Falls 1 : 60 — 36, d. h. ein Fehler von so geringen Dimensionen, dass man ihn, wenigstens nach meinem Dafürhalten, vernachlässigen darf.

Was beobachten wir an dem Fische, welcher auf dem Grunde steht? Die Brustflossen stehen unter spitzem Winkel vom Körper ab; der Winkel mag ca. 45° betragen. Die Bauchflossen verhalten sich unge-

fähr ebenso. Rücken- und Schwanzflosse sind in fortwährender Thätigkeit, indem sie abwechselnd entfaltet und wieder gefaltet werden. Die Schwanzflosse macht dabei eine halbe Schraubenwindung. Der Fisch in toto steht unter diesen Verhältnissen fest auf dem Grunde, macht aber dabei fast fortwährend leichte seitliche Schwankungen, d. h. trotz der Thätigkeit aller Flossen ist die Aequilibrirung des auf dem Grunde stehenden Fisches keine absolute. Wenn wir jetzt sämmtliche Flossen festleimen, so sehen wir an dem bisherigen Bilde keine wesentliche Veränderung auftreten, nur geht der Fisch in Folge der seitlichen Schwankungen manchmal in Bewegung über, aber ebenso häufig gleichen sich diese Schwankungen, genau wie bei freien Flossen, auch während der Ruhe aus. Daraus folgt, dass die Aequilibrirung des auf dem Grunde stehenden Fisches ebenfalls unabhängig von den Flossen ist, wobei indessen nicht ausgeschlossen sein mag, dass sie, wenn sie da sind, die Thätigkeit des äquilibrirenden Apparates unterstützen.

Bis hierher haben wir vergeblich versucht, die Flossen mit einer besonderen Function zu betrauen. Aber unsere Fische verfügen noch über eine dritte Lage, nämlich das freie Schweben in irgend einer Ebene der Wassermasse, und hierzu sind die Flossen unentbehrlich. Man beobachte einen Fisch, der spielend in beliebiger Höhe der Wassermasse schwebt: Während der ganze Körper, insbesondere der Muskelschwanz, in Ruhe verharrt, sind alle Flossen in lebhafter Thätigkeit, vorzüglich die Brustflossen stehen unter rechtem Winkel gegen die Axe des Körpers und weit entfaltet, wie ein Schirm, drücken sie das Wasser. Wir leimen die Brustflossen fest; der Fisch schwimmt ganz normal davon und im Bassin umher. In einem gegebenen Momente sehen wir ihn etwa aus halber Höhe des Bassins rasch nach unten sinken und er fällt in Folge der Schwere, wie eine todte Masse die ganze Höhe bis auf den Grund herunter, worauf er zu neuer Bewegung übergeht. Ein anderes Mal fällt der Fisch nur eine kürzere Strecke und unterbricht den Fall durch Uebergang zur Ortsbewegung mit Hülfe des Schwanzes. Hingegen senkt sich in solchem Falle ein normaler Fisch unter fortwährender Benutzung seiner Flossen ganz allmälig und ohne den Muskelschwanz in Anspruch zu nehmen auf den Boden. Dieser Versuch ist der Grundversuch, auf den sich die Folge-

rung stützt: Die Flossen, insbesondere die paarigen Flossen, sind nothwendig für alle Gleichgewichtslagen des Fisches in irgend einer Höhe der Wassermasse.

Eine weitere Bestätigung dieser Schlussfolgerungen finden wir wieder in den Bewegungen derjenigen Fische, welche die paarigen Flossen nicht besitzen.

In dieser Richtung habe ich mit Ausdauer die Bewegungen der Neunaugen beobachtet: Niemals habe ich sie im Wasser schweben sehen. Bewegen sie sich einmal sehr langsam im Wasser, was den Schein von Schweben erwecken könnte, so sieht man genau, dass stets schlängelnde Bewegungen des Körpers im Spiele sind. Erheben sie sich im Wasser, so geschieht dies durch schlängelnde Bewegungen; wollen sie von oben nach unten gelangen, so geschieht dies oft durch schlängelnde Bewegungen, öfter aber lassen sie sich fallen und sinken auf den Boden wie eine todte Masse oder unser Cyprinoide, welchem wir die Brustflossen festgeleimt hatten.

Sehr lehrreich ist in dieser Beziehung die Beobachtung der Muräne. Man sieht sie öfter im Wasser schweben, aber nur mit dem Vordertheil, während der Schwanz sich auf den Boden stützt. Oefter aber kann man auch bei ihr sehen, wie sie aus einer Höhe heruntersinkt. Kurz, die Betrachtung der Fische, welche paarige Flossen nicht besitzen, unterstützen vollständig die Ansicht, welche wir durch das Experiment über die Function der Flossen gewonnen haben.

Zu jenen Gleichgewichtslagen gehören indess auch alle die leichten Wendungen und Drehungen, Erhebungen und Senkungen, welche die Fische machen und bei denen die Ortsbewegung, die damit verbunden ist, wegen der Geringfügigkeit der absoluten Verschiebung, welche der Körper in gerader Linie erfährt, in den Hintergrund tritt. Hierbei wirken die Brustflossen sehr deutlich als Steuer, wie man namentlich bei den seitlichen Wendungen sehen kann, welche stets durch kräftige Thätigkeit der Flosse derselben Seite eingeleitet werden. Hierher gehört auch, wie schon früher bekannt war, die Rückwärtsbewegung des Fisches, welche ausschliesslich durch die Thätigkeit der Brustflossen geschieht[1]). Endlich aber kann man bei der Beob-

[1]) Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée etc. par H. Milne-Edwards, T. XI, p. 82. Anmerkung 1.

achtung sehr rascher Bewegungen sehen, dass den Flossen noch die weitere Function zukommt, die vorhandene rasche Bewegung zu arretiren, zu hemmen, entweder vollständig oder nur so, dass jene in ein langsameres Tempo übergeht. Denn man sieht sehr deutlich, wie in solchen Momenten die vorher flach dem Körper anliegenden Flossen sich plötzlich in ganzer Breite entfalten und die vorhandene Bewegung aufhalten.

Wenn wir nunmehr die Function der Flossen zusammenfassen wollen, so ergiebt sich, dass die beiden Extremlagen, nämlich die Ruhestellung des Fisches auf dem Grunde, sowie diejenige Locomotion, durch welche der Fischkörper die Fluth mit grosser Geschwindigkeit durchschneidet, von den Flossen unabhängig sind. Die Flossen treten hingegen in Function in allen denjenigen Lagen, welche vom unverrückten Schweben in der Fluth bis zu den langsamen Ortsbewegungen reichen, durch welche sich die Fische wie spielend in kleinem Umkreise tummeln. Demnach wirken die Flossen:

1. Als Fallschirme.
2. Als Steuer.
3. Als Arretirung.
4. Als Locomotionsorgane bei der Rückwärtsbewegung.

Dazu sei noch bemerkt, dass jede Ortsbewegung nach vorwärts stets unter Theilnahme des Muskelschwanzes geschieht.

Was die sub 2 angeführte Function betrifft, so kann dieselbe jedesmal durch die Bewegungen des Schwanzes ersetzt werden, wie wir es bei angeleimten Flossen und den flossenlosen Fischen sehen können. Aber die Steuerung bewegt sich dann stets in gröberen Dimensionen und es fehlt den so ausgeführten Bewegungen an Leichtigkeit und vielleicht auch Genauigkeit.

Was über die Function der Flossen hier gesagt worden ist, bezieht sich im Wesentlichen auf die paarigen Flossen; die unpaaren Flossen haben bei allen diesen Beobachtungen keine Function erhalten können[1]).

Nachdem wir gezeigt haben, dass die Flossen entgegen der landläufigen Anschauung nicht der Erhaltung des Gleichgewichtes dienen, son-

[1]) P. Mayer (Mittheilungen d. zoolog. Station von Neapel. Bd. VI, 1884) meint, dass die unpaaren Flossen der Haifische, indem sie die Höhe des Ruderschwanzes vergrössern, dadurch für die Locomotion von Bedeutung sind.

dern andere Functionen übernommen haben, liegt uns ob, nunmehr nach den Kräften zu suchen, welchen das Gleichgewicht der Lage des Fischkörpers anvertraut ist. Wir werden uns darüber kurz fassen können, da die hier zur Anwendung kommenden Principien schon früher von uns ausführlich erörtert worden sind, mit der besonderen Bemerkung, dass sie für alle Wirbelthiere gültig sein müssen [1]). Eine Erörterung ist nur insoweit nothwendig, als die besondere Form des Fischkörpers sie verlangt.

Der Fisch erfüllt, wenn er sich, wie im normalen Zustande, im Gleichgewichte der Lage befindet, die Aufgabe, den Körper in labilem Gleichgewichte zu balanciren. Wir haben für den Frosch und alle Wirbelthiere, deren Rumpf den Kopf und die Extremitäten als bewegliche Anhänge besitzt, den Gesammtschwerpunkt des Körpers sich zusammensetzen lassen aus dem Rumpf und jenen Anhängen, und gefunden, dass die Muskel- und Gelenkempfindungen dieser Theile es sind, welche die Sorge für die Erhaltung des Gleichgewichtes der Lage übernommen haben. Bei den Fischen müssen wir den Gesammtschwerpunkt sich zusammensetzen lassen aus den Schwerpunkten der einzelnen Metameren, welche mit ihrer knöchernen oder knorpeligen Einlage sämmtlich mehr oder weniger gegen einander verschiebbar sind. Wenn der Fisch sich im Gleichgewichte der Lage befindet, sei es im Zustande der Ruhe oder der Bewegung, so sind ihm damit eine Summe von Muskel- und Gelenkempfindungen gegeben, die er ein- für allemal kennt. Findet eine Veränderung der relativen Lage der einzelnen Theile gegen einander statt (wie bei der Thätigkeit des Schwanzes im Interesse der Locomotion) oder tritt eine Verschiebung des Gesammtschwerpunktes (wie bei seitlichem Schwanken) ein, so werden diese Empfindungen auch geändert und dadurch auf reflectorischem Wege die nöthigen Muskel- resp. Gliederbewegungen ausgelöst, um das Gleichgewicht der Lage wieder herzustellen [2]).

---

[1]) Vergl. Froschhirn, S. 23 bis 25.

[2]) In dieser allgemeinsten Form ist die Theorie auch für die Wirbellosen gültig, wo schon die Lageveränderung der Weichtheile die Muskelgefühle anregt, welche Störungen im Gleichgewichte der Lage korrigiren. Vgl. W. Preyer, Ueber die Bewegung der Seesterne. Mitth. d. zool. Stat. VII, 121, 1886.

Wo wir das Centrum für diese Empfindungen zu suchen haben, ob im Rückenmark, ob im Gehirn oder in beiden Theilen, wird uns später beschäftigen.

Während die vergleichende Anatomie die paarigen Flossen der Fische mit voller Klarheit den Extremitäten der übrigen Wirbelthiere homolog setzt, wollen wir hier constatiren, dass sie nicht analog sind den Extremitäten der übrigen Wirbelthiere; ihr eigentliches Analogon ist der Schwanz. Aber es ist äusserst interessant, dass diese Flossen Functionen besitzen, aus welchen sie sich zu Bewegungsorganen deutlich und sichtbar entwickeln können. Denn bei den vielfachen Lagen und Stellungen im Wasser entfalten sich die Flossen fortwährend, um zu stützen und gegen das Wasser zu drücken — als directe Vorläufer der Bewegungsorgane, welche gegen den nützlichen Widerstand andrängen. Und in einem Falle wirken sie schon als Bewegungsorgane! Wenn die Flossen also nur in sehr geringem Grade analog sind den Extremitäten der höheren Wirbelthiere, so sind sie doch schon mit Functionen betraut, durch welche sie auf dem Wege phylogenetischer Entwickelung zu Stütz- und Bewegungsorganen zugleich sich heranbilden können.

Umgekehrt sehen wir bei den wasserbewohnenden Urodelen (geschwänzte Amphibien), wo bei Persistenz des Schwanzes die Extremitäten Bewegungsorgane geworden sind auf dem Lande, dieselben Extremitäten bei der Locomotion im Wasser, welche noch durch den Schwanz besorgt wird, wie die Flossen sich flach an den Leib legen. Ebenso legt der Frosch die Vorderextremitäten flach an den Leib, wenn er kräftig durch die Fluthen schwimmt, während die Hinterextremitäten die Function des Schwanzes übernommen haben. Endlich ist die neue Gleichgewichtslage, welche dieselben Thiere im Wasser annehmen, wie ich sie seiner Zeit beschrieben und abgebildet habe[1]), indem sie die Extremitäten fast unter rechtem Winkel gegen den Körper weit von sich strecken, auf denselben Vorgang bei den Flossen zu beziehen, wenn der Fisch frei im Wasser schwebt.

Auf diese Weise umfassen wir eine Reihe von Thatsachen mit gemeinsamem Bande, welche bisher zusammenhangslos und deshalb unverstanden geblieben waren.

[1]) Froschhirn, S. 78.

Zweites Capitel.

Das Centralnervensystem der Knochenfische.

Die vivisectorische Behandlung der Fische führt auf Schwierigkeiten, welche daraus entstehen, dass diese Thiere in dem von ihnen bewohnten Medium nicht operirt werden können. Und hebt man sie für die Operation aus diesem Medium heraus, so leiden sie Noth, machen in Folge dessen sehr heftige Bewegungen und hindern den Experimentator an der genauen Ausführung etwa gröberer Operationen, schliessen aber jede feinere Arbeit vollkommen aus. Alle diese Schwierigkeiten werden leicht überwunden, wenn man die Fische während des Operirens künstlich respirirt, indem man einen passenden Gummischlauch an den Hahn der Wasserleitung ansetzt und das andere Ende desselben dem Fische in das Maul schiebt: das Wasser tritt durch das Maul in den Rachen, fliesst an den Kiemen vorbei, zu der Kiemenöffnung wieder heraus und versorgt den Fisch mit genügendem Sauerstoff, wie die folgenden regelmässigen und ruhigen Athembewegungen lehren. Nach wenigen zappelnden Bewegungen hat sich der Fisch den neuen Verhältnissen angepasst; er liegt ganz ruhig da und gestattet beliebig lange Zeit die Ausführung selbst der feinsten Operationen. Hat man keine Wasserleitung zur Verfügung, wie es am Meere resp. für Meerwasser, also auch in der zoologischen Station zu Neapel die Regel ist, so stellt man ein mit Wasser gefülltes Gefäss etwa $^1/_2$ m hoch über dem Operationstisch auf und verwandelt das Zuleitungsrohr in ein Heberrohr.

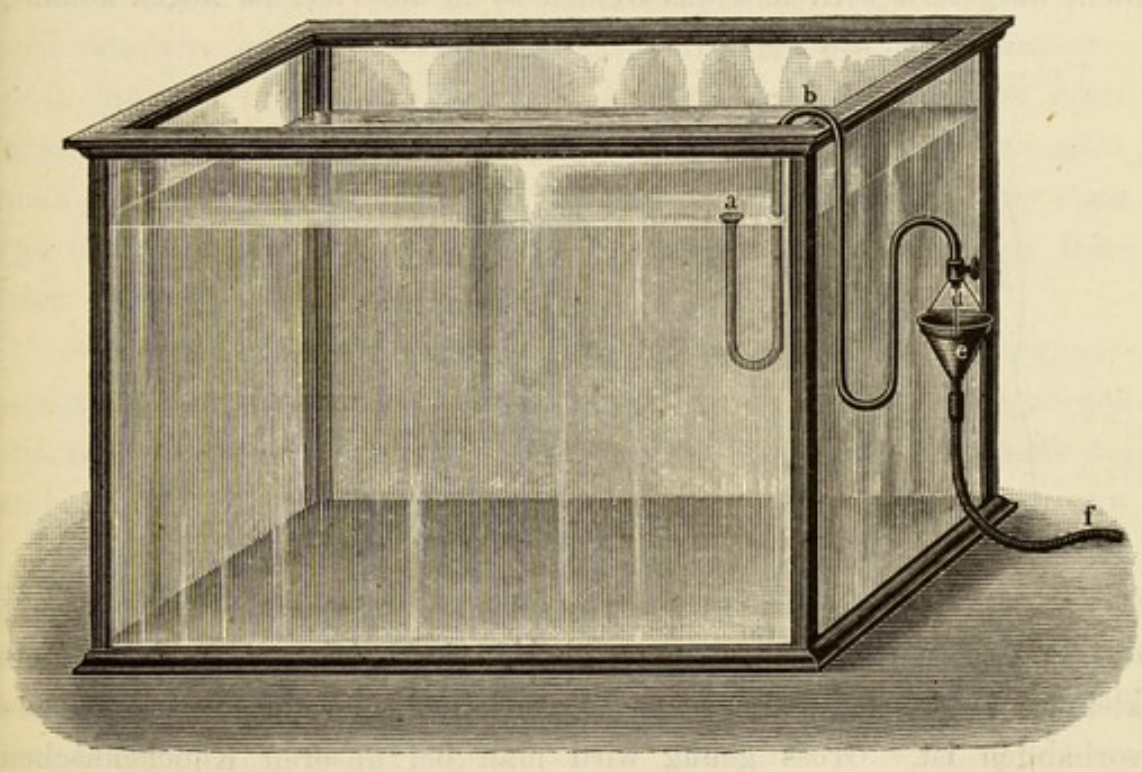
Unter den neuen Verhältnissen brauchen wir einen besonderen Operationstisch, der so eingerichtet sein muss, dass man bequem auf

demselben operiren kann, während zugleich das aus den Kiemen des Fisches kommende Wasser ungestört abläuft. Das hiesige zoologische Laboratorium besitzt einen Tisch von 1 m Höhe, dessen Platte ringsherum von einer handbreiten Kante eingefasst ist. Platte und Kante sind mit Zinkblech ausgeschlagen, welches an dem einen Ende in ein Abzugsrohr von demselben Metall mündet, so dass alles auf den Tisch gelangende Wasser durch jenes Rohr abfliesst, um so mehr, als derselbe am entgegengesetzten Ende ein wenig höher steht. Dieser Tisch ist, abgesehen von seiner Grösse, schon durch die Einrichtung des Abflussrohres, welches in den grossen Abzugscanal eingelassen ist, ein-für allemal auf einen bestimmten Platz angewiesen. In Folge seiner Höhe müssen Assistent und Operateur während der ganzen Zeit der Operation stehen. In der zoologischen Station zu Neapel liessen wir einen kleinen transportablen Tisch anfertigen von 85 cm Länge, 45 cm Breite und 76 cm Höhe, dessen Kante von Holz nur etwa einen Finger breit hoch ist und dessen Platte mit Paraffin getränkt wurde. An dem einen Ende befindet sich ein in die Platte eingelassenes kurzes Abzugsrohr, dessen Inhalt durch einen passenden Gummischlauch in ein unterstehendes Gefäss geleitet wird, welches man nach Bedarf zeitweise entleert. Dieser Tisch hat den Vorzug, dass man mit demselben beliebig wandern und das beste Licht aufsuchen kann. Nicht minder vortheilhaft ist es, dass Assistent und Operateur an diesem Tische während der Arbeit sitzen können. In neuester Zeit habe ich mich noch einer einfacheren Vorrichtung bedient: Es ist dies ein flaches Tabulet mit Kante von Zinkblech, etwa $^1/_2$ m lang und 30 cm breit, in dessen eine kurze Seite ein Loch gebohrt wird. Diese Platte legt man auf einen beliebigen Tisch, das gelochte Ende überragt die Tischplatte und durch das Loch fliesst das Wasser ganz gut in ein unterstehendes Gefäss ab, wenn man das andere Ende des Tisches ein wenig erhöht. Diese Vorrichtung eignet sich besonders zur Benutzung auf der Reise, wo man auf möglichst einfache Mittel angewiesen ist.

Endlich brauchen wir ein Bassin mit circulirendem Wasser, wozu man jedes passende Reservoir, am besten eines mit Glaswänden, benutzen kann. Ich will hier nur von der zweckmässigen Einrichtung der Circulation reden. Die Zoologen pflegen ihre Bassins einfach durch einen Luftstrom zu lüften, eine Einrichtung, die, wie die Erfahrung gelehrt

hat, für unsere Zwecke nicht ausreicht. Der Zufluss geschieht in unserem Falle durch ein beliebiges Rohr von der Wasserleitung her; der Abfluss durch ein in der Fig. 2 abgebildetes Heberrohr, dessen Kenntniss ich einem ungenannt bleiben wollenden Freunde verdanke: *a* ist die Einflussöffnung, *d* die Ausflussöffnung und bei *b* reitet der Heber auf der Wand des Bassins. Wie jeder Heber, ist auch dieser durch Ansaugen in Gang zu setzen, worauf man ihn viele Tage lang ununterbrochen in Thätigkeit sehen kann. Ich möchte bemerken, dass, wenn man *experimenti causa* den Heber aus der Flüssigkeit des Bassins heraushebt, er spontan sogleich wieder zu fliessen beginnt, wenn man

Fig. 2.



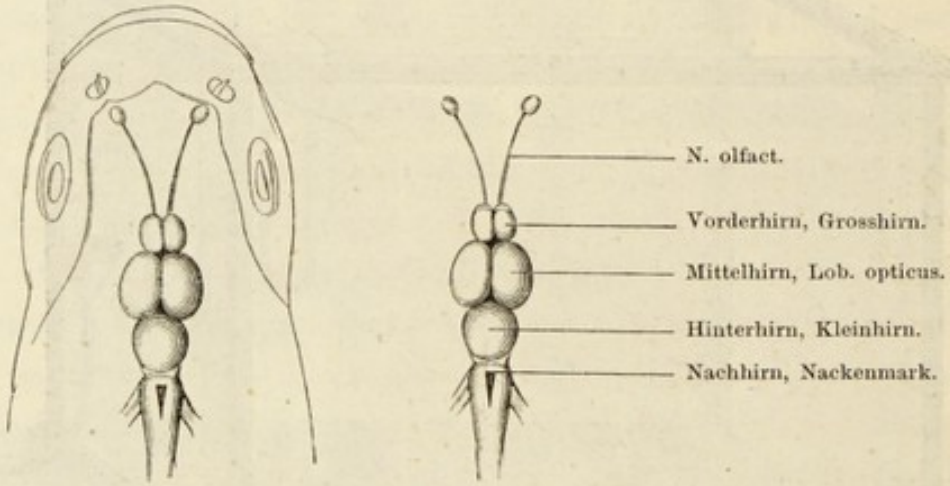
ihn in das Bassin versenkt hat. Der Trichter *e* nimmt das abfliessende Wasser auf, welches durch den Gummischlauch *f* beliebig abgeleitet wird [1]). Bei den gewöhnlichen Hebern kommt das unangenehme Ueberlaufen der Bassins gewöhnlich dadurch zu Stande, dass der Druck in der Wasserleitung zu gering wird, das Niveau im Bassin unter das Niveau des Hebers sinkt, der Heber leer läuft und nicht mehr zu functioniren vermag, wenn der Druck in der Leitung

[1]) Die Handlung Desaga in Heidelberg liefert den Heber.

steigt und das Niveau im Bassin sich wieder genügend erhoben hat. Der abgebildete Heber aber läuft niemals leer und wird daher trotz aller Druckschwankungen in der Leitung im gegebenen Augenblicke immer wieder in Function treten. Gegen zu hohen Druck in der Wasserleitung schützt man sich dadurch, dass man den Wasserhahn von vornherein auf eine kleine Ausflussmenge einstellt, oder will man ganz sicher sein, so macht man das Heberrohr im Kaliber gleich der Ausflussöffnung des Wasserhahnes.

Bei der Auswahl der Fische ist zu beachten, dass das Gehirn derselben langsamer wächst als der Schädel, woraus bei grösseren Fischen das Missverhältniss entsteht, dass die Schädelhöhle von ihrem Inhalte nicht ausgefüllt wird und das Gehirn so in die Tiefe zu liegen kommt,

Fig. 3 A. Fig. 3 B.



dass genauere Operationen unausführbar sind. Man wähle daher stets kleinere Fische, bei denen jenes Missverhältniss nur in geringem Grade vorhanden ist. Gross genug wird man bei unseren Knochenfischen das Gehirn stets finden (ausgenommen ist der Aal, der für alle diese Operationen aber überhaupt wenig handlich ist, weil man ihn nur schwer meistern kann, da er sich mit Kraft, Energie und „Aalgeschmeidigkeit“ wehrt).

Die folgenden Versuche werden alle an dem oben (S. 2) abgebildeten Teleostier, *Squalius cephalus*, einem wegen seiner Resistenz sehr geeigneten Cyprinoiden, gemacht, dessen Gehirn wir in Fig. 3 A. in seiner natürlichen Lage im Kopfe abgebildet sehen, während in Fig. 3 B. die Bezeichnung der einzelnen Hirntheile gegeben ist.

§. 1.

Abtragung des Grosshirns.

Man liest bei Flourens[1]): „*J'enlevai, sur une carpe, le premier renflement, les allures de l'animal ne parurent pas sensiblement altérées.*“ Das will heissen, dass Flourens nach Abtragung des Grosshirns keine Bewegungsstörungen beobachtet hat. Ganz dasselbe beschreibt Baudelot[2]). Hingegen lautet Vulpian's Urtheil über die Folgen dieser Abtragung etwas anders, denn er sagt[3]): „*Le poisson opéré se meut en ligne droite, ne tournant d'ordinaire d'un côté ou de l'autre que lorsqu'il rencontre un obstacle, ne paraissant s'arrêter que sous l'influence de la fatigue. Il semble poussé à se mouvoir par une nécessité impérieuse à laquelle il ne peut plus résister, nécessité créée par des excitations qui naissent principalement du contact des téguments avec l'eau. Ces différents mouvements, exécutés par les Poissons privés de leurs lobes cérébraux, ne me paraissent pas plus volontaires.*“

Seine Fische ohne Grosshirn zeigen zwar auch keine Bewegungsstörungen, aber er will diese Bewegungen doch nicht als ganz normal anerkennen, sondern betrachtet sie als unfreiwillige, durch den Reiz des umgebenden Wassers erzeugte und demnach erzwungene Bewegungen.

Aber sowohl Flourens als Vulpian erhalten ihre operirten Fische nicht länger als einen Tag am Leben und der Letztere findet bei der Autopsie das Gehirn in sehr traurigem Zustande: es ist vollkommen erweicht, weil das Wasser es bespülen konnte, da das Schädeldach abgesprengt worden war. Baudelot, welcher diesen Mangel empfand, hatte das Gehirn seiner Fische, um es vor Wasser zu schützen, mit einem Tropfen warmen Fettes bedeckt und sah sich durch achttägiges Aushalten seiner Operirten belohnt.

Welches Resultat diese Forscher auch immer erhalten haben mögen, so ist doch sogleich zu übersehen, dass das hier angedeutete

[1]) Flourens, Recherches expérimentales s. les propriétés et les fonctions du système nerveux. Second. édition, Paris 1842, p. 683.

[2]) Baudelot, Rech. expérim. s. les fonctions de l'encéphale des poissons. Annal. d. scienc. natur. 1864, I, p. 105.

[3]) Vulpian, Leçons s. le système nerveux. Paris 1866, p. 684.

Verfahren mangelhaft war, weil das blossgelegte Gehirn entweder sogleich oder nach einiger Zeit dem umgebenden Wasser preisgegeben wurde: eine längere Erhaltung des Thieres und eine vollständige Ausheilung seiner Operationswunde war dadurch ausgeschlossen. Und was bei den hier genannten Autoren gefehlt worden ist, das hat sich bei allen übrigen Untersuchern einfach wiederholt und die gewonnenen Resultate wesentlich entwerthet. Wir müssen heute von der Technik verlangen, dass die operirten Thiere so lange am Leben erhalten werden, bis eine Ausheilung der Wunde stattgefunden hat, was hier nur durch eine Methode zu erreichen ist, welche die Gehirnhöhle nach der gemachten Operation wieder vollkommen gegen das Wasser abschliesst, um den Zutritt des Wassers zum Gehirn zu verhindern.

Unsere Methode ist die folgende: Während der Fisch in der oben angegebenen Weise künstlich respirirt und von der rechten Hand des Assistenten, am besten mit einem nassen Tuche, gehalten wird, schneide ich, an der rechten Seite des Fisches stehend, mit einer kleineren Knochenzange die Decke des Schädels in einer Linie an, welche quer die Mitte beider Augen verbindet. Von diesem queren Schnittcanal aus werden dann nach hinten zur rechten und zur linken Seite in der Längenaxe des Fisches zwei Schnittcanäle in Länge von $1^1/_2$ bis 2 cm angeschlossen und der gebildete Deckel als „Knochenlappen“ so nach hinten zurückgeschlagen, dass er mit dem Thiere durch die Haut in Verbindung bleibt. Die beistehende Fig. 4 zeigt die Bildung dieses Knochenlappens. Nach Entfernung des gelblichen Fettes durch Abtupfen mit kleinen, zarten, in physiologische Kochsalzlösung getränkten Schwämmchen treffen wir auf die Oberfläche des Gehirns: Nach vorn ziehen die Riechnerven, welche eigentlich *Tractus olfactorii* sind, und hinter diesen haben wir Flourens' *„premier renflement“*, das Grosshirn, welches wir zu entfernen beabsichtigen. Wollten wir, wie ich es beim Frosche vorgeschrieben habe, auf der Grenze von Gross- und Mittelhirn unser Messer bis

Fig. 4.

auf den Schädelgrund versenken, so würden wir hier ein Unheil anrichten, da die *Nn. optici* gerade unter dieser Gegend hinziehen, um gleich in den Knochen einzutreten. Wir dürfen also mit unserem Messer nicht bis auf den Grund kommen, sondern schon vorher muss dasselbe mit dem Stiel nach hinten gesenkt und die Schneide nach vorn bewegt werden, wobei das Grosshirn abgetragen und nach vorn mitgenommen wird, ohne Beschädigung der Sehnerven. Die Abtragung geschieht mit dem in Fig. 5 abgebildeten zugeschärften Meissel, welcher sich hierfür, sowie für einige andere Operationen in vorzüglicher Weise eignet. In Folge der Abtragung darf der Fisch keine Zuckungen machen; wenn solche eintreten, so ist wahrscheinlich am dahinter gelegenen Mittelhirn gezerrt worden und der Erfolg in Frage gestellt, wenn auch nicht ausgeschlossen. Die Abtragung kann ganz unblutig verlaufen oder wenigstens nur mit einer Spur einer Blutung; wo eine stärkere Blutung eintritt, ist der Erfolg gefährdet (gewisse Fischgattungen scheinen stets stärker zu bluten, z. B. die Forellen, weshalb sie zu diesen Versuchen nicht zu gebrauchen sind). Die beistehende Fig. 6 zeigt die erfolgte Grosshirnabtragung. (Die abgetragenen Theile werden in gestrichelter Linie ausgeführt). Ist die Abtragung so weit vollendet, dann klappt man den Knochendeckel wieder zurück, lagert ihn genau in sein altes Lager ein (wo das nicht gelingt, schneidet man hinten die Kanten ab) und legt vorn mit Nadel und Faden eine Ligatur an. Darauf trocknet man die ganze Decke im Bereiche des Knochenlappens mit feinem Fliesspapier, überzieht sie mit heisser Gelatine, besonders die Schnittränder, und bepinselt diese Gelatinekappe mit concentrirter Tanninlösung, um sie gegen das Wasser resistent zu machen.

Fig. 5.

Fig. 6.

Nun ist die Operation vollendet und man bringt den Fisch regel-

mässig in sehr gutem Zustande ins Wasser. Zwar hält die Gelatinekappe nicht länger, als höchstens zwei Tage; nicht weil sie im Wasser quillt, sondern weil sie bei den Bewegungen des Fisches verschoben wird. Aber die Wunde bedarf der Kappe nicht mehr, denn in den Schnittcanälen hat sich mittlerweile feste Masse gebildet, welche die Hirnhöhle vollkommen abschliesst (ist der Knochenlappen zweckmässig angelegt, so dass er sich gut in sein altes Lager reponiren lässt, dann kann man die Gelatinekappe sogar fortlassen). So operirte Fische können nun unbeschränkte Zeit leben.

Beobachtet man einen dieser Fische, so findet man, selbst kurz nach der Operation, seine Bewegungen unverändert: seine Haltung, die Bewegung des Schwanzes und das Spiel seiner Flossen weisen keinen Unterschied gegen den normalen Fisch auf. Man hatte wohl in Anlehnung an das Verhalten des Frosches vorausgesetzt, dass der Fisch ohne Grosshirn entweder spontan gar keine Bewegung ausführt oder dass er wahrscheinlicher unter dem Einflusse des Wassers so lange schwimmen müsste, bis die Ermüdung eingetreten sein würde. Gleichzeitig müsste diese Bewegung den Charakter des Gezwungenen und Maschinenmässigen aufweisen, wie es in der That seiner Zeit Vulpian zu sehen geglaubt hatte. Von allen diesen Dingen aber sehen wir bei unserem Fische nichts, denn derselbe steht bald ruhig auf dem Grunde, bald schwebt er in irgend einer Höhe des Wassers, nur vom Spiele seiner Flossen getragen, bald aber geht er zu Bewegungen über, welche ihn in alle Ebenen des Wassers führen. Vergebens bin ich bemüht gewesen, eine Anomalie in seinen Bewegungen zu entdecken. Man sieht sogar, wie der Fisch es vermeidet, an die Scheiben des Bassins anzustossen, auch in beliebiger Linie durch sein Aquarium schwimmt, d. h. er macht den Eindruck sehend zu sein, wie wir es vom Frosch ebenfalls schon wissen. Diese Thatsache giebt Vulpian an, zuerst beobachtet zu haben; er schreibt (l. c. p. 669): „*En effet, lorsqu'on a enlevé les lobes cérébraux sur un poisson offrant de la résistance à ces sortes d'opérations, sur un Gardon, par exemple, non seulement on peut, lorsque l'animal est tranquille dans le bassin où on l'a remis, provoquer des mouvements de locomotion en approchant un corps de ses yeux; mais encore j'ai constaté qu'il évite les obstacles; etc.*“ Um dieselbe Zeit scheinen, unbekannt mit dem Vulpian'schen Re-

sultat, auch Baudelot[1]) und Renzi[2]) zu gleicher Ansicht gekommen zu sein.

Ueberlässt man unseren Fisch nun ungestörter Ruhe, sucht ihn etwa am dritten Tage wieder auf und wirft ihm nunmehr einen lebenden Regenwurm zu, so schiesst er auf denselben los, fängt ihn auf, noch während er fällt und verschlingt ihn. Solcher Regenwürmer nimmt der Fisch eine ganze Anzahl nach einander. Wirft man den Regenwurm an eine Stelle des Bassins, die zur Zeit nicht in seinem Gesichtskreise liegt, so nimmt er ihn auf, sobald er ihm zu Gesicht kommt und zwar um so sicherer, je lebhafter die Bewegungen des Wurmes sind. Wirft man ihm einen Bindfaden von etwa gleichen Dimensionen mit einem Regenwurme zu, so schiesst er ebenfalls auf denselben los, dreht aber wieder um, bevor er ihn erreicht hat oder erfasst ihn, um ihn gleich wieder fallen zu lassen.

Diese Versuche konnten ebenso am zweiten, am ersten Tage und noch kürzere Zeit nach der Operation ausgeführt werden. Nothwendige Bedingung aber ist, dass das Aquarium mit fliessendem Wasser versorgt werde. In einem solchen, welches nach dem üblichen Gebrauche nur gelüftet wurde, war der Versuch missglückt; aber gelungen nach Transferirung in fliessendes Wasser.

Was hier für die eine Gattung von Knochenfischen bewiesen worden ist, wird ohne Zweifel auch für die übrigen Knochenfische Geltung haben.

Einige Zeit nach Veröffentlichung der vorstehenden Versuche[3]) theilte Vulpian der Pariser Akademie der Wissenschaften eine ausführliche Untersuchung mit[4]), in welcher er die oben mitgetheilten Resultate in ihrem ganzen Umfange bestätigt, und zwar an Karpfen,

---

[1]) L. c. p. 106.

[2]) Renzi, Saggio di fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psichica nelle quattro classi degli animali vertebrati. Annali universali di medicina etc. Vol. 186, p. 141.

[3]) J. Steiner, Ueber das Grosshirn der Knochenfische. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1886, I, S. 5.

[4]) Vulpian, Sur la persistance des mouvements volontaires chez les poissons osseux à la suite de l'ablation des lobes cérébraux. Compt. rend. 1886, T. CII, p. 1526—1530 und: Sur la persistance des phénomènes instinctifs et des mouvements volontaires chez les poissons osseux après l'ablation des lobes cérébraux. Note complémentaire. Ibid. T. CIII, 11 Octobre 1886.

welche eben schon die Operation vier Monate überlebt hatten und die er mit Würfeln von gekochtem Eiereiweiss fütterte. Hiermit sind jene Thatsachen ohne Zweifel auf alle Knochenfische zu übertragen.

Die geschilderten Beobachtungen beziehen sich auf drei Fische, welche von mir am 31. October 1885 operirt worden waren. Davon starb der eine Anfang Januar 1886 durch einen nächtlichen Sprung aus dem Wasser, während die beiden anderen bis Mitte März lebten, um welche Zeit sie einer Pilzinfection erlagen. Die Autopsie hat in allen drei Fällen die vollständige Abtragung des Grosshirns bestätigt.

Die Thatsachen, von denen wir oben Mittheilung gemacht haben, lassen sich in jedem Falle schon in den ersten Tagen nach der Grosshirnabtragung beobachten. In späterer Zeit folgen dann mehr oder weniger deutlich und regelmässig Leistungen dieser Fische, die wir nunmehr zu schildern haben.

Trete ich an das Bassin, einem der operirten Fische gegenüber, so wendet er sogleich und schwimmt davon; ebenso wenn ich mit der Hand nach ihm greife und derlei mehr. Kurz, man sieht hier eine Empfindlichkeit auf Gesichtseindrücke, wie sie dem normalen Fische kaum eigen sind. Setzt man gleichzeitig mit dem operirten einen unversehrten Fisch ins Bassin (beide sind gleiche Zeit in Gefangenschaft) passt man eine Situation ab, in der beide dem Beobachter gegenüber sich in etwa gleichen Verhältnissen befinden und wirft ihnen einen Regenwurm zu, so wird ausnahmslos der operirte Fisch leicht die Beute erjagen, während der unversehrte Fisch fast theilnahmslos zur Seite steht. Nur unter ganz besonders günstigen Bedingungen bekommt auch dieser sein Theil.

Vier Wochen, nachdem die Fische operirt waren, in welcher Zeit sie durch täglich zugeworfene Regenwürmer ernährt wurden, verweigerte ganz plötzlich der eine die Annahme der Regenwürmer. Er zog es vor, zu hungern. Ich glaubte ihn krank. Da er aber im Uebrigen den Eindruck voller Munterkeit machte, so verfiel ich auf den Gedanken, zu prüfen, ob er vielleicht eine andere Nahrung nehmen würde. Warf ich nunmehr eine Schabe *(Periplaneta orientalis)* oder ein Stückchen Brod auf die Oberfläche des Wassers, so holte er diese neue Nahrung mit zierlicher Bewegung von der Oberfläche und konnte nunmehr von Neuem auf diese Weise gefüttert werden.

Diese Erscheinung beschloss ich zu einem neuen Versuche zu verwenden, durch welchen nämlich geprüft werden sollte, wie sich der Fisch gegen Farben verhält. Zu diesem Zweck besorgte ich mir eine Schachtel der runden Oblaten, wie sie früher zu Briefverschlüssen im Gebrauch waren. Von diesen warf ich vier weisse und nur eine rothe auf die Oberfläche des Wassers: der Fisch wählte regelmässig erst die rothe, dann die weissen. Der Versuch konnte mehrere Male wiederholt werden. Blaue, grüne oder gelbe Oblaten schienen keinen besonderen Eindruck zu machen. Dass der normale Fisch diese Fähigkeit ebenfalls besitzen müsse, ist so selbstverständlich, dass es keines besonderen Versuches darüber bedarf.

Allmälig waren die Fische zahm geworden und ich bildete mir ein, dass der Fisch einen Regenwurm direct aus der Hand nehmen müsste. Ich hielt einen solchen mit der Pincette ins Wasser: der Fisch kam langsam herangeschwommen, blieb aber vor dem Regenwurm stehen, betrachtete ihn aufmerksam, wie man an seinen Augenbewegungen sehen konnte, nahm ihn aber nicht, wie lange ich auch darauf wartete. Nun nehme ich den Regenwurm an einen längeren Faden, an dem ich ihn in das Bassin werfe: sogleich schnappt er danach und verschlingt ihn sammt dem Faden, den ich ihm aus dem Rachen herausziehen muss. Der andere von den beiden Fischen wies nach einiger Zeit ebenfalls den Regenwurm zurück, nahm aber Brod und Mehlwürmer sehr eifrig, theils von der Oberfläche des Wassers, theils vom Boden.

Endlich kann man beobachten, dass der grosshirnlose Fisch mit seinen unversehrten Genossen Zärtlichkeiten austauscht, wie es die normalen Fische gegenseitig thun. Ja, auch zwei grosshirnlose Fische spielen mit einander wie zwei gesunde Thiere [1]).

Hiermit schliesse ich die thatsächlichen Beobachtungen über die grosshirnlosen Teleostier und bemerke nur noch, dass diese Versuche an weiteren Exemplaren, welche in der Zwischenzeit operirt worden waren, wiederholt werden konnten.

---

[1]) J. Steiner, Ueber das Gehirn der Knochenfische. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1886, II, S. 1133.

§. 2.

Analyse der Versuche.

Wenn der grosshirnlose Fisch bald in Ruhe verharrt, bald aber ohne wahrnehmbare äussere Anregung zur Bewegung übergeht, so nennen wir sein Thun ein willkürliches, d. h. also das, was wir Willen nennen, ist dem Fische trotz des Verlustes seines Grosshirns erhalten geblieben. Als eindeutig objectives Zeichen dieser Function, nämlich des Willens, hat man für die cranioten Wirbelthiere ausnahmslos die freiwillige Nahrungsaufnahme betrachtet, welche wir hier ebenfalls erhalten sehen. Es folgt daraus, dass bei den Teleostiern der Wille nicht an das Grosshirn, sondern an das Mittelhirn gebunden ist (das allein hierbei in Frage kommen kann). Zugleich erfahren wir, dass die Knochenfische, da sie ohne Grosshirn spontan ihre Nahrung finden, in diesem Zustande unbeschränkte Zeit weiter leben können. Die entgegenstehenden Ansichten von Renzi und Ferrier[1]), welche ihre grosshirnlosen Fische Hungers sterben lassen, treffen nicht den wahren Sachverhalt. Indess steht unser Resultat in vollem Gegensatz zu dem Verhalten der höher stehenden Wirbelthiere, welche des Grosshirns beraubt vor Hunger sterben, trotz aller Nahrung, die man ihnen vorsetzt.

Das Verlangen nach Wechsel in der Nahrung zeigt uns den grosshirnlosen Fisch im Besitze einer Qualität, welche man durchaus als „Geschmack“ bezeichnen muss. Wir können dieser Auffassung nicht aus dem Wege gehen etwa durch die Annahme, dass die erste Nahrung den Magen, ganz local, irritirt. Mag dem selbst so sein, so muss der Fisch davon eine solche Empfindung haben, dass der blosse Anblick dieser Nahrung ihn vor derselben warnt und ihn hindert, die locale Irritation des Magens nochmals zu versuchen. Wie man die Sache aber auch ansehen mag, so wird man immer auf das Vorhandensein eines sensiblen Elementes zurückkommen, welches sich der

---

[1]) D. Ferrier, Die Functionen des Gehirns, übersetzt von Obersteiner. Braunschweig 1879, S. 40.

Geschmacksempfindung an die Seite stellen müsste. Mehr lässt sich und soll auch nicht gefolgert werden.

Derselben Beurtheilung unterliegt die Auswahl der farbigen Nahrung: wenn das roth gefärbte Stück regelmässig vorgezogen wird, so müssen wir schliessen, dass die rothe Färbung dem Fische einen besonders starken Eindruck, eine besonders lebhafte Empfindung erregt und das würde nichts Anderes bedeuten können, als dass der Fisch „roth“ sieht.

Die Auffassung des Unterschiedes zwischen dem Bindfaden und dem Regenwurm zeigt uns, allgemein ausgedrückt, eine beträchtliche Leistung an Intelligenz, deren Maass sich noch erhöht durch die Sicherheit, mit welcher der grosshirnlose Fisch die durch die Pincette gereichte, sonst sehr beliebte Beute zurückweist, obgleich er durch dieselbe angelockt wird.

Nehmen wir alle diese Thatsachen zusammen, so sehen wir, dass Qualitäten, welche sämmtlich sonst nur dem Grosshirn eigenthümlich sind, bei den Knochenfischen nicht diesem Hirntheil, sondern dem Mittelhirn zukommen und dass für das Grosshirn der Knochenfische gar keine Leistung übrig bleiben würde.

Indess haben wir eine Beobachtung, die sehr regelmässig wiederkehrt, bisher ganz unberücksichtigt gelassen, nämlich die Thatsache, dass der grosshirnlose dem unversehrten Fische, welcher mit jenem bisher die sonst gleichen Bedingungen der Gefangenschaft getheilt hat, im Fangen der Nahrung überlegen ist. Dieses Verhalten stellt sich dar als eine höhere Erregbarkeit des grosshirnlosen Fisches und ich war geneigt, diese erhöhte Erregbarkeit abzuleiten von der Anlegung des Gehirnquerschnittes — in Analogie zu dem gleichen Vorgange bei Anlegung eines Querschnittes an einem peripheren Nerven. Diese Auffassung wäre gewiss annehmbar, aber jener Zustand ist dauernd mehrere Monate beobachtet worden, d. h. noch zu einer Zeit, wo eine Ausheilung der Schnittwunde schon eingetreten sein muss.

Wir müssen uns deshalb nach einer anderen Erklärung umsehen, und da kommt man auf den Gedanken, dass diese geringere Erregbarkeit des unversehrten Fisches nichts Anderes ist, als ein grösseres Maass an Vorsicht. Damit würde dem Grosshirn eine höchste Leistung an Intelligenz verblieben sein, durch welche der unversehrte

Fisch draussen im Kampfe ums Dasein sicherer vor Gefahren geschützt wäre und auf längere Erhaltung der Art zu rechnen hätte, als der andere des Grosshirns beraubte Fisch. Diese Auffassung führt aber weiter zu der Folgerung, es müsse das Grosshirn ehemals auch die anderen, jetzt dem Mittelhirn gehörigen Qualitäten, wie spontane Nahrungsaufnahme u. s. w., besessen und aus irgend einem Grunde an das Mittelhirn abgegeben haben.

Wenn dem so ist, dann sehen wir das Grosshirn der Teleostier im Zustande functioneller Reduction, was sehr wohl mit dem anatomischen Zustande desselben übereinstimmen würde, von welchem wir nach Rabl-Rückhard wissen[1]), dass demselben der dorsale Mantel fehlt, ebenfalls ein Hinweis auf anatomische Reduction. Diese Ansicht würde weiterhin mit der Morphologie übereinstimmen, insofern als die Teleostier auch sonst noch andere Merkmale der Reduction zeigen.

Indess ist das Fehlen des dorsalen Mantels nicht die Ursache des Ausfalles der Functionen des Grosshirns, sondern nur ein Merkmal der Reduction, wie wir später zeigen werden, und es bleibt immer sehr auffallend und einer besonderen Untersuchung werth, dass das Mittelhirn Functionen übernehmen kann, welche bei den höheren Thierclassen ausschliesslich einem specifischen Organe, dem Grosshirn, zukommen. Wir können dafür ein Verständniss erst gewinnen, wenn wir uns eingehender mit dem Gehirn der Haifische beschäftigt haben werden.

§. 3.

Abtragung der Decke des Mittelhirns.

Unter der Decke des Mittelhirns verstehe ich die nach Reinlegung des Gehirns sichtbare Oberfläche des Mittelhirns. Wenn man dieselbe mechanisch reizt, am besten, indem man sie mit einem kleinen feinen Schwämmchen betupft, so beobachtet man sehr deutliche Augenbewegungen. Es kann wohl sein, dass man je nach Reizung der einen

[1]) Rabl-Rückhard, Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde. Archiv f. Anatomie von His und Braune. 1883. S. 279 bis 322.

oder anderen Seite das rechte oder linke Auge in Bewegung zu setzen vermag, aber es ist mir nicht gelungen, den Reiz hier in genügender Weise zu localisiren.

Die Abtragung der Decke geschieht mit Hülfe der Bajonnetscheere, wobei keine Zuckungen auftreten, auch nicht auftreten dürfen; ich verschliesse die Hirnhöhle wieder, setze den Fisch ins Wasser und finde seine Bewegungen ganz normal. Was aber sogleich auffällt, das ist einmal sein Bestreben an der Wand des Bassins zu bleiben und an dieser entlang zu laufen. Hat man ihn andererseits von der Glaswand weg in die Mitte gebracht, so stösst er dann deutlich gegen die Wand an. Kurz, der Fisch macht den Eindruck vollkommener Blindheit. Da dieser Defect bleibend ist und viele Tage nach der Operation in gleicher Weise besteht, so können wir in die Decke des Mittelhirns das Sehcentrum verlegen. Es ist das nur eine Bestätigung bekannter Dinge, welche wir namentlich durch Baudelot[1]) u. A. schon längere Zeit kennen.

Die Bewegungen der Augen haben nach Abtragung der Mittelhirndecke nicht aufgehört, sondern bestehen weiter, wie bei unversehrter Decke.

Ich möchte nochmals hervorheben, dass Abtragung der Mittelhirndecke niemals Bewegungsstörungen hervorruft, im Gegensatz zu Ferrier, welcher nach Verletzung der Oberfläche Unregelmässigkeit der Bewegung gesehen hat[2]). Das wird stets nur dann der Fall sein, wenn man die Oberfläche überschreitend an die Basis gelangt ist.

§. 4.

Abtragung des Kleinhirns.

Bei der ansehnlichen Grösse, welche das Kleinhirn der Fische besitzt, sollte man wesentliche Aufschlüsse über die vielbestrittenen Functionen dieses Hirntheils zu gewärtigen haben, und in diesem Sinne hatte ich beim Kleinhirn des Frosches auf die Fische hingewiesen.

---

[1]) L. c. p. 106.
[2]) L. c. p. 83.

Diese Voraussetzung bestätigt sich, wie ich gleich vorausschicken will, nurmehr in negativer Weise.

Das Kleinhirn ist vielleicht derjenige Hirntheil, welcher die meiste Veranlassung zu Irrthümern gegeben hat, denn sein eingekeilter Sitz zwischen den empfindlichsten Theilen des Gehirns, dem Mittelhirn und dem Nackenmark, eröffnen unvorsichtigen Manipulationen eine reiche Fehlerquelle. Wenn man seine Oberfläche vorsichtig mit einem kleinen Schwämmchen tupft, ohne die Mittelhirndecke zu berühren, oder ohne das untenliegende Nackenmark zu erreichen, so sieht man nicht die geringste Reaction. Der elektrische Strom leistet hier methodisch interessante Dienste, insofern man bei Reizung der Kleinhirnoberfläche, nahe der Mittelhirndecke, Augenbewegungen bekommt, wie bei Reizung der Mittelhirndecke, während die Reizung des Kleinhirns selbst resultatlos verläuft. Es sind demnach alle gegentheiligen Angaben über die Folgen der Kleinhirnreizung zu corrigiren.

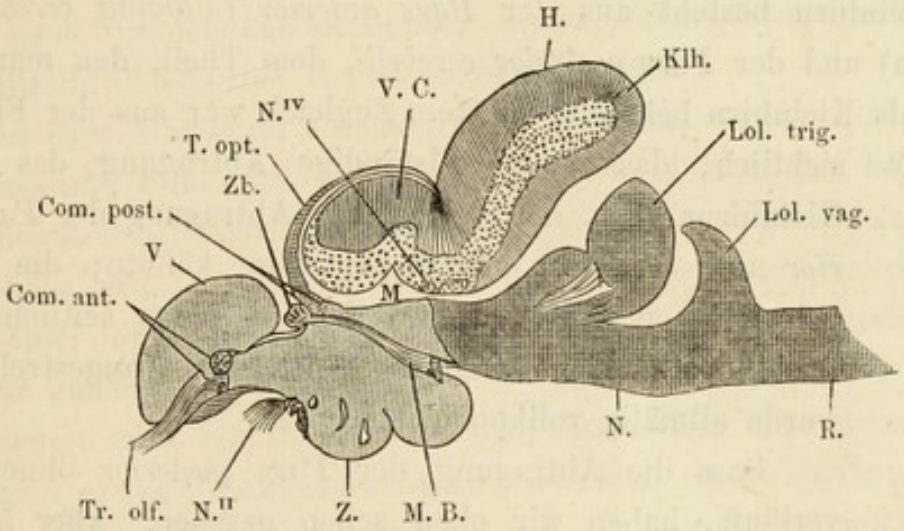
Fig. 7.

Die Abtragung des Kleinhirns hat sich zu beschränken auf den frei herausragenden Theil desselben. Ich mache die Abtragung so, dass ich nach Eröffnung der Schädelhöhle und Abtupfen des Fettes, den nebenbei in Fig. 7 abgebildeten Haken vorsichtig von hinten nach vorn derart unter das Kleinhirn schiebe, dass letzteres auf dem Haken ruht. Darauf erfolgt die Abtragung so, dass ich den Meissel mit der rechten Hand in die Grenze von Mittel- und Kleinhirn versenke, bis ich auf den mit der linken Hand gehaltenen Haken treffe. Die Abtragung darf von keiner Zuckung begleitet sein. Der Erfolg ist ein negativer, wie ihn Vulpian und Baudelot schon richtig beschrieben haben. Ich citire den ersteren[1]): „....*que l'ablation du cervelet, pratiquée chez une Carpe ou une Tanche, ne détermine non plus aucune modification reconnaissable des mouvements de translation. Ces poissons nagent, après l'opération, comme ils le font dans l'état normal. Mais il faut que l'en se borne à enlever la partie libre du cervelet, celle qui forme un renflement en forme de mamelon: pour peu que l'instrument se rapproche des pédoncules de l'organe, et surtout si ces pédoncules sont coupés ou blessés dans le point où ils se détachent*

[1]) L. c. p. 639.

de la moëlle allongée, on provoque aussitôt un trouble considérable des mouvements.“ Wenn die Dinge aber so stehen, so ist auch durch Vulpian das Problem der Kleinhirnfunction für die Fische weder in dem einen noch in dem anderen Sinne gelöst, denn die von ihm beobachteten Störungen in den Bewegungen haben eine aussergewöhnliche Aehnlichkeit mit jenen, welche man nach Verwundung des Nackenmarkes erhält. Ein Fortschritt war hier nur dann zu erzielen, wenn es gelingen könnte, das Kleinhirn ganz distinct mit seinen Wurzeln aus der Hirnmasse herauszuschälen. Aber die Schwierigkeiten schienen unüberwindlich. Indess machte ich im Mittelhirn fol-

Fig. 8.



T. opt. Tectum opticum, *M.* Mittelhirn, *V. C.* Valvula cerebelli, *Klh.* Kleinhirn.

gende Erfahrung: Wenn man die Mittelhirndecke abträgt, so gelangt man in die Mittelhirnhöhle, in welcher man, wie die Autoren schon beschrieben haben, auf zwei Höcker (*Tubercula*) stösst, welche concentrisch zu der Mittelhirndecke liegen. Diese Höcker glaubte man der Basis angehörig und mit ihr verwachsen. Ich hatte aber wiederholt während des Operirens den Eindruck, dass sie in ihrer Höhle nicht fest wären, sondern flottiren könnten. In der That zeigte sich bei näherer Untersuchung, dass man mit ganz kleinen, an einer Pincette befestigten Schwämmchen durch Streichen von vorn nach hinten sie aus der Höhle so herausheben kann, dass sie nur noch hinten mit dem Kleinhirn in Zusammenhang blieben, mit welchem sie gemeinschaftliche Wurzel zu haben schienen. Als ich eben daran war, durch An-

fertigung von Längsschnitten durch das Gehirn eines Fisches mir über das Verhältniss Klarheit zu verschaffen, kam mir die Arbeit von Mayser in die Hände[1]), aus welcher ich erfuhr, was mir zu wissen nothwendig war.

Die Fig. 8 (a. v. S.), eine Copie aus Mayser's Arbeit, zeigt zunächst, was ich schon gesehen hatte, dass die Tubercula des Mittelhirns eine Befestigung nur nach hinten haben und ferner, dass sie mit dem Kleinhirn ganz eng zusammenhängen. Im Text erklärt Mayser auf Grund mikroskopischer Untersuchung ganz direct, dass die Tubercula nichts Anderes als Kleinhirn sind, dass also unsere bisherige Kenntniss des Kleinhirns durchaus mangelhaft war und dass das Kleinhirn besteht aus der *Pars anterior* (*Valvula cerebelli* der Autoren) und der *Pars posterior cerebelli*, dem Theil, den man bisher allein als Kleinhirn behandelt hatte. Zugleich war aus der Figur ersichtlich, dass eine vollständige Abtragung des ganzen Kleinhirns, d. h. die gleichzeitige Abtragung der *Pars anterior* und *posterior* ausführbar sein könnte; die grösste Schwierigkeit liegt da, wo das Kleinhirn seitlich an die Basis des Gehirns angeheftet ist. Das angestrebte Ziel wurde allmälig vollkommen erreicht.

Fig. 9.

Dass die Abtragung der *Pars posterior* ohne Folgen verläuft, haben wir oben schon gesehen. Aber auch die Abtragung des freien Theiles der *Pars anterior* verläuft ohne Bewegungsstörungen, und ebenso resultatlos verläuft die gleichzeitige Abtragung der *Pars anterior* und *posterior*, soweit sie hervorragen unter Schonung des Pfeilergewölbes, welches die beiden Theile mit einander verbindet. Der Weg unter dem Pfeilergewölbe ist frei und führt aus der Höhle des Mittelhirns auf die Oberfläche des Nackenmarks; hier müsste ein passendes Messer eingeführt werden, mit welchem es gelingen könnte, die Pfeiler selbst auf beiden Seiten in ihrer Wurzel zu durchschneiden und somit das ganze Gewölbe aus seiner Verbindung herauszulösen. Dieses gelingt in der That mit Hülfe eines geknöpften, sichelförmigen Messerchens,

[1]) P. Mayser, Vergleichend anatomische Studien über das Gehirn der Knochenfische mit besonderer Berücksichtigung der Cyprinoiden. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie. Bd. 36, 1881, S. 259 bis 367.

wie man es in der Fig. 9 in natürlicher Grösse abgebildet sieht. Nachdem in der oben angegebenen Weise die *Pars posterior*, hierauf die *Pars anterior* abgetragen waren und man die Höhle des Mittelhirns mit ganz kleinen Schwämmchen vorsichtig von Flüssigkeit gesäubert hatte, gelingt es, jenes Messerchen in flacher Lage unter der Mitte des Pfeilergewölbes durchzuführen und zunächst den rechten, darauf durch Umlegen des Messers auch den linken Pfeiler an der Wurzel zu durchschneiden: das ganze Gewölbe fällt nunmehr von selbst heraus und wird mit der Pincette aus der Hirnhöhle entfernt. Die ganze Operation geht ohne jede Zuckung des Thieres vor sich und was an Gehirn bleibt, kann man sich leicht nach Fig. 8 vorstellen: es ist eine vollkommene Hohlschale, welche, abgesehen vom Grosshirn, aus Mittelhirnbasis und Nachhirn gebildet wird.

Bei dieser äusserst complicirten Operation, welche viel Zeit und die äusserste Ruhe des Thieres verlangt, zeigt sich der hohe Werth der künstlichen Respiration, ohne welche diese Operation unausführbar ist. Aber ebenso unerlässlich ist der vollkommene Verschluss der Hirnhöhle, ohne welchen hier erst recht kein Resultat zu erzielen wäre, wie wir gleich sehen werden.

Bringt man nämlich so operirte Fische ins Wasser zurück, so pflegen einige derselben ganz normal zu schwimmen. Andere aber liegen auf dem Rücken mit völlig guter Athmung; indess nur für kurze Zeit, denn nach $^1/_4$ bis $^1/_2$ Stunde erholen auch diese sich und schwimmen ganz äquilibrirt.

Wenn man solche Fische etwas näher betrachtet, so findet man, dass sie während der Bewegung, die eine durchaus normale Locomotion ist, ganz leicht seitlich schwanken. Je besser die Operation geglückt ist, um so geringfügiger sind diese Schwankungen; sie stehen auf derselben Stufe mit jenen geringfügigen seitlichen Schwankungen, welche man bei Fischen beobachtet, denen sämmtliche Flossen angeleimt worden sind. Stehen diese Fische auf dem Grunde, so ist nichts Abnormes an ihnen zu bemerken. Dass sie blind sein müssen, möge der Vollständigkeit halber noch erwähnt sein; fehlt ihnen doch mit der Decke des Mittelhirns das Sehcentrum.

§. 5.

Analyse der Versuche.

Das feste Stehen auf dem Boden spricht für die Integrität der Innervation des Gleichgewichtsapparates, wie für jene des Bewegungsapparates die normalen Locomotionen. Die seitlichen Schwankungen sind so geringfügig, dass man sie wohl nicht in Rechnung setzen kann, um so weniger, als sie bei voller Ausheilung gewiss ganz verschwinden würden. Letztere ist allerdings nicht gelungen, denn es glückt nicht, die Fische länger als einen Tag am Leben zu erhalten, aber man beobachtet doch, dass stärkere seitliche Schwankungen mit der Erholung sich schon auf jenes Minimum reduciren. Wir schliessen daher, dass das Kleinhirn der Fische keine wesentliche Beziehung zum Bewegungs- oder Gleichgewichtsmechanismus besitzt; wenigstens soweit es sich um gröbere Anforderungen an das Gleichgewicht handeln würde. Endlich noch folgende Bemerkung: Die Augenbewegungen, welche, wie oben bemerkt, von einigen Autoren auch in Beziehung zum Kleinhirn gebracht worden sind, verschwinden nach totaler Abtragung des Kleinhirns nicht.

§. 6.

Abtragung der Mittelhirnbasis.

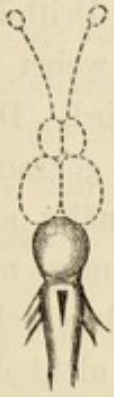
Wir haben schon beim Frosch gesehen, dass die symmetrische Abtragung des Mittelhirns nicht ohne Schwierigkeiten auszuführen ist. Dieselben sind beim Fische noch grösser, weil die Athemnerven neben demselben nach vorn ziehen und man durch deren Läsion die Athmung auslöscht, wenn man, wie dort angegeben, ein Messer benutzt, welches die ganze Breite des Schädelinneren ausfüllt, um in einem Zuge schneiden zu können. Wenn man aber die Uebergangsstelle vom Nackenmark zum Mittelhirn betrachtet, so findet man diese viel schmäler, als das darauf folgende Mittelhirn. Hier kann man ein Messerchen so einführen, dass es, wie beim Frosch, mit einem Zuge das ganze Mittelhirn

abtrennt, ohne die Athemnerven zu treffen, welche weiter nach aussen der inneren Schädelwand anliegen. Das Messerchen ist in der Fig. 10 abgebildet, es hat stumpfe Seiten. Die Abtragung ist eine totale; Fig. 11 zeigt den Rest des im Schädelraume verbliebenen Gehirns.

Die Folgen dieser Abtragung sind sehr schwere: der Fisch liegt auf der Seite oder auf dem Rücken, ohne Bewegungen zu machen; die Flossen hängen schlaff am Leibe. Er athmet aber ganz regelmässig und macht auf Reiz Locomotionen. Das Resultat ist sehr prägnant; ich habe indess noch hinzuzufügen, dass die Flossen trotz ihrer Schlaffheit und Unthätigkeit nicht gelähmt sind, da sie sich aufrichten, wenn man den Fisch reizt; freilich nicht coordinirt, sondern bald die eine, bald die andere u. s. w.

Fig. 10.

Fig. 11.



Hiernach ist das Resultat Ferrier's, obgleich seine Beobachtungen seiner Beschreibung entsprechen mögen, unrichtig, wenn er bemerkt, dass nach jener Abtragung „die Aequilibration und Locomotion" unmöglich sind [1]). In Wahrheit trifft das also nur für die Aequilibrirung zu. Andere Autoren, wie Flourens, Baudelot, Vulpian etc. sprechen ebenfalls von schweren Bewegungsstörungen, unter denen allerdings Zwangsbewegungen eine grosse Rolle spielen. Wir wissen aus unseren Untersuchungen am Frosche, dass dieselben stets Folge asymmetrischer Verletzung sind. Wenn sie also da auftreten, wo man symmetrische Verletzungen hat anbringen wollen, so sind diese Versuche nicht zu verwenden.

Trägt man symmetrisch das Mittelhirn theilweise ab, also z. B. nur die Hälfte, so sind die darauf folgenden Störungen principiell die gleichen, wie nach totaler Mittelhirnabtragung, und nur der Quantität nach geringer; im Allgemeinen sind die Störungen um so grösser, je mehr vom Mittelhirn abgetragen wird. Aber stets ist es vor Allem die Aequilibrirung, welche gefährdet ist, während die Locomotion allmälig beeinträchtigt, indess niemals vollständig aufgehoben wird.

---

[1]) L. c. p. 83.

Besonders hervorheben muss ich hier die symmetrische Abtragung etwa des vordersten Drittels des Mittelhirns. Es hat nämlich in den vordersten Punkt der Mittellinie des Mittelhirns Christiani ein besonderes Coordinationscentrum verlegt[1]), weil er nach Ausstanzung dieser Stelle mit dem Locheisen den Fisch sein Gleichgewicht hat verlieren und auf dem Rücken schwimmen sehen. An der Richtigkeit dieser Beobachtung ist gar nicht zu zweifeln; trotzdem aber enthält sie einen Irrthum, denn nichts ist hier ungeeigneter als die Handhabung des Locheisens, wozu dann weiter als neue und schwere Schädigung der freie Verkehr des Wassers mit dem schon lädirten Gehirne tritt, so dass eine Erholung vollkommen ausgeschlossen ist.

Ich trage symmetrisch knapp das vorderste Drittel des Mittelhirns ab (worüber eine der Hirnfiguren orientirt), wobei stets der von Christiani angegebene Punkt mit getroffen wird. Die Hirnhöhle wird wieder geschlossen und der Fisch ins Wasser gebracht. Zunächst liegt er auf der Seite oder auf dem Rücken; allmälig aber erholt er sich und nach ca. $^1/_2$ Stunde schwimmt er vollkommen normal umher. Natürlich ist er blind, denn die *Nn. optici* sind durchschnitten. Von jenem Coordinationscentrum kann also in Zukunft nicht die Rede sein.

Ich wiederhole: Die Abtragung des Mittelhirns erzeugt eine tiefe Schädigung der Beweglichkeit des Fisches, aber sie hebt die Locomotion nicht auf, zu deren Anregung allerdings der Contact mit dem umgebenden Wasser nicht mehr ausreicht, vielmehr mechanische Reize nothwendig sind, welche auf die Haut einwirken.

Will man sich von der Richtigkeit dieses Satzes noch vollständiger überzeugen, so thut man gut, unsere gewöhnlichen Fische bei Seite zu lassen und sich an den Aal zu wenden, dessen Meisterung freilich etwas schwieriger ist, der aber in Folge seiner grossen Resistenz dafür um so bessere Resultate liefert. Um ihn zu halten, ist es vortheilhaft, ihn erst in Sägespänen zu wälzen, dann mit einem Tuche zu fassen und ohne künstliche Respiration zu operiren. Man durchschneidet die Haut über dem Schädel, trägt die Muskeln ab, ebenso mit einer

[1]) Vergl. M. Traube-Mengarini, Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Fischgehirns. Archiv für Physiologie von Du Bois-Reymond. 1884, S. 553 bis 565.

kleinen Knochenzange die Schädeldecke. Nach Abtragung des Mittelhirns näht man die Haut über dem Schädel so zu, wie wir es bei den Fellen unserer Säugethiere zu thun pflegen. Dieser Aal athmet regelmässig, macht deutliche Locomotionen auf mechanische Reizung und hat das Bestreben, seine Normallage einzunehmen, wenn man ihn aus derselben entfernt hat.

§. 7.

Das Nackenmark.

Wenn man die frei hervorragende hintere Partie des Kleinhirns (*Pars posterior cerebelli*) abträgt, so erwartet man die Vertiefung der Rautengrube zu finden. Bei den Fischen ist das Verhältniss etwas anders, denn man stösst auf keine Vertiefung, sondern im Gegentheil auf eine Anzahl von Hervorragungen, welche von den französischen Autoren als „*lobes supéro-posterieurs*“, bezeichnet werden. Die Grösse derselben ist sehr verschieden; sehr gross sind sie bei den Karpfen. An unserem *Squalius cephalus* sind sie klein und das ganze Verhältniss so, dass man, am besten nach völliger Abtragung des ganzen Kleinhirns (auch seines Mittelhirnbetrages), die Rautengrube von einem Bändchen von Nervensubstanz als Brücke überspannt findet, dessen Mitte ein kleines Knötchen krönt (*Lobus impar*). Man kann von der Mittelhirnhöhle unter dieser Brücke in die Rautengrube gelangen: das ist offenbar der *Aquaeductus Sylvi*.

Es handelt sich nunmehr darum, zu bestimmen, welchen Functionen diese Brücke dient. Ich führe unter dieselbe das schon oben benutzte sichelförmige Messer und trenne ihre rechtsseitige Verbindung mit dem Nackenmark: es steht die Athmung auf der rechten Seite still, während sie auf der linken Seite ungestört weitergeht. Trennt man in einem anderen Falle die linksseitige Verbindung, so tritt dasselbe Ereigniss auf jener Seite ein. Trägt man die Brücke vollständig ab, so steht die Athmung beiderseitig still: das Thier ist todt. Durchschneidet man mit einer feinen Scheere die Brücke gerade in der Mitte, so tritt gar keine sichtbare Störung der Athembewegungen auf.

Wir haben es zweifellos mit dem Athmungscentrum zu thun. Was dasselbe hier aber interessant macht, ist der Umstand, dass es im Gegensatze zu den übrigen Wirbelthieren (wenigstens soweit mir bekannt), vom Nackenmark losgelöst, ein vollkommen isolirtes Organ darstellt. Dieses Verhältniss ist jedenfalls sehr geeignet, den Zweifeln über die selbständige Existenz eines Athmungscentrums ein Ende zu bereiten.

Ich hatte diese Thatsachen in der hier vorgeführten Weise festgestellt, ohne zu wissen, dass auch Flourens[1]) und Vulpian[2]) sie schon gekannt haben. Aber sie scheinen, wenigstens in Deutschland, unbekannt geblieben zu sein, denn in den vielen Discussionen, welche namentlich in den letzten Jahren über den Sitz und Werth des Athmungscentrums im Nackenmark geführt worden sind, ist dieser Thatsachen nirgend Erwähnung geschehen.

Meine Darstellung stimmt so sehr mit der von Flourens überein, dass ich ebenso gut auch die seinige hierher hätte setzen können. Ich will es noch thun mit einem Satze, in dem wir scheinbar differiren, in der That aber ebenso übereinstimmen. Der scheinbare Gegensatz erklärt sich wohl durch weniger gute Schneideinstrumente. Flourens schreibt nämlich: *„Sur un sixième carpe, je me bornai à fendre longitudinalment le tubercule médian: sur-le-champ les deux opercules se fermèrent et furent frappés d'immobilité. Cette immobilité complète des opercules dura cinq on six minutes; puis de faibles mouvements reparurent et survécurent même pendant assez longtemps.“*

Dieses détachirte Athmungscentrum gestattet uns durch einen Querschnitt hinter dem *Lobus impar* eine Abtrennung der vordersten Abtheilung des Nackenmarkes, ohne die Athembewegungen zu stören. Der Erfolg ist das Aufhören jeder Locomotion; mechanische Reizungen geben nichts weiter als Zuckungen, namentlich des Schwanzes.

Dieser Versuch, am *Squalius cephalus* ausgeführt, giebt insofern zu Bedenken Veranlassung, als die Depression nach Mittelhirnabtragung schon so gross ist, dass man von einer Durchschneidung innerhalb des Nackenmarkes nicht viel zu erwarten hat. Wir machen deshalb einen solchen Versuch ebenfalls am Aal. Sein Nackenmark ist so

[1]) L. c. p. 431.
[2]) L. c. p. 835.

glatt, wie das des Frosches: jene isolirten Lobi sind nicht vorhanden. Ein Querschnitt durch die Mitte des Nackenmarks lässt die Athmung bestehen, hebt die Locomotion aber vollkommen auf.

Eine besondere Untersuchung über das Rückenmark des Aales folgt in einem späteren Capitel.

§. 8.

Analyse der Versuche im 6. und 7. Paragraphen.

Aus der Thatsache, dass der Knochenfisch nach Abtragung des Mittelhirns noch Locomotionen macht, welche aber verschwinden, wenn man den vorderen Theil des Nackenmarkes zerstört, folgt unmittelbar, dass dort ein Locomotionscentrum liegen muss. Dieselben Betrachtungen, welche wir beim Frosche angestellt haben, führen aber weiter zu der Erkenntniss, dass die schweren Störungen, welche nach Mittelhirnabtragung auftreten, sich genügend erklären lassen aus der Zerstörung der im Mittelhirn landenden sensiblen Anregungen, welche unter normalen Verhältnissen dem Locomotionscentrum von dort zugetragen werden. Da wir in das Mittelhirn also kein weiteres Bewegungscentrum zu verlegen haben, so bleibt das Locomotionscentrum im Nackenmarke das einzige Locomotionscentrum des ganzen Körpers. Was die sensiblen Elemente betrifft, welche wir in der Mittelhirnbasis zu suchen haben, so sind es, wie beim Frosch, zunächst die Sinnesempfindungen der Haut, denn der adäquate Reiz für die Fischhaut, das Wasser, wirkt nach Abtragung des genannten Hirntheiles nicht mehr erregend und Locomotionen erfolgen jetzt nur noch auf mechanischen Reiz. Ferner haben wir dort auch die Endstation oder das Centrum für die Muskel- und Gelenkempfindungen zu suchen, welchen wir die Erhaltung des Gleichgewichtes anvertraut haben, denn diese Function verschwindet vollständig, wenn die Mittelhirnbasis entfernt ist.

Wie beim Frosch, so ist auch beim Fisch zwischen Nackenmark und Mittelhirnbasis keine anatomische Grenze vorhanden, welche wir aber, die gefundenen Thatsachen streng analysirend, für unsere physiologischen Zwecke haben ziehen müssen. Allerdings haben wir schon beim Frosche uns vorbehalten, diese Grenze wieder aufzuheben, wenn

weitere Beobachtungen dazu führen sollten. An diesem Punkte sind wir jetzt angelangt, und es ist keine Eliminirung eines Irrthums, sondern eine fortgeschrittenere Stufe unserer Erkenntniss, wenn wir, dem Nackenmarke seine ersten und einfachsten natürlichen Erregungsquellen zurückgebend, auch physiologisch wieder Nackenmark und Mittelhirnbasis mit einander verbinden: Wir werden demnach in Zukunft unter dem allgemeinen Locomotionscentrum begreifen, die locomotorischen Elemente des Nackenmarkes sammt den sensiblen Elementen der Mittelhirnbasis, soweit sie dem Centrum die Anregungen der Haut, der Muskeln und Gelenke zuführen. Diese Abgrenzung ist natürlich wieder nur eine physiologische.

Von dem analogen Locomotionscentrum im Nackenmark des Frosches[1]) haben wir durch zweckmässige Versuche bewiesen, dass es eine höhere Erregbarkeit besitzt, als die Reflexcentren des Rückenmarkes. Parallele Versuche am Fische lassen sich nicht machen, aber derselbe Schluss folgt hier ohne Versuch aus folgenden Betrachtungen.

Wir hatten das Locomotionscentrum definirt als ein Centrum, in welchem sämmtliche Muskeln des Skelettes zu zweckmässigen Bewegungen, in erster Linie zur Ortsbewegung, zusammengefasst werden. Wenn z. B. ein Frosch einen Sprung macht, so kann man mit vieler Sicherheit beobachten, ob es sich um eine solche coordinatorische Zusammenfassung der passenden Muskeln handelt oder nicht: Wenn ein Fisch die für die Locomotion nöthige coordinatorische Bewegung nur einmal machen würde, so wäre es sehr fraglich, ob das eine Locomotion ist. In der That sehen wir, dass, wenn der Fisch auf äussere Anregung hin Locomotionen macht, es stets eine Anzahl auf einander folgender locomotorischer Stösse sind, d. h. ein Reiz giebt nicht eine

[1]) Bei Abschluss des Manuscriptes dieser Schrift ist aus dem physiologischen Institut von Professor Goltz in Strassburg eine vorläufige Mittheilung von Dr. Schrader erschienen, welche jenes allgemeine Bewegungscentrum des Frosches widerlegt zu haben glaubt. Ich kann auf diese Arbeit erst eingehen, wenn die ausführliche Mittheilung uns vorliegen wird. Indessen will ich hier schon bemerken, dass im Verlaufe unserer Darstellung dem Leser mehrfache neue und eindeutige Beweise für das Vorhandensein des allgemeinen Bewegungscentrums i. e. der im Gehirn gelegenen führenden Metamere aller Wirbelthiere werden vorgestellt werden.

Bewegung, sondern stets eine Reihe von Bewegungen. Bei der Erregung des Rückenmarkes erhalten wir auf einen Reiz in der Regel nur eine einmalige Bewegung, woraus folgt, dass das Locomotionscentrum des Nackenmarkes eine höhere Erregbarkeit hat, als die Centren des Rückenmarkes sie besitzen [1]).

Uebrigens kommt eine im Ludwig'schen Laboratorium von Sirotinin ausgeführte Arbeit auf ganz anderem Wege für den Frosch zu dem gleichen Resultate [2]). In derselben heisst es (S. 175): „In zweierlei Weise unterscheiden sich die Folgen des Angriffs auf das verlängerte von denen auf das Rückenmark: Die Dauer der latenten Reizung ist eine grössere, und ein noch so vorübergehender Einstich ruft statt der einmaligen eine öfter wiederholte Bewegung der Glieder hervor"; d. h. aber nichts Anderes, als die höhere Erregbarkeit des Nackenmarkes, welche ich für den Frosch auf ganz anderem Wege schon vor zwei Jahren nachgewiesen habe.

---

[1]) Ich möchte die Gelegenheit benutzen, um einem Missverständnisse zu begegnen, auf welches ich nicht vorbereitet war. Ich habe beim Frosch das allgemeine Bewegungscentrum ein Locomotionscentrum genannt, im Gegensatz zu den Reflexcentren des Rückenmarkes. Man hat da und dort schliessen zu müssen gemeint, dass die Thätigkeit dieses Locomotionscentrums keine reflectorische, sondern eine willkürliche sein sollte. Das ist ein Irrthum: es kann sich meiner ganzen Darstellung und dem ganzen Zusammenhange nach nur um nicht willkürliche, also um reflectorische Bewegungen handeln. Nur ist in diesem Falle die reflectirte Bewegung eine Ortsbewegung, d. h. eine Bewegung des Körpers in toto, was mir ein wesentlicher Unterschied zu sein scheint, gegenüber den reflectirten Bewegungen des Rückenmarkes, welche nur Bewegungen einzelner Glieder oder Muskeln repräsentiren. Ich hoffe damit für die Zukunft allen solchen Zweifeln ein Ende bereitet zu haben.

[2]) W. Sirotinin, Die punktförmig begrenzte Reizung des Froschrückenmarkes. Archiv f. Physiologie von Du Bois-Reymond. 1887, S. 154 bis 177.

Drittes Capitel.

Das Centralnervensystem des *Amphioxus lanceolatus.*

§. 1.

Historische Notizen.

Das lebhafte Interesse, welches die Biologie an dem *Amphioxus lanceolatus* seit einer Reihe von Jahren bethätigt, rechtfertigt wohl an dieser Stelle einige historische Notizen über seine Entdeckung und die Auffindung seiner charakteristischen Merkmale.

Das kleine Thier wurde zuerst im Jahre 1778 von Pallas beschrieben[1]), welcher es aus dem Meere von der englischen Küste her (von Cornwall) erhalten hatte. Dieser Forscher hielt es für eine Schnecke und gab ihm dem Namen *Limax lanceolatus.* Lebend sah es zuerst im Jahre 1834 der Neapolitaner Costa, welcher es im Sande des Posilipp bei Neapel aufgefunden hatte. Derselbe erkannte seine Verwandtschaft zu den Cyclostomen und gruppirte es mit dem Namen *Branchiostoma lubricum* unter die Fische[2]). Im Jahre 1836 bekam Yarrell ein Exemplar zur Untersuchung; er fand zuerst die *Chorda dorsalis* und sicherte damit seine Stellung unter den Wirbelthieren. Von da ab führte er den Namen *Amphioxus lanceolatus*[3]). Es folgen darauf Arbeiten von H. Rathke[4]) und Goodsir[5]). Im Herbst 1841 machte Joh. Müller mit Retzius eine Reise nach Norwegen, wo der *Amphioxus lanceolatus*

[1]) Spicilegia Zoologica, Fasc. X, p. 19.
[2]) Fauna del Golfo di Napoli. Napoli 1839.
[3]) History of British fishes. London 1836, II. Th., p. 486.
[4]) Bemerkungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Königsberg 1841.
[5]) On the anatomy of Amphioxus lanceolatus. Edinburgh 1841.

ganz besonders studirt worden ist. Dieser gemeinsamen Arbeit folgte Joh. Müller's Bericht in den Abhandlungen der Berliner Akademie der Wissenschaften im Jahre 1842 unter dem Titel: Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des *Branchiostoma lubricum* (*Amphioxus lanceolatus*). An dieser Stelle finden wir die ersten Mittheilungen über die Circulation des *Amphioxus*, welche mit jener der Anneliden auf einer Stufe steht. Hier wie dort fehlt ein schlauchförmiges Herz, an dessen Stelle röhrenförmige Gefässe mit rhythmischer Pulsation das Blut durch den Körper treiben. Diese Pulsationen hatte Retzius zuerst in der Kiemenarterie gesehen, die gleiche Beobachtung machte danach Joh. Müller auch für andere Gefässabtheilungen.

Wir überschlagen ca. 25 Jahre: die Biologie wird hell durchstrahlt von der eben aufgegangenen Sonne der Descendenzlehre. Man bemüht sich vor Allem um die Entwickelungsgeschichte, was der ganzen Richtung den Stempel aufdrückt. Es ist um diese Zeit im Jahre 1866, dass Kowalewsky an dem classischen Gestade des Posilippo in Neapel die bisher völlig unbekannte Entwickelung des *Amphioxus* und der *Ascidien* studirt[1]), welche durch die Bildung der *Gastrula* das allgemeine Interesse in hohem Grade erregte und die nahe Verwandtschaft von *Amphioxus* und *Ascidien* zu betonen erlaubte. Weitere ausführliche Arbeiten sind jene von Langerhans[2]), Rolph[3]) und Hatschek[4]), aus denen wir nur hervorheben wollen, dass Letzterer die vielfach angezweifelte Entdeckung von Kowalewsky bestätigt, wonach bei den *Amphioxen* die Geschlechtsproducte (Eier und Sperma) durch die Mundöffnung austreten.

---

[1]) Entwickelungsgeschichte des Amphioxus und der einfachen Ascidien. Mémoires de l'Académie d. St. Pétersbourg, VII. Sér. T. X u. XI, 1867 u. 1868. Auch Archiv f. mikroskop. Anatomie. Bd. XIII, 1876.

[2]) Zur Anatomie d. Amphioxus lanceolatus. Archiv f. mikroskop. Anatomie. XII, 1875.

[3]) Untersuchungen über den Bau des Amphioxus lanceolatus. Morph. Jahrb. II, 1876.

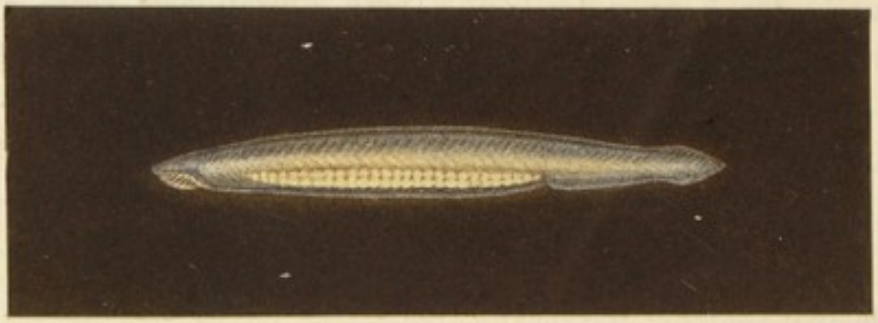
[4]) Studien über die Entwickelung des Amphioxus. Wien 1881.

§. 2.

Naturgeschichtliche Notizen.

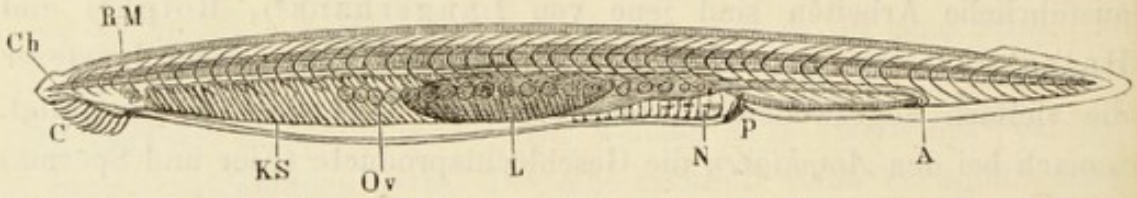
Die nebenstehende lithographirte Fig. 12 zeigt den *Amphioxus* in seinen natürlichen Farben und in natürlicher Grösse, um ihn denjenigen Lesern, welche ihn nur aus den schematischen Figuren der

Fig. 12.



Lehrbücher kennen, in seiner wahren Gestalt vorzustellen. In Fig. 12 A sehen wir ihn in doppelter Grösse mit Bezeichnung seiner Organe. In Bezug auf seinen Bau vergleiche man die Lehrbücher der Zoologie. Das Fischchen erreicht eine Grösse von 5 bis 7 cm. Man findet es

Fig. 12 A.



C Mundcirren, *KS* Kiemen, *L* Leber, *A* Afteröffnung, *N* die als Nieren gedeuteten Längswülste, *P* Porus des Kiemensackes, *Ov* Ovarien, *Ch* Chorda, *RM* Rückenmark (Claus).

im Mittelmeere in den Golfen von Nizza, Neapel und Messina; an der englischen, an der skandinavischen und der Helgoländer Küste; an den Küsten von Brasilien, Peru, Borneo, China u. s. w. Es ist also weit verbreitet, lebt aber überall nur auf sandigem Grunde.

Für die zoologische Station von Neapel ist heute noch, wie zu Zeiten Costa's und Joh. Müller's, der Posilipp der classische Fundort. Wir halten mit dem Boote ca. 30 Schritte von dem Ufer, welches bis tief ins Meer hinein mit weichem Sande bedeckt ist, holen mit einem dichten Schmetterlingsnetze aus ca. 2 bis 3 m Tiefe den Sand

heraus und entleeren denselben auf den Boden des Bootes. Lässt man diesen Sand durch die Hände in ein bereit gehaltenes, mit Seewasser gefülltes Glas gleiten, so findet man ihn, wenn man an richtiger Stelle fischt, von zahlreichen *Amphioxen* belebt.

Bringt man davon eine Anzahl in eine flache Schale, deren Grund mit einer Lage dieses Sandes bedeckt ist, so verschwinden die meisten darin so, dass nur ihre Körperenden, insbesondere das Kopfende, wie auch schon Joh. Müller angegeben hatte, heraussieht. Einige wenige bleiben anscheinend leblos mit ihrer Breitseite auf dem Sande liegen, indess eine leichte Berührung weckt sie aus dem Schlafe. Sie stellen sich so auf, dass ihre Breitseite senkrecht steht und rasch entfliehen sie vor dem Reize, das Kopfende voran, wobei der Körper schlängelnde Bewegungen macht, an denen dieser Körpertheil nachweisbar theilnimmt. Hören sie auf, sich zu bewegen, so fallen sie wieder auf ihre Breitseite. Für die meisten Individuen endet die Bewegung aber damit, dass sie sich, mit dem Kopfe voran, in den Sand einbohren. Wenn aber, wie nicht selten zu beobachten, der *Amphioxus* sich irrt, wenn er statt mit dem Kopfe mit dem Schwanzende vorauseilt und mit diesem sich in den Sand einzubohren versucht, so missglückt dieser Versuch jedesmal und kraftlos fällt er auf die Seite, bis der nächste Reiz ihn zu neuem Leben anregt. Bringt man die *Amphioxen* in ein kleines Bassin mit Glaswänden, dessen Boden mit einer mehrere Centimeter hohen Schicht von Sand bedeckt wird, so sieht man, wie uns Herr Dr. van Wijhe in Neapel aufmerksam machte, dass die Fischchen vielfach, fast senkrecht mit dem Kopfe nach oben, im Sande stehen.

In dem beschriebenen Zustande der Ruhe und Unbeweglichkeit können die Thiere viele Tage lang verharren. Diesen geringen Leistungen entspricht auch eine grosse Anspruchslosigkeit in ihren Bedürfnissen: man braucht das Wasser nicht einmal täglich zu wechseln, ohne dass sie darunter sichtbar zu leiden hätten.

Ohne eigene Erfahrungen, wie und wovon diese Thiere sich ernähren, ziehe ich vor, darüber hier wörtlich das einzufügen, was Joh. Müller berichtet (l. c. S. 84): „Während der ganzen Zeit, dass wir die Thierchen beobachteten, haben wir sie nicht fressen gesehen, gleichwohl gaben sie immerfort Excremente von sich, die in langen Schnüren abgehen. Hieraus, wie aus anderen weiterhin mitzutheilen-

den Beobachtungen geht hervor, dass sie bloss von Infusorien und anderen mikroskopischen Thierchen und animalischen Theilchen des Meerwassers leben, welche durch eine schon im Munde beginnende Wimperbewegung ihnen zugeführt und weiter bewegt werden.“ Aehnlich schreibt Dohrn[1]): „Durch das Agens der Flimmerbewegung und das Spiel der Cirren vor seinem aus dem Sande hervorstehenden Munde erzeugt er einen Wasserstrom, der ihm Diatomeen, Larven, Infusorien, kurz Alles, was im Wasser umherschwimmt und klein genug ist, um in die Mundöffnung eingehen zu können, zuführt.“

So erscheint das Leben des *Amphioxus* als eine grosse Monotonie und ebenso monoton sind seine Bewegungen, die immer nur das eine Ziel verfolgen, zu entfliehen, wenn er gereizt wird.

Nach Costa ist der *Amphioxus* gegen Licht empfindlich.

§. 3.

Ein physiologischer Versuch.

Die Morphologie hat den *Amphioxus*, weil ihm das Gehirn fehlt, von allen übrigen Wirbelthieren, den Schädelthieren (*Cranioten*), als Schädellosen (*Acranier*) abgesondert. Sein Centralnervensystem stellt einen gleichmässigen Strang dar, welcher am Kopfende etwas abgestumpft erscheint, indess sich hier der Centralcanal ein wenig erweitert[2]) und an die Anlage eines Gehirns erinnert.

Wir legen uns die Frage vor: Lässt sich beim *Amphioxus* ein Punkt nachweisen, welcher allen Bewegungen vorsteht, wie wir beim Frosch und dem Fisch gefunden haben, oder ist das nicht der Fall, d. h. ist hier wie dort ein allgemeines Locomotionscentrum vorhanden oder nicht? Um die Frage zu beantworten, würde es nöthig sein, am Centralnervensystem des *Amphioxus* Versuche anzustellen, wie wir sie oben an den Fischen geschildert haben. Solche Versuche verbieten sich hier von selbst. Ich habe deshalb eine Methode in Anwendung

---

[1]) Ueber den Ursprung der Wirbelthiere und das Princip des Functionswechsels. Leipzig, 1875, S. 51.

[2]) R. Leuckart und Alex. Pagenstecher, Untersuchungen über niedere Seethiere. Müller's Archiv, 1858, S. 561.

gebracht, welche gegenüber dem zarten Objecte etwas roh erscheint, indess ist eine andere nicht ausführbar und zudem hat der Erfolg über ihre Brauchbarkeit entschieden. Ich nehme einen *Amphioxus* auf die flache Hand, zerschneide ihn mit einer guten Scheere zunächst in zwei Stücke, ein Kopf- und ein Schwanztheil, lege beide Theile in das Wasser zurück und überlasse sie einige Minuten der Erholung: wenn sie jetzt z. B. mit einer Mikroskopirnadel oder durch Berührung mit der Pincette gereizt werden, so führen beide Theile ganz regelmässige Locomotionen aus unter gleichzeitiger Erhaltung des Gleichgewichtes, und beide stets mit dem Kopfende voran. Hört die Bewegung auf, so fallen die Stücke auf die Breitseite. (Auch hier kommt es, wie oben erwähnt, beim unversehrten Thiere vor, dass die Bewegung mit dem Schwanzende vorangeht.) Man kann den *Amphioxus* auch in drei oder vier Theile zerschneiden: jeder dieser Theile macht unter den angegebenen Bedingungen die Locomotionen. Ist die Erregbarkeit der Theile bedeutend gesunken, so hat man nur nöthig, sie in Pikrinschwefelsäure von mindestens ein Procent zu werfen, um die Stückchen die schönsten schlängelnden Bewegungen ausführen zu sehen, denen allerdings in absehbarer Zeit ein jähes Ende bereitet wird. Aber das Verfahren ist werthvoll, um Aufschlüsse namentlich auch da zu bringen, wo der tiefe Stand der Erregbarkeit solche uns vorenthalten würde. Wir werden von dieser Methode später wiederholt Gebrauch machen.

Obgleich dieser Versuch unter dieser Fragestellung das erste Mal angestellt worden ist, finde ich zufällig, dass etwas Aehnliches am *Amphioxus* schon einmal gesehen und beschrieben worden ist, freilich ohne jede Beziehung zu unserem Thema. In der Sitzung der Jenenser medicinisch-naturwissenschaftlichen Gesellschaft vom 10. December 1880 zeigt Häckel unter Anderem auch junge *Amphioxen* und sagt[1]): „Die jungen *Amphioxen*, von 1 bis 2 cm Länge, waren vollkommen durchsichtig und zeigten ausserordentliche Lebensfähigkeit; die abgerissene hintere Hälfte eines Exemplars, aus deren Mitte die nackte *Chorda dorsalis* mehrere Millimeter weit vorragte, blieb über acht Tage am Leben und zeigte nach dieser Zeit (als „partielles Bion“) noch leb-

[1]) Jenaische Zeitschrift f. Naturwissenschaften etc. Bd. XIV, 1880. Supplement-Heft I, 1881, S. 141.

hafte Bewegungen". Da die *Amphioxen*, wie oben bemerkt, nur eine Bewegung, nämlich die Locomotion, kennen, so hat in jenem Falle auch Häckel schon beobachtet, dass das Schwanzende des Thieres dieselben Bewegungen auszuführen vermag, wie das ganze Thier sie zu machen pflegt.

§. 4.

Analyse des Versuches.

Der beschriebene Versuch lehrt, dass einzelne Stücke des *Amphioxus* dieselben Locomotionen auszuführen im Stande sind, wie das ganze Thier, woraus unmittelbar folgt, dass, theoretisch ausgedrückt, jedes Metamer die Function des Gesammtthieres wiederholt oder, was unseren Zwecken am meisten dienen wird: der Leib des *Amphioxus* besteht aus lauter gleichwerthigen Metameren, worin implicite angedeutet ist, dass der *Amphioxus* nicht ein allgemeines Bewegungscentrum besitzt. Vielmehr verfügt jede Metamere über ein eigenes Bewegungscentrum und die gemeinsame Thätigkeit derselben, welche unter einander in zweckmässiger Verbindung stehen müssen, erzeugt die Locomotion des Gesammtthieres.

Man hat den *Amphioxus* von manchen Seiten ein Rückenmarkswesen genannt und ich habe diesen Ausdruck seiner Zeit wiederholt[1]). Nunmehr ist es mir zweifelhaft geworden, ob dieser Ausdruck richtig ist. Steht nämlich der *Amphioxus* an der Wurzel des Wirbelthierstammes und sind die Cranioten aus Acraniern gleich oder ähnlich dem *Amphioxus* hervorgegangen, so ist das Centralnervensystem des letzteren kein einfaches Rückenmark, sondern ein undifferenzirtes oder einfaches Centralnervensystem, aus dem sich phylogenetisch Gehirn und Rückenmark entwickeln sollen. Das Centralnervensystem der Cranioten würde dagegen als ein differenzirtes oder zusammengesetztes zu bezeichnen sein.

[1]) J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem des Haifisches und des Amphioxus lanceolatus etc. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1886, I, S. 498.

Viertes Capitel.

Das Centralnervensystem der Haifische.

---

§. 1.

Einleitende Bemerkungen.

Wer zum ersten Male das Gehirn des Haifisches sieht, wird mit Vergnügen dasselbe betrachten ob seiner Grösse und seiner günstigen Lage für das Experiment. Aber die Grösse hat ihre Schattenseiten, denn es lassen sich unter diesen Verhältnissen die projectirten Abtragungen der betreffenden Hirntheile, worauf ich grossen Werth lege, nicht in einem Zuge machen. Man müsste demnach ganz junge Fische wählen, indess geht dies nicht an, weil das Gehirn sehr junger Haifische etwas anders configurirt ist, als in späterer Zeit. Man wählt am besten den Hundshai (*Scyllium canicula*), der bei 40 bis 50 cm Länge schon ausgewachsen ist — wenigstens lautet so die Angabe der zoologischen Station in Neapel — und ich habe an den vielen Exemplaren, welche während einiger Monate durch meine Hände gegangen sind, diese Angabe bestätigen können. Oder man wählt, vielleicht mit noch besserem Erfolge, den Katzenhai (*Scyllium catulus*) von derselben Länge, der zwar noch nicht ausgewachsen ist, da er die Länge von $1^1/_3$ Meter erreicht, dessen Gehirn aber um diese Zeit schon identisch ist mit jenem des ausgewachsenen Thieres. Indess ist der Katzenhai etwas seltener. Die Fig. 13 (a. f. S.) zeigt dem Leser die beiden Haie in ihrer natürlichen Umgebung.

Die Resistenz dieser Haifische, besonders bei Operationen im Centralnervensystem, ist eine ganz beispiellose und übertrifft bei Weitem jene des vielgerühmten Frosches. Während bei Ausschaltung

hafte Bewegungen". Da die *Amphioxen*, wie oben bemerkt, nur eine Bewegung, nämlich die Locomotion, kennen, so hat in jenem Falle auch Häckel schon beobachtet, dass das Schwanzende des Thieres dieselben Bewegungen auszuführen vermag, wie das ganze Thier sie zu machen pflegt.

§. 4.

Analyse des Versuches.

Der beschriebene Versuch lehrt, dass einzelne Stücke des *Amphioxus* dieselben Locomotionen auszuführen im Stande sind, wie das ganze Thier, woraus unmittelbar folgt, dass, theoretisch ausgedrückt, jedes Metamer die Function des Gesammtthieres wiederholt oder, was unseren Zwecken am meisten dienen wird: der Leib des *Amphioxus* besteht aus lauter gleichwerthigen Metameren, worin implicite angedeutet ist, dass der *Amphioxus* nicht ein allgemeines Bewegungscentrum besitzt. Vielmehr verfügt jede Metamere über ein eigenes Bewegungscentrum und die gemeinsame Thätigkeit derselben, welche unter einander in zweckmässiger Verbindung stehen müssen, erzeugt die Locomotion des Gesammtthieres.

Man hat den *Amphioxus* von manchen Seiten ein Rückenmarkswesen genannt und ich habe diesen Ausdruck seiner Zeit wiederholt[1]). Nunmehr ist es mir zweifelhaft geworden, ob dieser Ausdruck richtig ist. Steht nämlich der *Amphioxus* an der Wurzel des Wirbelthierstammes und sind die Cranioten aus Acraniern gleich oder ähnlich dem *Amphioxus* hervorgegangen, so ist das Centralnervensystem des letzteren kein einfaches Rückenmark, sondern ein undifferenzirtes oder einfaches Centralnervensystem, aus dem sich phylogenetisch Gehirn und Rückenmark entwickeln sollen. Das Centralnervensystem der Cranioten würde dagegen als ein differenzirtes oder zusammengesetztes zu bezeichnen sein.

[1]) J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem des Haifisches und des Amphioxus lanceolatus etc. Berichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. 1886, I, S. 498.

Viertes Capitel.

Das Centralnervensystem der Haifische.

TIGHT GUTTERS HERE

fische etwas anders
am besten den Hundshai (*Scyllium*
Länge schon ausgewachsen ist — wenigstens lautet so
zoologischen Station in Neapel — und ich habe an den vielen Exemplaren, welche während einiger Monate durch meine Hände gegangen sind, diese Angabe bestätigen können. Oder man wählt, vielleicht mit noch besserem Erfolge, den Katzenhai (*Scyllium catulus*) von derselben Länge, der zwar noch nicht ausgewachsen ist, da er die Länge von $1^1/_3$ Meter erreicht, dessen Gehirn aber um diese Zeit schon identisch ist mit jenem des ausgewachsenen Thieres. Indess ist der Katzenhai etwas seltener. Die Fig. 13 (a. f. S.) zeigt dem Leser die beiden Haie in ihrer natürlichen Umgebung.

Die Resistenz dieser Haifische, besonders bei Operationen im Centralnervensystem, ist eine ganz beispiellose und übertrifft bei Weitem jene des vielgerühmten Frosches. Während bei Ausschaltung

der Circulation das Rückenmark des Frosches in der durchschnittlichen Temperatur von 15 bis 20° C. seine Erregbarkeit schon nach $^1/_4$ Stunde einbüsst, behält das Rückenmark dieser Haifische die ihrige zwei Stunden und darüber. Am resistentesten ist der Katzenhai, dann kommt der Hundshai. Der Sternhai (*Mustelus vulgaris*) steht den beiden weit nach; andere Arten habe ich nicht geprüft. Doch weiss

Fig. 13.

ich vom Dornhai (*Acanthias vulgaris*), dass er sich im Aquarium nur einige Tage hält, wie der Sternhai, während die *Scyllien* bis zu einem Jahre und darüber in den Aquarien aushalten.

Bei der knorpeligen Beschaffenheit des Schädels und dem eigenartigen Integumente, welches sich wie Leder nähen lässt, kann man die oben bei den Knochenfischen geschilderte Methode der Schädelöffnung und Schliessung etwas abändern. Nachdem, wie oben, künstliche Respiration eingeleitet ist, in welcher die Haifische sich so ruhig

verhalten wie die Knochenfische, schneidet man mit einem guten Messer direct auf die Mitte des Gehirns und setzt, wenn es sich um Abtragung des Vorderhirns handelt, einen Längsschnitt von entsprechender Ausdehnung. Der Schnitt eröffnet, während er durch die Haut und den Knorpel geht, die Schädelhöhle. In den Schnittcanal legt man zwei geeignete breite Haken ein, durch welche die Wundränder aus einander gehalten werden, worauf man mit einem passenden Instrumente die Abtragung des Vorderhirns ausführt. Ist dieselbe beendet, so legen sich, nach Entfernung der Haken, die Wundränder an einander, welche man nunmehr durch ein paar Nähte fest vereinigt und die Hirnhöhle vollkommen schliesst. Anfangs setzte ich auf diesen Schnitt noch eine Gelatinekappe (wie bei den Knochenfischen), aber ein so behandelter Haifisch wirft sich, ins Bassin zurückgebracht, sofort auf den Rücken und scheuert die Schädeldecke so lange auf den Boden, bis die Gelatinekappe gelöst ist. Ich liess dieselbe deshalb ganz fort; aber auch ohne diese behandeln sie ihre Kopfwunde nicht selten in gleicher Weise, bis sie allmälig sich in ihr Schicksal finden und dies Treiben aufgeben.

Will man Operationen im Zwischen- oder Mittelhirn oder noch weiter hinten ausführen, so kommt man mit dieser Art der Eröffnung des Schädels nicht aus, weil man in Folge der zunehmenden Dicke des Schädeldaches die Wundränder nicht weit genug aus einander ziehen kann. Man legt deshalb mit einer festen Scheere hier einen aus Haut und Knorpel bestehenden Deckenlappen an, wie bei den Knochenfischen einen Knochenlappen, der nach hinten mit dem Körper in Verbindung bleibt. Nach Vollendung der Operation muss dieser Lappen sorgfältig eingenäht werden, was natürlich keine Schwierigkeit hat, da sich die Haut vorzüglich näht.

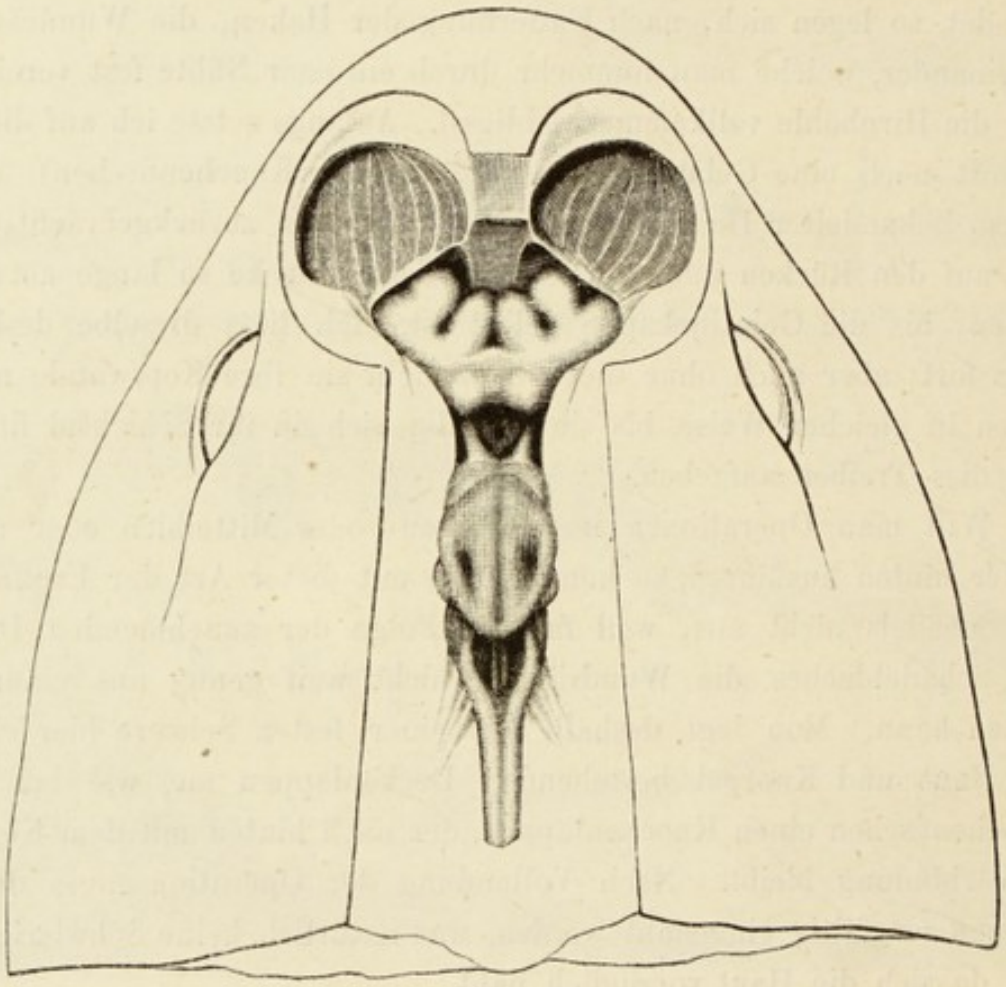
§. 2.

Abtragung des Vorderhirns.

Die beiden Figuren 14 und 15 (a. S. 48 u. 49), nach Originalen gezeichnet, zeigen das Gehirn von den beiden Haifischen *Scyllium catulus* und *Scyllium canicula* in ihrer natürlichen Lage im Schädel.

Die Fig. 16 (a. S. 49) giebt die Bezeichnung der einzelnen Hirnabschnitte. Wie man sieht, ist das Vorderhirn gegen das Zwischenhirn anatomisch nicht abgegrenzt. Ich habe die Abgrenzung durch die in Fig. 17 (S. 49) sichtbare punktirte Linie vollzogen und in dieser die Abtragung des Vorderhirns ausgeführt. Dieselbe war so gemacht worden, dass nach Eröffnung des Schädels, wie oben geschildert, ein passendes Messer in der Flucht jener Linie senkrecht in die Hirnmasse bis auf

Fig. 14.

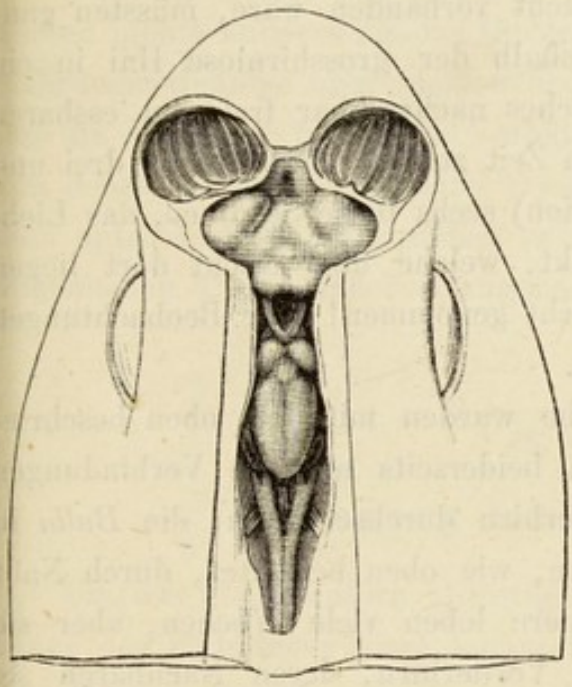


Kopf mit Gehirn eines erwachsenen Katzenhais von $\frac{2}{3}1\frac{1}{4}$ m Länge.

den Grund versenkt worden ist. Da das Messer in keinem Falle die seitlichen, im Knorpel steckenden Auswüchse der *Bulbi olfactorii* erreichen kann, so mag man mit dem stumpfen Haken von oben (siehe Fig. 7, S. 26) jene herausholen, was ohne Mühe gelingt. Nachdem die abgetragene Hirnmasse aus dem Schädelinneren entfernt und die Abtragung durch directe Betrachtung der Hirnhöhle verificirt worden ist, erfolgt durch Naht der Verschluss der Schädelwunde.

Die Abtragung des Grosshirns wird an einem Katzenhai von ca. $^1/_2$ m Länge ausgeführt. Die Fig. 17 zeigt die geschehene Abtragung, der abgetragene Hirntheil ist durch eine punktirte Linie eingeschlossen. Der Fisch wird zurück in das grosse Bassin zur Beobachtung gebracht, wo man sogleich constatiren kann, dass alle seine Bewegungen ungestört sind und jenen eines unversehrten Thieres genau gleichen. Nach einigen Gängen lässt er sich auf dem Grunde nieder, wo er viele Stunden unbeweglich verharrt; vielleicht auch Tage, denn ich habe ihn ohne äussere Anregung kaum in Bewegung gesehen.

Fig. 15.



Kopf mit Gehirn eines erwachsenen Hundshaies von $^1/_2$ m Länge.

Wir haben, analog den Versuchen an den Knochenfischen, weiter zu prüfen, wie es bei unserem Haifische mit der spontanen Nahrungsaufnahme steht. Diese Aufgabe ist hier niemals so einfach und demonstrabel zu lösen, wie

Fig. 16.

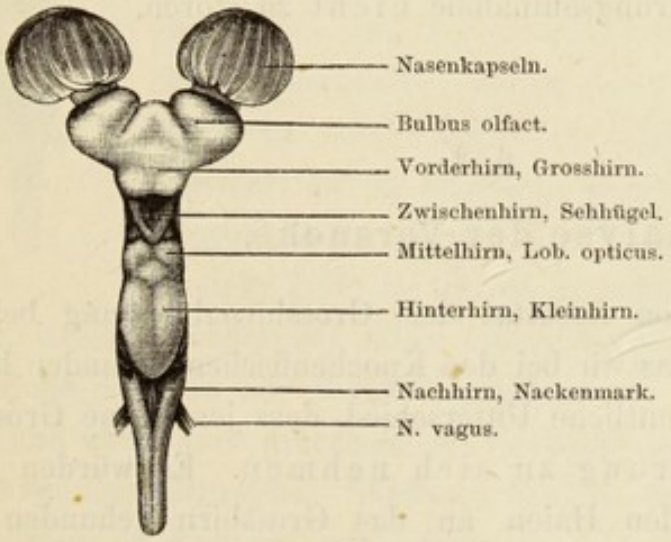


Fig. 17.

bei den Teleostiern, weil die Haifische, wenigstens alle diejenigen, welche man lebend in Neapel zu Gesichte bekommt, tagsüber blind

sind. Ihre Pupille ist nämlich auf einen haarfeinen Spalt contrahirt, durch den kaum Licht in das Auge gelangen kann. In der That sieht man, dass die Haifische am Tage häufig an die Wände des Bassins anstossen. Bei Nacht aber öffnet sich die Pupille weit, so dass sie, falls nur genügend Licht vorhanden wäre, müssten ganz gut sehen können. Es wurde deshalb der grosshirnlose Hai in ein isolirtes Glasbassin gebracht, welches nachweisbar frei von essbaren Objecten ist, und in dasselbe von Zeit zu Zeit (eine, zwei, drei und mehrere Wochen nach der Operation) sechs todte Sardinen, das Lieblingsgericht unserer Haie, versenkt, welche über Nacht dort liegen bleiben. Die Sardinen werden nicht genommen! Die Beobachtungen wurden zwei Monate lang verfolgt.

In einer anderen Versuchsreihe wurden mit dem oben beschriebenen, sichelförmigen Messerchen beiderseits nur die Verbindungen der *Bulbi olfactorii* mit dem Vorderhirn durchschnitten, die *Bulbi* in der Hirnhöhle belassen und letztere, wie oben berichtet, durch Naht verschlossen. Die resistenten Thiere leben viele Wochen, aber sie machen, wie ihre Genossen ohne Vorderhirn, deren Nachbaren sie sind, so weit man sehen kann, kaum spontane Bewegungen; sie bleiben unbewegt bei dem Eintritt von Sardinen in ihr Bassin und nehmen also ebenfalls spontan keine Sardine! Die Beobachtungen dauern sechs Wochen.

Hingegen vermag die einseitige Abtrennung des *Bulbus olfactorius* die spontane Nahrungsaufnahme nicht zu stören.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Vergleichen wir das Resultat der Grosshirnabtragung bei den Haifischen mit jenem, das wir bei den Knochenfischen gefunden haben, so ergiebt sich der wesentliche Unterschied, dass jene ohne Grosshirn spontan keine Nahrung zu sich nehmen. Es würden somit diese Functionen bei den Haien an das Grosshirn gebunden sein. Dieses Verhalten scheint sie den Amphibien an die Seite zu stellen, wo nach Abtragung des Grosshirns (Frosch) jene Function ebenfalls

verloren gegangen war. Diese Gleichheit ist indess nur eine scheinbare, denn bei den Haien ist das Resultat der Grosshirnabtragung identisch mit der einfachen Abtrennung der centralen Riechorgane, bei den Amphibien hingegen stört die Durchschneidung der Geruchsnerven nichts anderes als das Geruchsvermögen, Willkür und spontane Nahrungsaufnahme aber bleiben dem Thiere erhalten. Es liegen also für die Haifische besondere Verhältnisse vor, welche sich wesentlich von denen bei den Teleostiern sowohl als von denen bei den Amphibien unterscheiden. Wir ziehen es vor, auf diese Verhältnisse erst im allgemeinen Theile näher einzugehen.

§. 4.

Abtragung des Zwischenhirns.

Um das Zwischenhirn abzutragen, lege ich an dem vorderen Abhange des Mittelhirns einen senkrechten, bis auf die Basis reichenden Schnitt an und entferne alles vor diesem Schnitte liegende Mark. Die Figur 18 zeigt genauer, als die Beschreibung es kann, was entfernt worden ist. (Dieser, sowie die folgenden Versuche betreffen den Hundshai.)

Fig. 18.

Da diese Abtragung die Zerstörung der *Nn. optici* einschliesst, so müssen solche Thiere blind sein; man hat daher von der Prüfung dieses Sinnes von vornherein abzusehen. Bringt man einen so operirten Haifisch in das Wasser, so schwimmt er vollkommen normal; es ist durchaus keine Störung in seinen Bewegungen zu sehen. Aber man bemerkt, dass er nach einiger Zeit, die kürzer zu sein scheint, als bei einem Fische, dessen Vorderhirn allein abgetragen war, sich irgendwo in einer Ecke oder an der Wand feststellt, dort die längste Zeit stehen bleibt und wenigstens innerhalb der beobachteten Zeit nur auf Reizung zu Bewegungen übergeht. Weiteres konnte nicht beobachtet werden: Die Störung ist also nur geringfügig.

§. 5.

Analyse des Versuches.

Die Störungen als Folgen der Zwischenhirnabtragung sind in der That nur gering und bestehen nicht sowohl in Störung der Bewegungen selbst, als in einem Mangel an Antrieb zur Bewegung. Daraus folgt, dass in dem Bewegungsapparat selbst nichts gestört worden ist, sondern nur in dem zu Bewegungen anregenden Apparate, d. h. da der Wille nicht in Betracht kommt, kann es sich nur um Anregungen handeln, welche von der Peripherie kommen, indem ohne Zweifel die Berührung mit dem bewegten Wasser eine Erregungsquelle darstellt. Daraus würde zu folgern sein, dass in dem Zwischenhirn ein Theil der centripetalen Erregungen landet, welche durch die Berührung mit dem Wasser erzeugt werden. Das ganze Verhalten dieses Haifisches erinnert an den Frosch mit abgetragenem Zwischenhirn, wenn er sich im Wasser zu bewegen hat. Auch dort keine Bewegungsstörung, sondern nur Mangel an Anregung zur Bewegung. Einen präcisen Beweis dafür werden wir bei der Darstellung der Zwangsbewegungen noch zu sehen bekommen.

§. 6.

Abtragung des Kleinhirns.

Der Reihenfolge nach würden wir jetzt zur Untersuchung der Functionen des Mittelhirnes zu schreiten haben. Da dasselbe aber bei sämmtlichen Haifischen mehr oder weniger von dem Kleinhirn so überragt wird, dass die Abtragung des Mittelhirns kaum ohne Läsion des Kleinhirns durchzuführen ist, so müssen wir zunächst die Leistungen des letzteren kennen.

Fig. 19.

Das Resultat dieser Abtragung, welche sich mit Scheere und Pincette ausführen lässt, giebt die Fig. 19 wieder.

Störungen sind nach Abtragung des Kleinhirns nicht zur Beobachtung gekommen.

§. 7.

Abtragung des Mittelhirns.

Wie ein Medianschnitt lehrt, haben wir an dem Mittelhirn des Haies ebenfalls Decke und Basis zu unterscheiden, wenn auch die Höhle hier eine kleinere ist, als bei den Knochenfischen.

A. Abtragung der Decke des Mittelhirns.

Bei unserem Haifische, *Scyllium canicula*, überragt das Kleinhirn die Mittelhirndecke nur so weit, dass man ersteres mit dem stumpfen Haken nach rückwärts ziehen kann, um die Decke vollkommen frei zu bekommen. (Bei *Mustelus* wird man damit nicht auskommen, sondern das Kleinhirn, wenigstens zum Theil, vorher abtragen müssen.) Auf diese Weise hat man die Mittelhirndecke vollkommen zugänglich gemacht und trägt sie genau, wie bei den Knochenfischen geschildert worden ist, mit der Scheere ab. Die Operation macht hier so wenig Schwierigkeiten wie dort und der Erfolg ist, was zunächst die Beweglichkeit betrifft, ebenfalls der gleiche, wie bei den Teleostiern: Die Bewegungen bleiben ganz normal. Nun aber wissen wir von den Knochenfischen, dass die Mittelhirndecke Sehcentrum ist und können wohl voraussetzen, dass es bei den Knorpelfischen ebenso sein könnte. Auf die Sehfunctionen kann aber bei den Haifischen, wie oben bemerkt worden ist, nur bei Nacht geprüft werden. Ich begab mich daher des Abends zwischen neun und zehn Uhr in das Laboratorium, setzte dort in ein mehrere Meter langes Bassin zwei Haifische, denen die Mittelhirndecke abgetragen worden war und ebenso zwei unversehrte Haifische. Nachdem wir constatirt hatten, dass sämmtliche Fische in gleicher Weise weite Pupillen haben, wurden passende Brettchen in das Bassin so hineingestellt, dass sie gerade auf der Bahn der Bewegung eines markirten Fisches standen. Ausnahmslos wichen die unversehrten Fische dem Hindernisse aus, während die operirten Thiere dagegen schwammen und häufig recht heftig anstiessen.

Daraus folgt, dass die Mittelhirndecke hier ebenfalls das Sehcentrum enthält und dass sie keine Function bei der Bewegung besitzt.

B. Abtragung der Basis des Mittelhirns.

Die Abtragung, welche mit einem passenden Messer der obigen Form (S. 31) ausgeführt wird, hat hier keine Schwierigkeiten, weil die Athemnerven gegen die nach hinten gelegenen Kiemenspalten verlaufen. Nur die eine Schwierigkeit bleibt hier, wie überall, bestehen, dass man nämlich leicht asymmetrische Abtragungen mit ihren Folgen erhält, wovor man sich nur durch Uebung einigermaassen schützen kann. Die geschehene Abtragung zeigt die Fig. 20. Ist die Abtragung gemacht, so überlässt man den Fisch $^1/_2$ bis 1 Stunde der Ruhe. Wenn man ihn nach dieser Zeit wiedersieht, so liegt er in normaler Stellung auf dem Boden und ganz regelmässig athmend, aber spontane Bewegungen macht er niemals. Reizt man ihn nun mechanisch durch Druck auf den Schwanz, so macht er ganz gute und regelmässige Locomotionen in horizontaler Richtung, nach aufwärts und nach abwärts. Diese Bewegungen sind vollständig äquilibrirt, so lange er sich z. B. in der horizontalen Ebene bewegt; sobald er aber die Bewegungsebene wechselt, namentlich wenn er aufsteigt, verliert er leicht das Gleichgewicht und kommt auf den Rücken zu liegen.

Fig. 20.

Legt man diesen Fisch auf den Rücken, so zeigt er deutlich das Bestreben, sich wieder auf die Bauchseite in seine normale Lage umzukehren. Wenn es ihm auch nicht in jedem Falle gelingt, die Bauchseite zu gewinnen, so macht er doch stets alle Anstrengungen, sie zu erreichen; erst die Ermüdung scheint seinen Bestrebungen ein Ziel zu setzen.

Dagegen will ich mit Bestimmtheit behaupten, dass das Wasser allein auf seine Bewegungen nicht mehr anregend wirkt, dass er zu Locomotionen nur mehr durch künstlichen Reiz zu bewegen ist; ein Verhältniss, welches bei den Knochenfischen dasselbe ist, hier aber in Folge der günstigeren Verhältnisse mit mehr Sicherheit hervortritt.

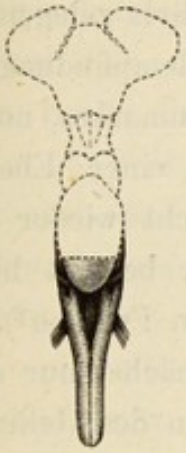
Nach 24 Stunden waren die Erscheinungen die gleichen.

§. 8.

Abtragung des vordersten Theiles des Nackenmarkes.

Man legt den Schnitt, welcher den vordersten Theil des Nackenmarkes abtragen soll, direct durch den hinteren Abhang des Kleinhirns, ca. $^1/_2$ cm hinter dem Beginn des Nackenmarkes, so wie es Fig. 21 zeigt. Ist die Durchschneidung gelungen, was nicht immer der Fall ist, worauf man naturgemäss aber alle Sorgfalt zu verwenden hat, so sieht man die Athmung des Fisches ruhig weiter gehen, aber die Bewegungen haben aufgehört. Selbst auf mechanische Reizung des Schwanzes erfolgt keine Locomotion, sondern nur allgemeine Contraction auf dem Platze ohne Locomotion. Nach 24 Stunden ist das Bild dasselbe geblieben.

Fig. 21.



§. 9.

Analyse der Versuche im siebenten und achten Paragraphen.

So schwierig es war, bei den Knochenfischen ein allgemeines Bewegungscentrum in Theile zu verlegen, welche hinter dem Mittelhirn liegen, so deutlich tritt die Thatsache beim Haifisch hervor, dass wir in den vordersten Theil des Nackenmarkes das allgemeine Bewegungscentrum zu postiren haben. Aber auch weiter können wir folgern, dass dieses Centrum das einzige Locomotionscentrum des Körpers ist, da die sichtbaren Störungen, welche nach Abtragung des Mittelhirns auftreten, zurückzuführen sind auf den Ausfall von sensiblen Elementen, welche jenem Centrum Anregungen zu Bewegungen übermitteln.

Was diese sensiblen Elemente betrifft, so sind es vor Allem, was hier am Haifisch sehr deutlich hervortritt, die Anregungen, welche durch den Contact des Wassers mit der Hautoberfläche hervorgerufen werden und welche die nächste Ursache der Schwimmbewegungen

darstellen. Die Zerstörung der diese Anregung vermittelnden Elemente macht auch das Schwimmen aufhören. Weiter sind es aber auch die Muskel- und Gelenkgefühle, welche über das Gleichgewicht des Thieres wachen, deren Centralstation wir in der Mittelhirnbasis zu suchen haben. Indess mit der Einschränkung, dass es wesentlich die mehr complicirten Fälle der Aequilibrirung sind, wie sie bei den Bewegungen in wechselnden Ebenen nothwendig werden, welche ihr Centrum im Mittelhirn finden. Hingegen müssen in den weiter rückwärts gelegenen Theilen, also zunächst im Nackenmarke selbst, Muskelempfindungen landen, da unsere Fische, allein im Besitze des Nackenmarkes, noch äquilibrirt schwimmen, wenigstens so lange sie in einer Ebene schwimmen und das Bestreben zeigen, das Gleichgewicht wieder zu gewinnen, wenn sie es verloren haben. Unverkennbar besteht hier wieder eine grosse Aehnlichkeit mit dem Verhalten beim Frosche[1]).

Hiermit war meine Arbeit beendet, welche sich zunächst nur die Aufgabe gestellt hatte, wie beim Frosche, die Functionen des Gehirns zu studiren. Auch liess der letzte Versuch beim Haifisch nicht vermuthen, dass in seinem Rückenmarke vom Frosche abweichende Verhältnisse vorhanden wären. Erst als ich bei Versuchen an der Eidechse auf sehr merkwürdige Erscheinungen im Verhalten des Rückenmarkes stiess, für welche ein Verständniss nur durch Untersuchung des Haifischrückenmarkes zu erwarten stand[2]), zog ich auch dieses in den Bereich meiner Untersuchungen.

§. 10.

Das Rückenmark.

Man nehme einen kräftigen, recht lebhaften Haifisch der oben angegebenen Länge, schneide ihm ausserhalb des Wassers mit einem Schnitt, etwa in der Höhe der Brustflossen, den Kopf ab und setze nunmehr den kopflosen Rumpf in das Wasser zurück, so beobachtet

[1]) Froschhirn, S. 38.

[2]) J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches. Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften, 1886, I, S. 541.

man mit nicht geringer Verwunderung, wie dieser Torso anscheinend vollkommen normal und mit hinreichender Aequilibrirung sich durch die Fluthen bewegt. Auf diese Weise durchschwamm er das mehrere Meter lange Bassin und kam erst an der Glaswand zum Stillstand. Umgedreht legte er denselben Weg nochmals in umgekehrter Richtung zurück u. s. w., ein Experiment, welches man je nach der Vitalität des Thieres viele Male wiederholen kann. Dieser Grundversuch ist in Neapel an *Scyllium canicula* und *Mustelus vulgaris* Ende Mai und Juni 1886 aufgefunden worden. Auf der Naturforscherversammlung in Berlin habe ich ihn in der Sitzung der physiologischen Section am 23. September 1886 an einem kräftigen *Scyllium catulus* machen können, und im Frühling 1887 habe ich ihn in Neapel an einer jungen *Squatina vulgaris* wiederholt. Wir haben allen Grund anzunehmen, dass man diesen Versuch an allen Haifischarten ausführen könne.

Derselbe Versuch bekommt eine etwas andere Form, wenn man den Schnitt nur durch die Wirbelsäule (incl. Rückenmark) führt und die klaffende Wunde durch einige Nähte wieder schliesst. Bringt man diesen Fisch in das Wasser, so athmet er vollkommen regelmässig und bewegt sich anscheinend normal durch die Fluthen, obgleich der Kopf gewissermaassen nur als todte Masse an dem Rumpfe hängt und ihn in seinen Bewegungen hindert. Wenn man nicht weiss, was mit diesem Fische geschehen war, so wird man ihn bei oberflächlicher Betrachtung für einen normalen Fisch halten: so weit kann die Täuschung gehen. Solche Fische sind 24 Stunden am Leben erhalten worden. Es wäre hierbei noch zu bemerken, dass die decapitirten Fische entweder hoch oben auf der Oberfläche schwimmen und, müde geworden, einfach auf den Boden sinken oder aber, dass sie meistens unten am Boden entlang sich bewegen. Man sieht nur selten, dass sie im Wasser aufzusteigen versuchen.

Man kann sich mit der Anlegung dieses Schnittes dem Kopfe soweit nähern, ohne dass die Locomotion des Rumpfes vernichtet wird, dass in mir Bedenken aufstiegen, ob die obige Angabe über das Verschwinden der Locomotion nach Abtragung des vordersten Theiles des Nackenmarkes wirklich dem Sachverhalt entspricht, oder ob ich nicht vielleicht dort das Opfer einer Täuschung geworden war. Da man sich aber bei Beurtheilung der Region des Centralnervensystems ohne

Blosslegung desselben leicht täuscht, so machte ich eine Reihe von Versuchen, in denen nach Blosslegung vom Nackenmark und angrenzendem Rückenmark in dieser Gegend Schnitte angelegt wurden, um den Sachverhalt genau zu prüfen. Es zeigte sich die Richtigkeit meiner früheren Beobachtung und die Sache ist die, dass, wenn man sich mit den Schnitten vom Rückenmark her dem Nackenmark nähert, Locomotionen sicher noch von dem Rumpfe gemacht werden, so lange die Querschnitte sich unterhalb des Vagusaustrittes aus dem Nackenmarke halten. Gelangt man mit den Schnitten über die Austrittsstelle dieses Nerven, so verschwindet die Locomotion (der *Vagus* als solcher hat mit der Sache natürlich nichts zu thun, er bietet sich nur bequem zur Grenzbestimmung dar) und um so sicherer, je mehr man sich davon nach dem Kopfende hin entfernt hat. Es ist also innerhalb des Nackenmarkes eine Zone vorhanden, welche sich etwa durch den Vagusursprung abgrenzt, innerhalb deren Schnitte durch seine ganze Breite die Locomotion aufheben. Die Locomotion beginnt aber wieder, wenn man sich mit den Schnitten dem Rückenmark nähernd den Vagusursprung erreicht oder überschritten hat.

Schneidet man endlich den Haifisch glattweg in zwei Theile, so macht, wie wohl vorauszusetzen war, der Schwanz in gleicher Weise Locomotionen, wie der Rumpf. Besonders sei hier hervorzuheben, dass die Locomotionen des geköpften Haifisches mit vollständiger Aequilibrirung geschehen und man deutlich beobachten kann, wie er stets das Gleichgewicht der Lage sucht und findet, wenn er es durch Anstossen an die Wand oder dergleichen Zufälle verloren hat.

§. 11.

Analyse der Versuche.

Nachdem wir oben den Nachweis geliefert zu haben glaubten, dass die Haifische ebenso wie die Knochenfische nur ein allgemeines Bewegungscentrum besitzen, finden wir jetzt, dass neben jenem Locomotionscentrum auch im Rückenmarke der Haifische zweifellos eine ganze Reihe von Locomotionscentren vorhanden sind, ja dass wahrscheinlich sogar jede Metamere des Rückenmarkes mit einem Locomotionscentrum ausgestattet ist.

Wenn auf der einen Seite an dieser klaren Thatsache nicht zu rühren ist, so können wir auf der anderen Seite sehr wohl fragen, ob die locomobilen [1]) Elemente des Rückenmarkes, wenn sie mit dem allgemeinen Bewegungscentrum des Gehirns organisch verbunden sind, zu selbständiger Aeusserung dieser ihrer Fähigkeit herangezogen werden oder ob sie nur Unterthanendienste zu leisten haben, jener führenden Metamere des Gehirns; d. h. sind die beiden Bewegungsapparate, mit denen wir es zweifellos hier zu thun haben, einander coordinirt oder ist der eine dem anderen subordinirt. Wir werden beweisen, dass das Rückenmark dem Gehirn subordinirt ist und dass die locomobilen Leistungen des Rückenmarkes, so lange es mit dem Gehirn verbunden ist, physiologisch nicht in Betracht kommen.

Schon die Thatsache, dass nach Abtrennung des vordersten Nackenmarkendes das Rückenmark immobil wird, lehrt seine Abhängigkeit vom Gehirn, und es sind unter normalen Verhältnissen allein die dem Rückenmarke vom Gehirn zugetragenen Erregungen, welche die locomobile Thätigkeit jenes Theiles regeln. Diese Erregungen werden durch den mechanischen Reiz des Schnittes ersetzt, wenn wir die locomobile Thätigkeit auf Schnitt anscheinend spontan hervorbrechen sehen. Jene Zone des Nackenmarkes aber, deren Durchschneidung keinerlei Locomotion giebt, enthält offenbar eine oder mehrere Metameren, welche ihre locomobilen Fähigkeiten ganz verloren resp. an das allgemeine Bewegungscentrum abgegeben haben, ähnlich wie es im Rückenmarke der Knochenfische und des Frosches sämmtliche Metameren gethan resp. erlitten haben. Die Abhängigkeit der Bewegungen des Rückenmarkes von dem Gehirn tritt noch auffallender dann hervor, wenn wir dem Haifische eine von der geraden Linie abweichende, nämlich eine krummlinige Bewegung vorschreiben und wir dann sehen, dass das Rückenmark diese Bewegung fortsetzt, selbst, nachdem wir ihm jene Erregungsquelle durch Köpfung des Thieres genommen haben. Die ausführlichen Versuche dieser Art werden später folgen. Hier nur so viel, dass dieser Versuch das beweist, was wir oben aufgestellt haben, dass das Rückenmark dem Ge-

[1]) Um einen kurzen Ausdruck zu haben, wollen wir die Fähigkeit der Locomotion mit „Locomobilität“ und das zugehörige Adjectivum mit „locomobil“ bezeichnen.

hirn subordinirt ist, woraus ganz direct die Existenz des allgemeinen Locomotionscentrums im Gehirn sich ableitet. Diese subordinirte Stellung gegenüber dem Gehirn verurtheilt die Locomobilität des Rückenmarkes zu künftigem Untergange.

Davon ganz unabhängig ist eine andere Folgerung, welche aus unserer Theorie über die Erhaltung des Gleichgewichtes fliesst: Weiss nämlich der Rumpf des Haifisches, wenn er ohne die Führung des Kopfes seine Schwimmbewegungen macht, dieselben im Gleichgewicht auszuführen, so müssen im Rückenmarke auch die der Aequilibrirung dienenden Muskel- und Gelenkempfindungen ihre Centralstation finden.

Es ist jetzt an der Zeit, die Frage zu erörtern, welche Vervollkommnung in der Organisation mit dem Auftreten des allgemeinen Bewegungscentrums erreicht wird. Entsprechende Beobachtungen führen zu der Ansicht, dass die Thiere mit allgemeinem Bewegungscentrum in allen Ebenen sich bewegen und die Bewegungsebene mit Leichtigkeit zu wechseln vermögen, während Thiere ohne jenes Centrum die Bewegung in ein und derselben Ebene bevorzugen und der Uebergang in andere Ebenen ihnen erschwert zu sein scheint, obgleich derselbe nicht vollkommen ausgeschlossen ist. Jenes ist bei jedem normalen Wirbelthiere zu sehen, dieses beobachtet man bei Amphioxus und geköpften Haien (Weiteres s. S. 92 und 93).

Fünftes Capitel.

Das Rückenmark der Rochen.

Die nahe Verwandtschaft, in welcher Haie und Rochen zu einander stehen (die Morphologie hat sie bekanntlich zu der Gruppe der Plagiostomen vereinigt), musste den Wunsch rege machen, auch das Nervensystem der Rochen zu prüfen. Aus Gründen, die später hervortreten werden, knüpft sich das wesentliche Interesse bei den Rochen an das Verhalten des Rückenmarkes, um so mehr, als man bei der zum Verwechseln grossen Aehnlichkeit des Gehirns der Haie und Rochen für das Gehirn beider Classen gleiche Function voraussetzen kann.

Daher ging ich, nach einigen mehr gelegentlich am Gehirn angestellten Versuchen, welche, wie vorausgesetzt, nichts Neues lehrten, sogleich zur Untersuchung des Rückenmarkes über. Von den Rochen, welche mir in Neapel zu Gebote standen, wählte ich den Zitterrochen (*Torpedo oculata*), obgleich die Entladung seiner Organe dem Experimentator manche Unbequemlichkeiten verursacht. Indess lernt man rasch, diesen aus dem Wege zu gehen, während man dagegen die grosse Annehmlichkeit eintauscht, einen Fisch zu haben, der gegen operative Eingriffe sehr resistent ist und dessen Haut sich gut einschneidet und näht.

Es handelt sich also um einen Versuch, der nur bezweckt, das Rückenmark vom Gehirn zu trennen. Diesen Versuch so anzustellen, wie beim Haifisch, nämlich den Rochen einfach zu decapitiren, hielt ich nicht für gerathen, weil man dabei die hauptsächlichsten Muskeln, welche der Locomotion dienen, quer durchschneiden würde. Nur die

Durchschneidung der Wirbelsäule in irgend einer Höhe zu machen, was ja immer am bequemsten ist, war bedenklich, wenn man den Verlauf der Rückenmarksnerven nicht genau kennt, welcher in Folge der eigenthümlichen Körperform und besonders wegen der Lage der elektrischen Organe vom gewöhnlichen Modus etwas abweichen kann. Ich habe deshalb den ganzen *Plexus brachialis* präparirt und mich überzeugt, dass die Durchschneidung nur hoch oben unmittelbar am Nackenmarke gemacht werden muss, wenn nicht die obersten Spinalnerven unter der Botmässigkeit des Nackenmarkes, d. h. des allgemeinen Bewegungscentrums, verbleiben sollen. In solchem Falle würde der Versuch falsch sein.

Bei einer frischen Torpedo eröffne ich den Wirbelcanal und trenne das Rückenmark vom Gehirn genau oberhalb des ersten Spinalnerven. Die Wunde wird durch Naht der Haut gut geschlossen und der Fisch in's Wasser gesetzt: er athmet ganz regelmässig und macht auf Reiz Schwimmbewegungen. So operirte Rochen befanden sich nach drei Wochen noch sehr wohl, worauf die Beobachtung, als ohne weiteres Interesse, aufgegeben wurde.

Zu den Schwimmbewegungen ist Zweierlei zu bemerken: 1. Die Rochen ohne Gehirn schwimmen niemals so andauernd und so ausgiebig wie die Haie, und 2. sie halten sich während des Schwimmens wesentlich auf dem Boden. Was den ersten Punkt anbetrifft, so mache ich darauf aufmerksam, dass auch die unversehrten Rochen keine Schwimmer sind von der Gewaltigkeit, wie die Haifische. Was den zweiten Punkt anbetrifft, so haben wir dieselbe Erscheinung auch schon bei den Haifischen besonders angemerkt.

Alles dies ist augenblicklich hier belanglos; worauf allein es ankommt, ist, dass das Rückenmark der Rochen volle Locomobilität besitzt.

Sechstes Capitel.

Das Rückenmark der Ganoiden.

Wenn ich mich hier vorläufig auf die Untersuchung des Rückenmarkes beschränke, so geschieht das aus mehreren Gründen. Zunächst, und das ist der wesentlichste Grund, können wir mit Zuversicht voraussetzen, dass das Gehirn der Ganoiden sich principiell in seinen Functionen dem Gehirn der Selachier und Teleostier anschliessen wird. Nur das Verhalten des Grosshirns kann zweifelhaft sein und hier müssen specielle Untersuchungen gemacht werden, aber die Erörterung der phylogenetischen Entwickelung dieses Hirntheiles wird in einer späteren Abtheilung erfolgen, wohin ich deshalb auch die Untersuchung des Grosshirns der Ganoiden verlegt habe. Das musste um so mehr geschehen, als die Beschaffung des Materials seine besonderen Schwierigkeiten hat.

Selbstverständlich kann es sich für uns nur um Knorpelganoiden handeln, da die Knochenganoiden in Europa gar nicht vorkommen. Was jene betrifft, so sind es besonders der eigentliche Stör (*Acipenser sturio*) und der Sterlett (*Acipenser ruthenus*), welche für uns in Betracht kommen. Der erstere, welcher eine Länge von 3 m erreicht, lebt im ganzen Atlantischen Meere, im Mittelmeere, in der Nord- und Ostsee, von wo er zur Laichzeit in die Flüsse aufsteigt. Der Sterlett, von 1 m Länge, gehört ausschliesslich dem Gebiete des Schwarzen und Kaspischen Meeres an; er steigt von dort auch in die Donau auf, so dass einzelne Exemplare bei Wien und selbst Regensburg gefangen werden.

Da im Bereiche der zoologischen Station von Neapel leider keine Störe vorkommen (nur im Gebiete des Adriatischen Meeres werden Ende Mai und Juni einige gefangen), so wandte ich mich nach Hamburg, wo, wie eingezogene Erkundigungen ergeben hatten, in den Monaten Mai bis August täglich 50 und mehr grosser Störe lebend auf den Markt kommen. In der Pfingstwoche dieses Jahres sah ich denn an der Störhalle von Hamburg diese Riesen von 2 bis 3 m landen: Wie sie dann weiter entblutet und durch Schlag auf den Schädel getödtet werden, wie man ihnen die Bauchhöhle aufschneidet, um die Ovarien behufs der Caviargewinnung zu entnehmen und sie endlich zur Räucherung anatomisch zerlegt wurden. Da war reichlich Material, um sich über die einschlägigen anatomischen Verhältnisse zu orientiren, aber physiologische Versuche lassen sich an diesen Riesen aus leicht ersichtlichen Gründen nicht machen.

Um kleinere Störe bis zu $^1/_2$ m zu bekommen, bedarf es der Erlaubniss der Regierung, welche mit Sorgfalt die Schonung der jungen Thiere überwacht. Nachdem dieselbe eingeholt war, erhielt ich einige kleinere Exemplare von ca. 30 bis 50 cm, an denen ich nur die Frage zu entscheiden hatte, ob das Rückenmark Locomobilität besitzt und sich verhält, wie jenes der Selachier oder ob es sie verloren hat gleich dem der Teleostier.

Bei künstlicher Respiration durchschneide ich dem Stör hinter den Brustflossen durch die ganze Dicke der Muskulatur hindurch das Rückenmark, ohne die Leibeshöhle zu eröffnen, nähe mit Faden die Wunde wieder zu und setze den Fisch, dessen Kopf an dem Rumpfe nunmehr nur noch als todte Masse hängt, ins Wasser: er athmet ganz regelmässig und macht vollständige Locomotionen, mit denen er sich aber wesentlich auf dem Boden hält und nur wenig in die Höhe aufsteigt. Während er sich bewegt, erhält er sein Gleichgewicht, aber wenn er zur Ruhe kommt, fällt er leicht auf die Seite und bleibt häufig in dieser Lage liegen.

Nachdem der Fisch in diesem Zustande zwei Tage gelebt hatte, holte ich ihn aus dem Wasser und schnitt nunmehr, um den vollen objectiven Beweis zu liefern (obgleich ich keinen Zweifel hatte), den Kopf völlig vom Rumpfe: der Torso machte dieselben Locomotionen.

Wir sehen demnach: Das Rückenmark des Störes besitzt die gleiche Locomobilität, wie jenes der Selachier[1]).

---

[1]) Ich nehme hier gern Gelegenheit, dem Director des naturhistor. Museums zu Hamburg, Hrn. Prof. Al. Pagenstecher, auf dessen Institut die geschilderten Versuche ausgeführt wurden, für die Aufnahme in dasselbe meinen verbindlichsten Dank zu sagen. Ebenso dem Assistenten des Instituts, Hrn. Dr. v. Bruun, der mich mit Unermüdlichkeit in meinen Bestrebungen unterstützte.

Siebentes Capitel.

Das Rückenmark der Petromyzonten.

Von den *Petromyzonten* (Neunaugen) habe ich untersuchen können 1. *Ammocoetes branchialis* (Querder), die Larve von *Petromyzon Planeri*; 2. *Petromyzon Planeri* selbst und 3. *Petromyzon fluviatilis*. Jene beiden stammten aus der Murg bei Gernsbach im Schwarzwalde[1]), dieses aus dem Neckar, welcher uns in dem protrahirten Herbste des vorigen Jahres reichlicher Neunaugen bot, als in irgend einem anderen Jahre.

Bevor ich in die Schilderung meiner Versuche eintrete, möchte ich einige auf eigener Beobachtung fussende biologische Notizen voraussenden, weil wir sie später brauchen werden. Diese Daten sind theilweise schon bekannt, in einigen Fällen aber ist ihre Richtigkeit bestritten worden.

§. 1.

Biologische Notizen.

Man brachte mir einen Eimer, dessen Boden bis zu halber Höhe etwa mit Sand bedeckt war, über welchem einige Centimeter hoch Wasser stand mit dem Bemerken, dass in diesem Gefässe die gesuchten Fische sich befänden. Es herrschte idyllische Ruhe in dem Gefäss, welche durch keinerlei Thier gestört wurde. Als ich aber mit der

[1]) Ich möchte diese Gelegenheit benutzen, um Hrn. Gewerbelehrer Zimmermann in Gernsbach meinen verbindlichsten Dank auszudrücken für seine freundlichen Bemühungen um die Beschaffung dieser Fische.

ganzen Hand durch den Sand fahrend denselben aufwühlte, da belebte sich die Scene und in rascher, schlängelnder Bewegung huschten kleine Fischchen durch das Wasser, um bald wieder in dem Sande zu verschwinden oder platt auf demselben liegen zu bleiben. Man sieht Fischchen von 6 bis 15 und 12 bis 15 cm Länge; die ersteren sind die *Ammocoetes*, die letzteren die geschlechtsreifen *Petromyzonten*, woraus man ersehen kann, dass Larven vorkommen, welche grösser sind, als die entwickelten Thiere; eine Thatsache, welche der grösste Kenner der Neunaugen, Aug. Müller, ebenfalls schon beobachtet hat: „Die Querder sind nicht selten grösser, als die Neunaugen“ [1]). Wenn so die beiden Thiere nicht durch ihre Länge unterschieden werden können, so besitzen sie doch anderweitige Charaktere, welche ihre genaue Bestimmung und Unterscheidung möglich machen: Jene haben eine gelbliche Farbe und sind augenlos, diese haben den bläulich schimmernden Metallglanz und besitzen deutliche Augen. Vor Allem besitzen die Querder aber noch keinen Saugmund, während wir denselben bei den *Petromyzonten* schon vorfinden. Daher können sich die Larven, wie auch v. Siebold gegen Rathke hervorhebt, niemals ansaugen und die oft an ihren Kiemen beobachtete rothe Farbe kann nicht vom Blute der Thiere herrühren, an welche sie sich sollten angesaugt haben. Was den Saugmund von *Petromyzon Planeri* betrifft, so scheint mir das Thier wenig oder gar keinen Gebrauch davon gemacht zu haben: ich habe wenigstens niemals gesehen, dass es sich so regelmässig, wie das Flussneunauge, an feste Gegenstände ansaugt; im Gegentheil, es liegt im Sande vergraben oder ruht mit seiner Breitseite auf demselben. Um mich indess von der Leistungsfähigkeit des Saugmundes zu überzeugen, drückte ich das Neunauge mit dem Munde gegen die Glaswand und sah es an derselben haften. Aber nicht lange und bald liess es die Wand fahren und wandte sich wieder dem Sande zu.

Was weiter die Querder betrifft, welche ich 14 Tage lang in meinem Bassin beobachtet habe, so müsste ich über ihre Lebensweise eigentlich das wiederholen, was schon beim *Amphioxus* gesagt worden ist: so sehr sind sie darin einander gleich. Beide machen schlängelnde

[1]) Aug. Müller, Ueber die Entwickelung der Neunaugen. Vorläufige Mittheilung. Joh. Müller's Archiv, 1856, S. 334.

Bewegungen, mit denen sie sich eiligst in den Sand einbohren; der *Ammocoetes* sogar so tief, dass weder Kopf- noch Schwanzende hervorguckt, wie beim *Amphioxus*. Ist kein Sand in dem Gefäss vorhanden oder gelingt es dem *Ammocoetes* nicht, sich einzubohren, so legt er sich, wie der *Amphioxus*, auf die Seite, eine Lage, welche für ihn, wie für den *Amphioxus* auch, eine zweite Gleichgewichtslage bildet. Ich habe ferner, wie beim *Amphioxus*, in meinem an *Ammocoeten* reichen Aquarium, dessen Boden mit Sand bedeckt war, tagelang nicht die geringste Bewegung wahrnehmen können, so dass ich dem Querder, innerhalb der nämlichen Grenzen, wie dem *Amphioxus*, jede Spontaneität absprechen kann.

Da ich auf diese Thatsachen aus später ersichtlichen Gründen einen gewissen Werth lege, so habe ich mich bei anderen Autoren, insbesondere bei Aug. Müller, nach ähnlichen Angaben umgethan. Und nicht vergeblich, denn er schreibt vom Querder[1]): „Ist der Boden mit Sand bedeckt, so wühlen sie sich, wie sie das auch im Freien thun, in den Grund ein, so dass sie nur theilweise sichtbar bleiben oder auch ganz verschüttet werden und respiriren das Wasser unter dem Schutze ihres Gitterwerkes. Sie leben von dem, was ihnen so in den Mund läuft, ähnlich dem *Branchiostoma* (*Amphioxus*) und haben Flimmerepithel im Schlunde. Schalen von Bacillarien fand ich in allen Querdern, die ich darauf untersuchte.“ Also auch dieser Autor, welcher sich bekanntlich sehr eingehend mit der Biologie der *Petromyzonten* beschäftigt hat, betont die Gleichheit in den Lebensverhältnissen des Querders mit jenen des *Amphioxus*.

Aehnliches aber gilt auch von dem geschlechtsreifen Thiere, dem *Petromyzon Planeri*, während sich *Petromyzon fluviatalis* wesentlich davon unterscheidet dadurch, dass es sich niemals in den Sand eingräbt, sondern stets an feste Gegenstände sich ansaugt; freilich sieht man auch bei ihm sonst sehr wenig von ausgesprochenen Willensäusserungen.

---

[1]) l. c.

§. 2.

Die Versuche.

Man hebe einen Querder beliebiger Grösse aus dem Wasser, zerschneide ihn etwa in der Mitte des Leibes mit scharfem Scheerenschnitt in zwei Theile und bringe dieselben wieder ins Wasser zurück, so macht das Kopfstück regelmässige Locomotionen, das Schwanzstück aber verharrt in Unthätigkeit. Reizt man dasselbe mechanisch, z. B. durch Druck mit dem Finger, so macht es wohl eine ungeordnete Bewegung, aber keine Locomotion. Ueberträgt man nunmehr das Schwanzstück in Pikrinschwefelsäure von wenigstens 1 Proc., so beginnen sogleich regelmässige Locomotionen, welche so lange anhalten, als es die verheerende Wirkung der Säure eben zulässt. Da mir sehr viel Material zu Gebote stand, so habe ich den einen und den anderen Versuch häufig wiederholt, ohne jemals unter den natürlichen Verhältnissen im Wasser am decapitirten *Ammocoetes* Locomotionen gesehen zu haben. Da diese Fische eine ähnliche Resistenz besitzen, wie *Amphioxus*, indem sie selbst im Sommer ohne Gefahr sich versenden lassen, so kann man schliessen, dass das negative Resultat dem wirklichen Sachverhalt entspricht und nicht auf den blutigen Eingriff zu beziehen ist.

Genau dasselbe wiederholt sich für *Petromyzon Planeri:* Das decapitirte Thier macht im Wasser niemals Locomotionen, aber sogleich, nachdem man es in die Pikrinschwefelsäure transferirt hatte.

Da nicht vorauszusehen war, wie sich die Dinge für das Flussneunauge gestalten würden und da wir hier niemals mit Sicherheit auf eine grössere Anzahl dieser Fische rechnen können, so stellte ich jedenfalls ein Bassin zurecht, welches über doppelt so lang ist als die zu erwartenden Flussneunaugen und dessen Boden ca. drei Finger hoch mit einer 3 bis 2 proc. Lösung der Pikrinschwefelsäure bedeckt wurde.

Ein eben gefangenes Flussneunauge wird durch einen Schnitt geköpft, welcher gerade hinter das letzte Kiemenloch fällt. In das Wasser zurückgebracht, macht der Kopf, indem er zugleich seine

Athembewegungen sogar längere Zeit fortsetzt, Locomotionen, aber der Rumpf bleibt unbeweglich; auf mechanische Reizung macht er ungeordnete Bewegungen, aber zu Locomotionen kommt es nicht. Bringt man ihn nunmehr in das Bad von Pikrinschwefelsäure, so durchschwimmt er in regelrechter Locomotion und mit vollkommener Aequilibrirung die ganze Länge des Bassins. Ich habe diesen Versuch allmälig an ca. zehn Neunaugen wiederholt, ohne jemals eine Locomotion des decapitirten Thieres im Wasser gesehen zu haben. Ebensowenig habe ich den Rumpf ausserhalb des Wassers Locomotionen machen sehen. Das Flussneunauge verhält sich demnach ganz ebenso wie seine nächsten Verwandten *Petromyzon Planeri* und *Ammocoetes branchialis*.

§. 3.

Analysirende Bemerkungen.

Der Versuch hatte entscheiden sollen, ob das Rückenmark der *Petromyzonten*, wenn es aus der Verbindung mit dem Gehirn abgelöst wird, locomotorische Fähigkeiten zeigt, wie jenes des Haifisches. Der Versuch hat entschieden, dass das nicht der Fall ist, so lange der Rumpf im gewöhnlichen Süsswasser sich befindet, aber es beginnen ganz regelmässige Locomotionen in der Pikrinschwefelsäure. Da die Säure nicht im Stande ist, die für die Ortsbewegung nöthige Combination von nervösen Elementen des Rückenmarkes zu erzeugen, so müssen wir schliessen, dass der nervöse locomotorische Apparat im Rückenmarke der Neunaugen zwar noch vorhanden ist, aber auf einer Stufe so herabgesetzter Erregbarkeit, dass nur starke periphere Reize ihn aus seiner Lethargie zu erwecken vermögen. Dass im Kopfe der *Petromyzonten* ein allgemeines Bewegungscentrum liegt, folgt aus dem ersten Versuche.

Achtes Capitel.

Das Rückenmark des Aales.

Der Aal gehört zu denjenigen Thieren, deren Organe oder Theile davon den Tod des Individuums am längsten überleben. Es werden daher nicht allein im grossen Publicum, sondern auch in wissenschaftlichen Kreisen mancherlei Wunderthaten überlebender Theile oder seiner Organe erzählt. Diese Leistungen können für uns hier ebenfalls von Interesse sein, wenn sie sich beziehen sollten auf locomotorische Leistungen des geköpften Thieres. Indess muss man damit sehr vorsichtig sein, denn die Erzählung von dem Aalstück, welches noch aus der Bratpfanne springt, lehrt noch lange keine Locomotion. Eine eingehende Untersuchung des Aales in dieser Richtung wird uns in den Stand setzen, Wahrheit und Dichtung von einander zu scheiden.

§. 1.

Die Versuche.

Wenn man einen kräftigen Aal durch einen Schnitt unmittelbar hinter den Brustflossen köpft und ihn auf den Tisch legt, so wird er in vielen Fällen kraftlos auf die Seite fallen und so liegen bleiben. Reizt man ihn durch Druck auf den Schwanz, so krümmt sich derselbe wohl, aber ohne weiteren Effect. Bringt man den Rumpf ins Wasser, so wiederholt sich hier nur dasselbe Bild. In einem zweiten Falle der Decapitation bringe ich den geköpften Aal auf der Tischplatte in seine natürliche Bauchlage: da beginnen schlängelnde

Bewegungen des Schwanzes, die sich längere Zeit wiederholen — aber der Rumpf schreitet nicht vom Platze. Ins Wasser gebracht, orientire ich ihn ebenfalls in seine natürliche Lage und ebenso beginnen schlängelnde Bewegungen des Schwanzes, welche längere Zeit anhalten und bei denen der Rumpf ganz kleine Verschiebungen vom Platze erfährt. In einem seltenen Falle beginnt der geköpfte Aal auf der Tischplatte sich sogleich in Bewegung zu setzen und zweifellos eine Ortsbewegung auszuführen. Im Wasser geschieht dasselbe, aber hier kann man leicht beobachten, dass die schlängelnden Bewegungen nur im Schwanztheile ablaufen, während der Vordertheil des Körpers an den schlängelnden Bewegungen keinen Antheil nimmt. Die Erscheinungen bleiben dieselben, wenn man die Köpfung halbwegs zwischen Brustflossen und der Rückenflosse vornimmt. Macht man die Köpfung noch weiter hinten, so ist der Erfolg im Allgemeinen ungünstiger, weil der Fisch in Folge mangelhafter Aequilibrirung leicht auf die Seite fällt und die Schwanzbewegung dann aufhört. Die Aequilibrirung ist hier aus rein mechanischen Gründen mangelhaft, weil die Unterstützungsfläche allmälig an Ausdehnung verliert.

Wir sehen also, dass der decapitirte Aal in einer Reihe von Fällen Locomotionen macht, in einer anderen Reihe nicht. Indess haben wir ein Mittel an der Hand, um den decapitirten Aal in allen Fällen (mit sehr seltenen Ausnahmen) gehen zu machen, wenn wir ihn nämlich in das Bad von Pikrinschwefelsäure (2 bis 3 Proc.) setzen. Sorgt man nun für ein hinreichend langes Bassin (wie oben schon bemerkt worden ist), so wird man ihn langsamer oder rascher deutlich fortschreiten sehen, aber doch immer so, dass der Vorderkörper frei bleibt von den schlängelnden Bewegungen.

§. 2.

Analyse der Versuche.

Wir ersehen aus den mitgetheilten Versuchen, dass das Rückenmark des Aales Locomobilität besitzt, aber doch nur in seinem Schwanztheile. Was den Eintritt dieser Bewegungen betrifft, so sind

sie, wie man wiederholt beobachten kann, abhängig von einem mechanischen Reize auf den Schwanz, den man auf denselben applicirt, indem man ihn ein wenig drückend durch die Hand gleiten lässt. In vielen Fällen wird dieser Reiz schon auf den Schwanz ausgeübt bei den Manipulationen, welche nothwendig mit der Köpfung des sich wehrenden Aales verbunden sind. Daher kann es vorkommen, dass die Bewegungen schon beginnen, wenn der kopflose Rumpf etwas unsanft auf die Tischplatte gleitet. Aber dies Ereigniss ist seltener; in der Mehrzahl der Fälle fällt er nach der Köpfung kraftlos auf die Seite, in welcher Lage aber beginnende Schlängelungen des Schwanzes sehr bald durch die Tischplatte selbst gehindert werden, weil sie in einer senkrecht zur Tischplatte stehenden Ebene erfolgen sollten. Deshalb ist es vortheilhaft, den Rumpf in seine natürliche Lage zu bringen, worauf die Schwanzbewegungen nun ungehindert sich fortsetzen können. Es scheint, dass die Bewegungen selbst hierbei als Reiz wirken und die folgenden auslösen. Daher können sie, besonders im Wasser, wo der Widerstand der Reibung sehr gering ist, längere Zeit weitergehen.

Aus alle dem folgt, dass die locomotorischen Elemente des Schwanzes ihre normale Erregbarkeit erhalten haben, die allerdings eben an der Schwelle sich befinden mag. Dagegen haben die vorderen Rumpfmetameren ihre Locomobilität völlig eingebüsst, welche selbst durch den heftigen Reiz, die Pikrinschwefelsäure, nicht mehr geweckt werden kann. Ob eine wirkliche Locomotion eintritt, d. h. eine wesentliche Verschiebung des Körpers in gerader Linie stattfindet, oder ob der Rumpf auf ein und demselben Platze stehen bleibt, während der Schwanz fortwährend sich schlängelt, hängt ausschliesslich von dem Verhältniss der Energie der Schwanzbewegungen und den zu überwindenden Widerständen ab. Letztere bestehen in dem Gewichte des Rumpfes und der Reibung, welche derselbe gegen Wasser und Unterlage ausübt. Kommt die Locomotion zu Stande, so wird der vorderste Theil des Rumpfes von dem Schwanze als todte Masse nach vorn verschoben; die Bewegung des Rumpfes geschieht also rein passiv.

Geschieht die Köpfung durch Transversalschnitt in den unteren Theil des Nackenmarkes, worauf ich es niemals zu Ortsbewegungen

habe kommen sehen, so scheint die Energie der Schwanzbewegung nicht hinreichend zu sein, um auch das Gewicht des Kopfes zu überwinden.

Im Ganzen zeigt das Rückenmark des Aales, was die Locomobilität betrifft, die grösste Analogie zu dem der Eidechse[1]), wo jene Funktion des Rückenmarkes sich ebenfalls nur in dem hinteren Theile erhalten hatte, während sie dem vorderen Theile vollständig abhanden gekommen war.

Aehnlich wie das Rückenmark des Aales verhält sich jenes des Schlammpeitzgers (*Cobitis fossilis*). Die Aalruppe (*Gadus lota*) in dieser Richtung hin zu prüfen, hätte ich gern gewünscht, aber ich habe keine erhalten können.

Endlich sei noch bemerkt, dass einer unserer gewöhnlichen Knochenfische, wie z. B. *Squalius cephalus*, dekapitirt und in das Bad von Pikrinschwefelsäure gesetzt, keine Lokomotion macht.

[1]) J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse etc. A. a. O. S. 541.

Neuntes Capitel.

Die Zwangsbewegungen der Fische.

Da, wie wir beim Frosche gesehen haben, Zwangsbewegungen durch einseitige Abtragung gewisser Hirntheile oder durch einseitige Schnitte in dieselben entstehen, so wird es auch hier sich zunächst nur um die analogen Operationen handeln. Indem ich bezüglich aller zu befolgenden Regeln auf das beim Froschhirn Gesagte verweise[1]), bemerke ich hier nur, dass man schon bei der Operation darauf bedacht sein muss, thatsächlich das abzutragen, was man abzutragen oder zu durchschneiden beabsichtigt hatte und dass man in jedem Falle durch die folgende Section die Operation zu verificiren hat.

§. 1.

Versuche an Knochenfischen.

Die Knochenfischversuche sind alle an unserem *Squalius cephalus* ausgeführt worden. Abweichungen davon werden besonders angegeben werden.

A. Einseitige Abtragung des Grosshirns.

Diese Operation verursacht keine Störungen der regelmässigen und geradlinigen Bewegungen.

[1]) Froschhirn S. 81.

B. Einseitige Abtragung des Mittelhirns.

So lange man mit der Abtragung innerhalb der Decke des Mittelhirns bleibt, erhält man hier so wenig Zwangsbewegungen, wie beim Frosche. Solche treten erst auf, wenn man die Basis angreift und zwar entstehen Kreisbewegungen nach der unverletzten Seite; ebenfalls genau wie beim Frosch. Der Fischkörper selbst ist hierbei regelmässig in einem Bogen gekrümmt, welcher in die Peripherie der Kreisbahn fällt. Vom Frosch weicht der Versuch insofern ab, als der Fisch bei seiner Kreisbewegung auf dem Rücken liegt und die Bewegung dann scheinbar nach der verletzten Seite erfolgt. Der Fisch muss aber auf den Rücken zu liegen kommen, weil, wie oben gezeigt worden ist, in der Mittelhirnbasis die Centralstation für die Aequilibrirung seiner Lage enthalten ist.

Andere Formen der Zwangsbewegung erscheinen bei Verwundung des Mittelhirns nicht, obgleich ich einzelne Schnitte in mancherlei Richtung durch dasselbe geführt habe. Nichtsdestoweniger findet man in der Litteratur Angaben, denen zu Folge Rollbewegungen nach einseitiger Verletzung des Mittelhirns gesehen worden sind. So schreibt Baudelot[1]): „*Lorsque l'on vient à piquer, soit directement, soit à travers la voûte du crâne, le plancher de l'un des lobes optiques, l'animal décrit aussitôt en nageant un mouvement de rotation autour de son axe.*“ Was Baudelot hier beschreibt, mag ganz richtig sein; nichtsdestoweniger ist das ein Irrthum, welcher sich in folgender Weise aufklärt: Es ist schon wiederholt darauf hingewiesen worden, wie sehr die Aequilibrirung der Knochenfische von der Integrität der Mittelhirnbasis abhängig ist. Der Fisch verliert um so sicherer sein Gleichgewicht, je mehr man vom Mittelhirn abträgt. Dasselbe wiederholt sich aber auch für die asymmetrischen Verletzungen des Mittelhirns. Legt man solche als Schnitte an, so ist das Gleichgewicht nur periodisch gestört und der Fisch schwimmt bald auf dem Rücken, bald aber rafft er sich auf und schwimmt äquilibrirt auf dem Bauche.

[1]) l. c. p. 107.

Mischt sich da hinein die Kreisbewegung, so kann man in der That meinen, dass der Fisch Rollbewegungen macht. Dass diese Auffassung die richtige ist, geht auch weiter aus der Richtung hervor, in welcher diese Rollbewegungen erfolgen sollen. Darüber schreibt derselbe Forscher weiter: „*Ce mouvement s'effectue toujours vers le côté opposé à la lésion etc.*“ Ich habe aber schon für den Frosch gezeigt, dass die Rollbewegung ausnahmslos nach der Seite der Verletzung geschieht und für den Fisch wird dasselbe zu gelten haben, denn die Verletzung des Nackenmarkes, des Hirntheils *par excellence*, von welchem Rollbewegungen zu erhalten sind, giebt auch beim Fisch die Rollbewegung in dem angegebenen Sinne.

Baudelot befand sich also in einem allerdings leicht verzeihlichen Irrthume und die Wahrheit ist die, dass einseitige Verletzungen des Mittelhirns der Fische ausschliesslich Kreisbewegungen erzeugen.

Für das Mittelhirn sei endlich bemerkt, dass ein einseitiger Schnitt knapp innerhalb des vordersten Drittels keine Zwangsbewegungen hervorruft.

C. Einseitige Abtragung des Kleinhirns.

Was das Kleinhirn anbetrifft, so ist es geglückt, nicht allein die *Pars posterior*, sondern auch die *Pars anterior* und selbst den diese beiden Theile verbindenden Pfeiler einseitig abzutragen, ohne dass es zu Zwangsbewegungen gekommen wäre.

D. Einseitige Schnitte in das Nackenmark.

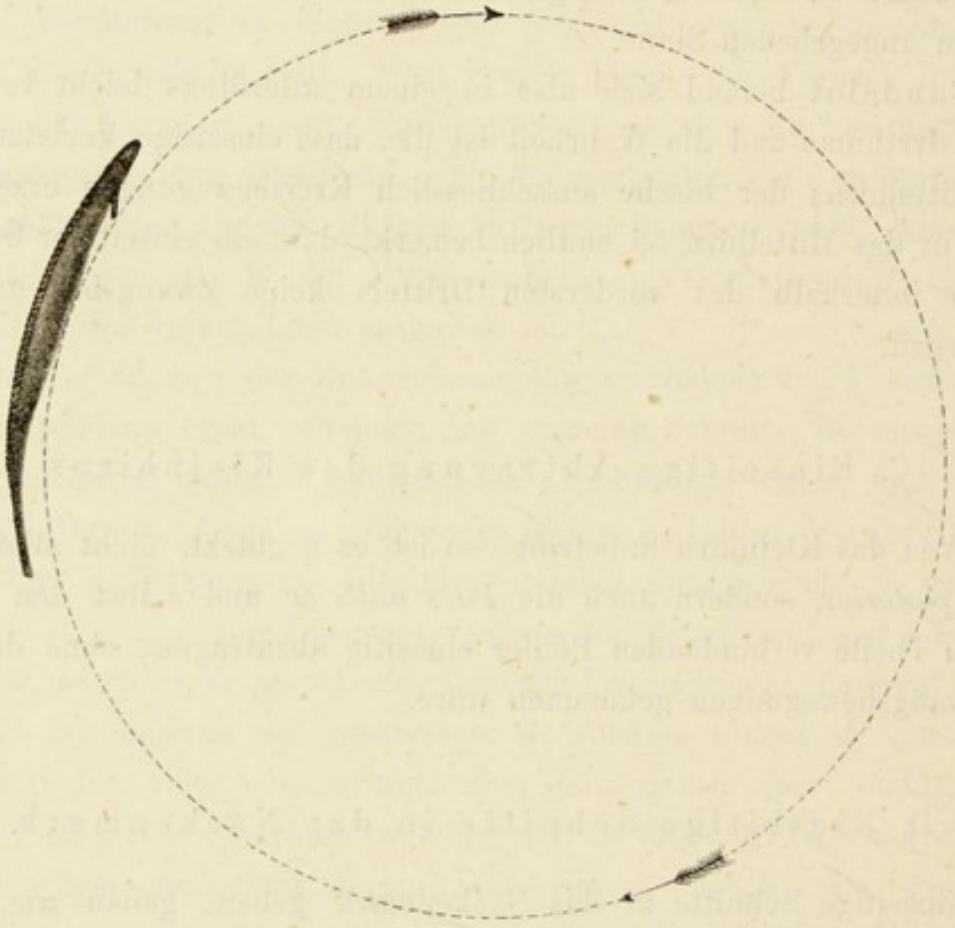
Einseitige Schnitte in das Nackenmark geben, genau wie beim Frosche, Rollbewegungen nach der verletzten Seite. Auch hier ist der Wall der Rautengrube der empfindlichste Theil, dessen Verletzung demnach auch am sichersten die Rollbewegung hervorruft.

Besonders sei hervorgehoben, dass weder hier, noch bei den folgenden Zwangsbewegungen periphere Störungen in der Muskelthätigkeit beobachtet werden.

E. Die Zwangsbewegungen der Pleuronectiden[1]).

Die Pleuronectiden werden hier besonders einer Untersuchung unterworfen, weil sie uns einen speciellen, sehr interessanten Fall von Zwangsbewegungen bieten. Diese Fische, zu denen die Butten (*Rhombus*), die Schollen (*Platessa*) und die Seezungen (*Solea*) gehören, zeichnen sich vor allen übrigen Fischen durch ihre asymmetrische

Fig. 22.



Form aus. Sie liegen und schwimmen stets auf der einen Seite, welche in der Regel ungefärbt ist und kein Auge trägt (Blindseite), während die obere Seite gefärbt erscheint und mit den beiden Augen besetzt ist (Augenseite). Die Morphologie hat nun gefunden, dass

[1]) Diese Versuche sind schon in der Festschrift des naturhistor.-med. Vereins zu Heidelberg, gewidmet zur fünften Säcularfeier der Universität Heidelberg, (C. Winter 1886), mitgetheilt worden.

diese Asymmetrie der Körperform nicht von vornherein in der Entwickelung angelegt ist, sondern dass sie sich erst später im Verlaufe des Wachsthumes ausgebildet hat[1]), denn die jungen Pleuronectiden sind noch vollkommen symmetrisch und schwimmen so, wie alle übrigen Fische.

Die Zwangsbewegungen bieten uns ein Mittel, die Richtigkeit dieser morphologischen Auffassung zu beweisen. Wir können jeden Cranioten, also auch jeden Fisch zwingen, seine geradlinige Bewegung in eine kreisförmige zu verwandeln, wenn wir ihm die eine Hälfte des Mittelhirns nehmen. Denken wir diese Abtragung an einem jungen noch symmetrischen oder an einem asymmetrischen Pleuronectiden ausgeführt, welcher wieder senkrecht auf seiner Bauchflosse schwimmend gedacht sein möge, so muss der Fisch nach jener Operation die Kreisbewegung in einem in horizontaler Ebene gelegenen Kreise ausführen (S. Fig. 22). Diese Ebene bildet mit jener, in welcher die Breitseite des Fisches steht, einen Winkel von 90°. Haben die Pleuronectiden ihre jetzige Form dadurch erhalten, dass sie sich in einem Winkel von 90° um ihre Längenaxe gedreht haben, so muss diese Lageveränderung in der dem Fische neuerdings durch die Operation angewiesenen Kreisbewegung so zum Ausdruck kommen, dass letztere nunmehr in einem Kreise erfolgt, welcher in der verticalen Ebene steht.

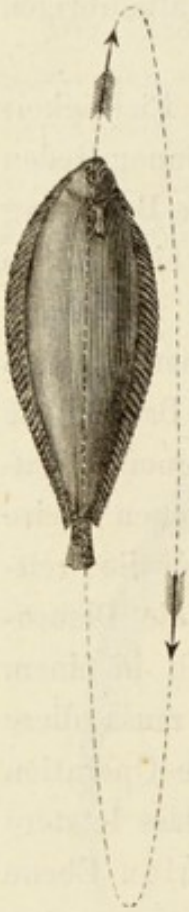
Der Versuch hat diese Deduction vollkommen bestätigt.

Wir können aber weiter bei den symmetrischen Fischen auch die Richtung der Kreisbewegung vorschreiben; wir können festsetzen, dass sie einmal im Sinne des Uhrzeigers erfolgt, wenn wir nämlich die linke Hälfte des Mittelhirns abtragen und das andere Mal in entgegengesetztem Sinne, wenn die rechte Seite des Mittelhirns entfernt wird. Genau dasselbe muss aber auch für die in verticaler Ebene erfolgende Kreisbewegung wiederkehren: die Bewegung erfolgt im Sinne des Uhrzeigers, wenn wir die linke Hälfte des Mittelhirns

[1]) P. J. Vanbeneden, Note s. l. symmetrie des poissons Pleuronectes dans leur jeune âge. Bulletins de l'Académie de Belgique. T. XX, 1853, p. 205. — J. J. S. Steenstrup, Observations s. l. développement des Pleuronectes. Annal. d. sciences nat. Zoologie, II, 1864. — A. Agassiz, On the young stages of bony fishes. II, Development of the Flounders. Proceedings of the americ. academy etc. Vol. XIV, Boston 1878—1879.

abtragen; bei Abtragung der rechten Hälfte in entgegengesetztem Sinne, wenn wir den Fisch von der Rückenflosse her betrachten.

Fig. 23.



Dazu kommt noch eine interessante Erscheinung, welche recht augenscheinlich die Asymmetrie dieser Fische zum Ausdruck bringt. Verfügt man nämlich über dextrale Pleuronectiden, wie es für mich der Fall war (*Solea vulgaris*), so wird im ersten Falle die Blindseite, im anderen Falle die Augenseite nach oben zu liegen kommen, wie der Versuch in der That ergeben hat. Hat man sinistrale Pleuronectiden, so muss Alles bestehen bleiben nur der Sinn der Bewegung sich umkehren.

Fig. 23 zeigt die Kreisbewegung einer dextralen Seezunge, deren Mittelhirn links verletzt worden ist: Die Kreisbewegung erfolgt im vertikalen Kreise und im Sinne des Uhrzeigers mit nach oben gerichteter Blindseite.

Wenngleich diese Versuche schon in sich selbst controlirt werden, so kann man noch eine weitere Controle hinzufügen, indem man dieselben Versuche an symmetrischen Flachfischen wiederholt, bei denen die Kreisbewegung in horizontaler Ebene bleiben muss. Solche Flachfische besitzen wir in den gewöhnlichen Rochen, bei denen der leicht anzustellende Versuch die Voraussetzung bestätigt.

§. 2.

Versuche an Knorpelfischen.

A. Einseitige Abtragungen im Gehirn.

Es handelt sich hier wesentlich nur um Versuche an Haifischen, welche genau denselben Gang nehmen, wie jene des vorigen Paragraphen. Das Resultat ist durchweg dasselbe, wie bei den Knochenfischen, braucht also nicht wiederholt zu werden. Nur über den einen Hirntheil habe ich Rechenschaft abzulegen, den die Knochenfische nicht besitzen oder wenigstens nicht in einer Form, dass er dem Ex-

perimente zugänglich wäre, nämlich das Zwischenhirn, welches bei den Haifischen wohl ausgebildet und für die Abtragung erreichbar ist.

Die einseitige Abtragung des angegebenen Hirntheils veranlasste vorübergehende Kreisbewegung nach der gesunden Seite. Innerhalb 24 Stunden etwa war jede Störung in der Sphäre der Bewegung vorüber.

Diese Beobachtung findet einzig und allein ihr Analogon in der vorübergehenden Uhrzeigerbewegung nach einseitiger Abtragung desselben Hirntheiles beim Frosche.

B. Einseitige Durchschneidung des Rückenmarkes.

Wenn das Rückenmark des Frosches, des Hundes, des Kaninchens und anderer Thiere bei einseitiger Verletzung, wie bekannt, keine Zwangsbewegungen verursacht, so kann man daraus noch nicht folgern, dass das Rückenmark des Haifisches sich ebenso verhalten müsse, da dasselbe in vieler Beziehung sich neu und eigenartig erweist. Der Versuch musste darüber Aufschluss geben.

Man legt bei einem Hundshai das Rückenmark etwas unterhalb des Schultergürtels bloss und durchschneidet es rechtsseitig bis zur Mittellinie. Zwangsbewegungen treten danach nicht ein, weder sogleich, noch nach Tagen, wenn man den Fisch, was leicht geschieht, längere Zeit am Leben erhält. Doch zeigt sich eine Erscheinung, welche bei oberflächlicher Betrachtung des Thieres einen wenig erfahrenen Beobachter leicht zu dem Glauben verführen könnte, Zwangsbewegungen gesehen zu haben. Die Sache ist folgende: Beginnt der operirte Fisch zu schwimmen, so sieht man, wie die Muskeln auf der operirten Seite, ausschliesslich in der Umgebung der Schnittstelle, sich contrahiren und den Körper an dieser Stelle leicht concav biegen. In Folge davon bekommt der Fisch die Neigung, sich ein wenig nach der verletzten Seite zu wenden. Bald aber hört der Krampf der Muskeln auf und der Fisch schwimmt vollkommen normal und geradlinig durch die Fluth. Wenn sich dieser Krampf ab und zu (ohne Gesetzmässigkeit) wiederholt, so wird immer die Neigung zur Abweichung nach der verletzten Seite eintreten.

Wer mit den Erscheinungen der Zwangsbewegungen vertraut ist, wird unschwer übersehen, dass das keine Zwangsbewegungen sind.

Wir schliessen demnach: die einseitige Verletzung des Rückenmarkes der Haie erzeugt keine Zwangsbewegung.

§. 3.

Theoretische Schlüsse.

Wir haben bei den Fischen nur zwei Formen von Zwangsbewegungen zu sehen bekommen, nämlich die Kreisbewegung und die Rollbewegung; erstere ist an das Mittelhirn, letztere an das Nackenmark gebunden. Die Uhrzeigerbewegung scheint zu fehlen, indess kann das eben nur scheinbar sein. An und für sich hätten wir wesentlich auf Verwundung des Zwischenhirns diese Form zu erwarten gehabt; statt ihrer trat dort ebenfalls Kreisbewegung auf. Da diese ganze Frage indess vorläufig gar keine Bedeutung für uns hat, so wollen wir sie auch auf sich beruhen lassen.

Was die Theorie der Zwangsbewegungen betrifft, so verweise ich auf das entsprechende Capitel in meinen Untersuchungen über das Froschhirn, da wir es jetzt principiell mit den gleichen Verhältnissen zu thun haben.

Hier wollen wir dagegen einen allgemeinen Satz ableiten, den ich schon in der Arbeit über das Froschhirn habe ableiten wollen, es aber noch aufgeschoben habe, in Erwartung einer breiteren Basis von Erfahrungen.

Vergleicht man nämlich mit Aufmerksamkeit die doppelseitigen und die einseitigen Abtragungen des Gehirns mit einander, so findet man, dass Zwangsbewegungen nur durch Verletzung solcher Theile entstehen, welche nachweisbar in unmittelbarer Beziehung zur Locomotion des Thieres stehen. Die Beziehung nenne ich unmittelbar, wenn die doppelseitige Abtragung dieses Hirntheiles die Bewegungen des Thieres in irgend einer Weise beeinträchtigt. Ist letzteres nicht der Fall, wenngleich der Hirntheil zur Locomotion in Beziehung steht, so ist sie nur eine mittelbare. So z. B. stehen die Augen, wie ich das beim Frosche schon aus einander gesetzt habe, zweifellos in Beziehung zum allgemeinen Locomotionscentrum, dem sie mancherlei Erregungen zusenden. Aber der Ausfall derselben stört bekanntlich, wie wir

wiederholt gesehen haben, die Locomotion durchaus nicht. Daher macht auch die Durchschneidung eines Opticus so wenig Zwangsbewegungen, wie die einseitige Abtragung des *Tectum opticum*, des Sehcentrums. Ganz ebenso aber muss es sich mit dem Gehör verhalten, mit dem Geruch und dem Geschmack. Endlich aber auch mit dem Grosshirn, d. h. bei den niederen Wirbelthieren, wo seine doppelseitige Abtragung die Locomotion als solche gar nicht beeinträchtigt. Daher bleibt auch die einseitige Abtragung des Grosshirns ohne störende Folgen. Anders aber ist es mit den Empfindungen der Haut, der Muskeln und der Gelenke, welche einen unmittelbaren Einfluss auf die Locomotion ausüben. Wir können daher sagen: Zwangsbewegungen entstehen durch einseitige Verletzung derjenigen Theile des Gehirns, welche in unmittelbarer Beziehung zur Locomotion stehen.

Da wir wissen, dass unter den natürlichen Verhältnissen die Locomotion von dem allgemeinen Bewegungscentrum abhängig ist, so wird dieser Satz heissen: Zwangsbewegungen entstehen durch einseitige Verletzung solcher Theile des Gehirns, welche in unmittelbarer Beziehung zum allgemeinen Bewegungscentrum stehen. Wenn wir diesen Satz noch weiter vereinfachen und zweckmässig umformen, so erhalten wir den allgemeineren und kürzeren Ausdruck: **Die Zwangsbewegungen sind eine Function des allgemeinen Bewegungscentrums.** Daraus folgt unmittelbar: Wo ein allgemeines Bewegungscentrum, dort auch Zwangsbewegungen, und umgekehrt; wo Zwangsbewegungen, dort auch ein allgemeines Bewegungscentrum.

Um übrigens das vorliegende Problem möglichst allgemein zu lösen, mag noch folgender Fall behandelt werden: Man könnte sich vorstellen, dass bei einem Thiere Zwangsbewegungen zur Beobachtung kämen, obgleich dieses Thier über zwei allgemeine Bewegungscentren verfügt. Nämlich dann, wenn das Thier zwei ganz verschiedene Formen der Locomotion besitzt, und für jede derselben ein besonderer Vereinigungspunkt aller Muskeln gegeben ist. Liegen diese beiden Punkte räumlich hinreichend getrennt, so könnte man einseitig den einen verletzen, während der andere unversehrt bliebe. Die darauf folgende

Zwangsbewegung dürfte sich dann aber auch nur auf die eine Form der Bewegung beziehen, während die andere Locomotionsform ganz normal abliefe. Ein hierher gehöriges Beispiel, bei welchem der Sachverhalt experimentell geprüft werden könnte, bietet der Krebs mit seiner doppelten Locomotionsform: einmal unter wesentlicher Benutzung seiner Beine, während der Schwanz einfach gerad gehalten wird, das andere Mal unter wesentlicher Benutzung des Schwanzes, der periodisch sich krümmt und das Wasser schlägt, während sämmtliche Beine, besonders die Scheeren, unthätig nach vorn gestreckt werden. Hier könnte es möglich sein, dass der Krebs im Kreise herumgeht, wenn er seine Füsse benutzt, während er sich geradlinig bewegt, wenn er mit Hülfe seines Schwanzes schwimmt. Aber der directe Versuch hat die Existenz einer solchen Combination bei dem Krebse nicht bestätigt und ich habe auch sonst jenen hypothetischen Fall in der Natur noch nicht verwirklicht gesehen. Doch ist es nicht ausgeschlossen, dass er noch gefunden wird. Angesichts dieser Erörterung würde derselbe keine Ausnahme unseres Gesetzes darstellen, sondern dasselbe von Neuem bestätigen.

Der obige Satz wird seinen vollen Werth erhalten, wenn wir noch beweisen können: Wo kein allgemeines Bewegungscentrum, dort auch keine Zwangsbewegungen und umgekehrt.

Wir haben vom *Amphioxus* nachgewiesen, dass seine Bewegung sich aus der Locomobilität aller seiner gleichwerthigen Metameren zusammensetzt, derselbe mithin kein dominirendes Bewegungscentrum besitzt. An diesen müssen wir uns wenden, um nachzuweisen, dass einseitige Läsion seines Centralnervensystems keine Zwangsbewegungen verursacht. Aus naheliegenden Gründen ist der Versuch aber hier unausführbar. Wir wenden uns deshalb an das Rückenmark des Haifisches, welches in dieser Beziehung vollständig dem Centralnervensystem des *Amphioxus* gleich zu stellen ist: auch hier haben wir es mit lauter gleichwerthigen locomobilen Metameren zu thun. Nun haben wir oben (S. 82) schon gezeigt, dass die einseitige Verletzung des Rückenmarkes des Haies keine Zwangsbewegungen giebt; folglich ist bewiesen, was eben behauptet worden ist [1]).

[1]) Ich gebe gern zu, dass dieser Beweis nur relativ ist; in absoluter Form wird ein solcher dem Leser bei den Wirbellosen vorgestellt werden.

Dieser Satz ist vollkommen richtig, selbst für den Fall, dass es sich um Thiere handelt, welche nur aus einer Metamere bestehen, wie es bei gewissen Wirbellosen der Fall ist. Dann ist das einzig vorhandene Bewegungscentrum zugleich das allgemeine Bewegungscentrum und seine einseitige Abtragung wird zwar auch zu einer krummlinigen Bewegung führen, die freilich mit Paralyse auf der verletzten Seite einhergehen wird; eine sehr differente Erscheinung, die bei den mehrmetamerigen Wirbelthieren niemals eintritt.

Allgemein aber folgt aus diesen Deductionen, **dass der Nachweis von Zwangsbewegungen die sicherste und kürzeste Methode zum Nachweis des allgemeinen Bewegungscentrums darstellt.**

§. 4.

Zwangsbewegungen des Rückenmarkes nach Abtragung des Gehirns.

Obgleich, wie oben gezeigt worden ist, einseitige Verletzungen des Rückenmarkes niemals Zwangsbewegungen hervorrufen, so ist es mir durch eine zufällige Beobachtung geglückt, echte Zwangsbewegungen des Rückenmarkes auf einem ganz neuen Wege aufzufinden. Die Beobachtung konnte nur eine zufällige sein, denn trotz des Besitzes mehrerer allgemeiner Sätze wäre eine Untersuchung in dieser Richtung logisch nicht zu rechtfertigen gewesen.

Beim Haifische (*Scyllium canicula*) wurden die Zwangsbewegungen studirt, welche auf einseitige Abtragung der Mittelhirnbasis folgten. Der Fisch wurde am Leben erhalten, nach 24 Stunden wieder beobachtet, und endlich geköpft, um nochmals zu sehen, wie das Rückenmark vollkommen normale Locomotionen ausführte. Das war zu einer Zeit, als ich noch unter dem Banne stand, welchen diese ausserordentlich bedeutungsvolle Thatsache auf mich ausübte: ich konnte sie mir nicht häufig genug vor Augen führen. Aber nicht genug, dass dieser Torso sich ganz regelmässig durch die Fluth bewegte, geschah diese Bewegung zu grösster Verwunderung nunmehr in demselben Kreise, welchen der ganze Fisch beschrieben hatte. Das Un-

geheuerliche der neuen Erscheinung war so gross, dass ich meinen eigenen Augen nicht trauend zunächst an einen Irrthum glaubte; indess lehrten wiederholte Versuche derselben Art mit Sicherheit, dass der geköpfte Haifisch genau **die Kreisbewegung** wiederholt, welche der kopftragende Fisch vorgeschrieben hatte.

Es ist dabei die fast selbstverständliche Voraussetzung gemacht, dass die Locomotionen des Rumpfes recht kräftig und lebhaft sind. Wo das nicht der Fall ist, hat man schwerlich auf die Ausführung der Kreisbewegung zu rechnen.

Eine Fehlerquelle liegt hier an folgender Stelle: Bei einseitiger Abtragung des Mittelhirns behufs Etablirung der Kreisbewegung ereignet es sich nicht selten, wie ich oben und wiederholt schon hervorgehoben habe, dass man die Abtragung unvollständig macht und dass die folgende Kreisbewegung nach einer oder einigen Stunden wieder verschwindet. Köpft man einen solchen Fisch nach 24 Stunden, so macht das Rückenmark keine Kreisbewegung. Um diesem Irrthume vorzubeugen, hat man sich unmittelbar vor der Köpfung jedesmal von dem Vorhandensein der Kreisbewegung zu überzeugen.

Da wir noch über eine andere Form der Zwangsbewegung verfügen, nämlich die Rollbewegung, so war zu untersuchen, ob das Rückenmark nach Decapitation auch diese wiederholt. Die Rollbewegung war erzeugt worden durch einseitigen Schnitt in das Nackenmark; nach 24 Stunden erfolgte die Köpfung: der Rumpf macht keine Rollbewegung. Man hat hierbei folgende Vorsichtsmaassregeln zu beachten: 1) muss man sich vor der Köpfung überzeugen, dass der Fisch die Rollbewegungen noch macht (vergl. die analogen Bemerkungen bei der Kreisbewegung); 2) sollen die Locomotionen des geköpften Fisches recht energische sein, weil bei schwachen Locomotionen selbst beim kopftragenden Fische die Rollbewegungen ausbleiben können; 3) achte man darauf, dass der geköpfte Fisch nicht auf dem Boden des Bassins, sondern möglichst auf der Oberfläche des Wassers schwimmt, eine Lage, welche die günstigsten Bedingungen für die Rollbewegungen einschliesst. Alle diese Momente waren berücksichtigt worden, aber die Rollbewegungen wurden von dem geköpften Fische nicht wiederholt, woraus wir schliessen können,

dass der geköpfte Fisch die vorgeschriebene **Rollbewegung** des kopftragenden Fisches nicht auszuführen vermag.

Die weitere Untersuchung hatte die Aufgabe, zu entscheiden, ob die Zwangsbewegungen des Rückenmarkes auftreten, wenn man die Köpfung direct auf die einseitige Verletzung des Gehirns folgen lässt oder ob zwischen diesen beiden Acten — Etablirung der Zwangsbewegung und Köpfung — eine gewisse Zeit verstreichen muss.

Es werden daher Haifische (*Scyllium canicula* und *catulus*) von circa 40 cm Länge durch rechts- oder linksseitige Abtragung des Mittelhirns in die entsprechende Kreisbewegung versetzt und eine, drei, sechs und zehn Stunden nach der Operation geköpft, worauf die Prüfung in einem hinreichend geräumigen Bassin erfolgt. Weder nach einer, noch nach zehn Stunden machten die geköpften Haifische die vorgezeichneten Kreisbewegungen [1]). Daraus folgt, dass diese Zwangsbewegungen nach der zehnten und innerhalb der vierundzwanzigsten Stunde nach der Köpfung eintreten. In Beantwortung der gestellten Frage wissen wir nunmehr, dass die Zwangsbewegungen des Rückenmarkes nur auftreten, wenn zwischen Etablirung der Zwangsbewegungen und der Köpfung ein Zeitraum von wenigstens zehn Stunden verflossen ist. Eine noch genauere resp. absolute Bestimmung dieses Zeitraumes, die viel Material verschlungen haben würde, schien mir vor der Hand ohne Interesse.

---

[1]) Will man die geköpften Fische wiederholt auf Locomotion prüfen, so darf man sie niemals im Wasser liegen lassen, weil sie dort auffallend rasch ihre Erregbarkeit verlieren. Nicht so, wenn man sie aus dem Wasser entfernt und auf dem Tische liegen lässt; da erhält sich die Erregbarkeit längere Zeit. Man sieht sogar im Gegentheil, dass ein Rückenmark, welches nicht sehr kräftige Locomotionen macht, dieselben zeigt, wenn man den Rumpf circa 10 bis 15 Minuten ausserhalb des Wassers hat liegen lassen, ihn danach aus ca. ein Fuss Höhe auf die Tischplatte fallen lässt und endlich ins Wasser setzt. Die Erklärung dieser Dinge scheint mir nicht schwer: im Wasser erstickt resp. vergiftet sich der Rumpf durch die nicht exhalirte Kohlensäure. Ausserhalb des Wassers fällt die Vergiftung weg und die Erhöhung der Erregbarkeit durch O-Mangel vermag hier zur Geltung zu kommen.

§. 5.

Analyse der Versuche.

Wenn man erwägt, dass die Zwangsbewegungen ausschliesslich eine Function des Gehirns sind und dass sie durch einseitige Verletzungen des Rückenmarkes niemals entstehen, so müssen die im vorigen Paragraphen mitgetheilten Versuche unser Staunen geradezu herausfordern, weil wir einen Effect auftreten sehen, nachdem die Ursache dieses Effectes, das Gehirn, entfernt worden ist. Zunächst folgt daraus mit Sicherheit, dass im normalen Thiere die Bewegungen des Rückenmarkes den Anregungen des Gehirns folgen, d. h. dass das Gehirn auf die Bewegungen des Rückenmarkes einen dominirenden, einen führenden Einfluss ausübt — ein Unterthänigkeitsverhältniss des Rückenmarkes gegenüber dem Gehirn, wie wir es oben zum Theil aus anderen Gründen schon abgeleitet haben, zugleich mit dem Hinweis auf künftige Mittheilungen, die eben hier gefolgt sind.

Wir können ferner voraussagen, dass Versuche dieser Art nur bei solchen Cranioten gelingen werden, deren Rückenmark sich noch im vollen Besitze der Locomobilität befindet, also nach dem augenblicklichen Stande unseres Wissens nur bei den Selachiern und den Knorpelganoiden.

Wenn wir uns nunmehr zur Erklärung jenes Versuches wenden, so müssen wir zunächst von einer Fernwirkung des Gehirns auf das Rückenmark, etwa im Sinne des Magnetismus oder der Inductionselektricität, absehen, denn eine solche Auffassung wäre unseren bisherigen Anschauungen nicht allein völlig fremd, sondern würde sogar, wenn wir uns mit derselben befreunden könnten, zum Verständniss gar nicht ausreichen, wie leicht einzusehen ist. Der allgemeinste Ausdruck, den wir der neuen Thatsache geben können, ist der, dass es sich hier um eine Nachwirkung handelt. Nun ist schon lange bekannt, dass die Ganglienzellen es namentlich sind, in denen die Wirkung den Reiz längere Zeit zu überdauern vermag, eine Zeit, für welche bisher noch keine Grenze gegeben worden ist, vielleicht nur deshalb, weil man sie nicht gesucht hat. Neu an dieser Nachwirkung

hier sind aber folgende Momente: 1) der durch dieselbe erzeugte Effect ist derart, wie ihn das betreffende Organ, das Rückenmark, sonst niemals zu erzeugen vermag; 2) die Nachwirkung löst eine ganze Reihe von coordinirten Bewegungen aus und 3) die Nachwirkung tritt erst auf, wenn der Reiz, welcher jene hervorruft, eine gewisse längere Zeit eingewirkt hat. Indess mag Punkt 2 seine Erklärung darin finden, das der einwirkende Reiz einem physiologischen gleichkommt und Punkt 3 erklärt sich wieder aus 2, insofern die Erzeugung von coordinirten Bewegungen eben eine längere Einwirkung des Reizes nothwendig macht.

Betrachten wir einmal den Erfolg dieser Nachwirkung objectiv, so können wir ihn auch auffassen als die Reproduction einer vorausgegangenen Bewegung in einem Organe, das sonst nicht die Mittel besitzt, eine Bewegung von dieser Form zu erzeugen. Indem ich solchen Betrachtungen nachgehe, kommt mir in den Sinn, dass Hering[1]) Reproduction und Gedächtniss identificirt und Hensen[2]) das Reproductionsvermögen folgendermaassen bestimmt: „Das eigentliche Wesen der Reproduction liegt darin, dass die verschiedenen Gangliengruppen in bestimmter Weise zusammengefasst werden und dass sich die Erregung von einer solchen Gruppe auf eine zweite, gleichfalls wieder ganz bestimmt zusammengefasste Gruppe überträgt. Wäre dies nicht der Fall, so wäre eine continuirliche Erregung unmöglich.“ Wenn jener Versuch die Reproduction einer vorausgegangenen Bewegung genannt werden darf und wenn die Definition jener geistreichen Gelehrten richtig ist, so besitzt das Rückenmark des Haifisches Reproductionsvermögen oder Gedächtniss, und da das Rückenmark der elementarste Theil des Centralnervensystems ist, so würde daraus folgen, dass das Gedächtniss eine allgemeine Function der Ganglienzelle ist.

So lange die Definition jener Physiologen erschöpfend und unanfechtbar ist, so lange werden die hier gezogenen Schlüsse zu Recht bestehen bleiben.

---

[1]) Ew. Hering, Ueber das Gedächtniss als eine allgemeine Function der organischen Materie. Vortrag, zweite Auflage. Wien 1876.

[2]) V. Hensen, Ueber das Gedächtniss. Vortrag. Kiel 1877.

Die Versuche am Haifisch, welche ich hier mitgetheilt habe, sind durchaus neu; doch würden sie kein absolutes Novum darstellen, wenn die Beobachtungen von R. Dubois, die derselbe kurz vor meinen Mittheilungen in der biologischen Gesellschaft von Paris vorgetragen hatte, das enthalten würden, was sie enthalten sollen. Das ist aber keineswegs der Fall.

Der genannte Gelehrte decapitirt in Zwangsbewegungen begriffene Käfer (*Dytiscus marginalis*), um zu zeigen, dass jene Bewegungen vom Willen unabhängig sind und sieht, dass die Thiere auch nach der Köpfung die krummlinige Bewegung fortsetzen. Diese auffallende Beobachtung führt ihn zur Anstellung desselben Versuches beim Aal und der Ente: ersterer macht decapitirt auf der Tischplatte sogar Rollbewegung und die Ente schwimmt im Wasser einige Male im Kreise herum[1]). Ich will hier, wo ich selbst mich auf die Wirbelthiere beschränke, nur die beiden Versuche am Aal und der Ente einer näheren Betrachtung unterziehen.

Mit Hinweglassung des Unwesentlichen setze ich des Autors eigene Worte hierher: *„L'hémisphère droit fut enlevé et l'on observa seulement un peu de parésie du côté opposé, mais non de la paralysie. L'animal marchait facilment, il n'y avait qu'une légère claudication et la pointe de l'aile du côté parétique etait abaissée. Il existait bien une tendance accentuée à tourner du côté qui n'était pas blessé, à fuir sa lésion, comme on a dit souvent, ... A ce moment, une forte ligature ayant été appliquée au-dessus de la canule trachéenne, on fit la section du cou à trois centimètres environ au-dessus de la base du crâne; l'animal eut aussitôt quelques convulsions et comme les mouvements de marche étaient difficiles, on le jeta dans un large bassin plein d'eau ..... La direction circulaire imprimée à sa course fut de même plus que celle qui avait été produite par la lésion cérébrale, avant l'ablation de la tête. Il était facile de voir que cette direction était due à la persistance de la parésie dans le côté opposé à la lésion, parésie qui modifiait la synergie des mouvements des pattes.“*

[1]) R. Dubois, Application de la méthode graphique à l'étude des modifications imprimées à la marche par les lésions nerveuses expérimentales chez les insectes. Compt. rend. hebdomad. des séances et mémoires de la société de Biologie (8), T. II, 1885, p. 642, und Persistance des troubles moteurs d'origine cérébrale après l'ablation de la tête chez le canard. Ebenda T. III, 1886, p. 19.

Dazu habe ich Folgendes zu bemerken: 1. Es geht aus dem oben (S. 83) von mir aufgestellten Lehrsatz über die Zwangsbewegungen hervor, dass einseitige Abtragung des Grosshirns der Vögel gar keine Zwangsbewegungen geben kann, weil die doppelseitige Abtragung des Grosshirns dort keine Störung in den Bewegungen verursacht. Zu Zeugen dessen rufe ich die entsprechenden Experimente von Schiff[1]), Munk[2]) u. A. an, die niemals bestritten worden sind. 2. Die Störungen, welche Dubois an seiner Ente beschreibt, sind keine echten Zwangsbewegungen, weil sie mit peripheren Störungen (Parese der gegenüberliegenden Seite) einhergehen. Ich habe beim Frosch schon darauf aufmerksam gemacht, was Schiff lange vorher bei Vögeln und auch Säugethieren hervorgehoben hatte, dass Zwangsbewegungen von peripheren Störungen niemals begleitet sind.

Da die Parese der linken Seite auch nach der Köpfung fortbesteht, so ist, wenn die so geköpfte Ente links im Kreise herumschwimmt, diese Erscheinung selbstverständlich, weil das Ruder der linken Seite sichtbar weniger kräftig rudert, als das der rechten Seite. Demnach ist Dubois das Opfer einer Täuschung geworden und der Versuch zeigt nichts Neues, bestätigt besten Falls die durch Tarchanoff schon früher gefundene Thatsache, dass eine decapitirte Ente im Wasser noch regelmässige Schwimmbewegungen auszuführen vermag.

Der Aal verliert, wie Dubois berichtet, nach einseitiger Verletzung des Gehirns das Gleichgewicht und rollt auf einer feuchten Fläche ausserhalb des Wassers um seine Axe. Nach Decapitirung (*au-dessus du coeur*, schreibt Dubois), setzt der Rumpf diese Rollbewegungen „*pendant quelques instants*“ fort. Nach meiner Ansicht müssen hier ein oder einige Fehler vorliegen, welche aber aus der Beschreibung nicht so deutlich herausspringen, wie bei der Ente.

Nach unseren früheren Versuchen am Rückenmarke des Aales (S. 71) kann derselbe, decapitirt, weder die Kreisbewegung nach Köpfung fortsetzen, noch viel weniger gar die Rollbewegung, welche selbst der Haifisch nicht macht. Nichtsdestoweniger habe ich, um den von

---

[1]) Schiff, Muskel- und Nervenphysiologie. Lahr 1858 bis 1859, S. 337.

[2]) H. Munk, Ueber die centralen Organe für das Sehen und Hören bei den Wirbelthieren. Sitzungsberichte der Berliner Akademie der Wissenschaften. I, 1883, S. 821.

Dubois gemachten Fehlern vielleicht auf die Spur zu kommen, den Versuch wiederholt und gesehen, dass der geköpfte Aal die vorgeschriebene Kreisbewegung nicht macht. So war mein Bemühen, den Fehler zu finden, vergeblich, bis ich eines Tages ganz zufällig folgende Beobachtung mache: Ich hatte bei einem Aale durch einen Transversalschnitt das Nackenmark vom Rückenmark getrennt. Der Aal machte keine Locomotionen, natürlich auch keine Zwangsbewegungen. Darauf schnitt ich ihm hinter den Brustflossen den Kopf ab und als ich den Rumpf auf den Tisch lege, rollt dieser Rumpf langsam einige Augenblicke, etwa drei- bis viermal, um seine Längenaxe, ähnlich wie es bei den als Rollbewegungen beschriebenen Zwangsbewegungen der Fall ist. Dieses Ereigniss mag bei dem Versuche von Dubois gespielt und den Irrthum herbeigeführt haben.

Also der Fall liegt so, dass, obgleich das kopftragende Thier keine Zwangsbewegungen machte, hat der kopflose Rumpf sich in scheinbaren Rollbewegungen um seine Axe gewälzt. Diese Rollbewegungen sind scheinbar und geschehen passiv unter dem Einflusse gewisser Muskelcontractionen, welche ihn, wenn er aus der Bauchlage auf die Seite gefallen ist, auf die Rückenkante stellen, von wo er in Folge der Schwere auf die andere Seite fällt u. s. w.

Auf diese Weise ist auch der Irrthum für den Aalversuch aufgeklärt und damit bewiesen, was oben behauptet worden ist, dass R. Dubois trotz richtiger Beschreibung dessen, was er gesehen hat, doch das Opfer einer Täuschung geworden ist — soweit es sich um seine Versuche an der Ente und dem Aal handelt.

Wir wollen uns endlich noch näher mit der Thatsache beschäftigen, dass das Rückenmark die vorgeschriebene Rollbewegung nicht wiederholt. Welche Erklärung wir den Zwangsbewegungen des Rückenmarkes auch geben mögen, so ist a priori nicht zu verstehen, weshalb die eine Form der Zwangsbewegung wiederholt wird, die andere aber ausbleibt. Die Erklärung ist folgende: Oben (S. 60) habe ich als den wesentlichen Fortschritt, welcher in der Entwickelung eines allgemeinen Bewegungscentrums liegt, darin gesucht, dass das letztere leicht Bewegungen in allen Ebenen auszuführen vermag. Bei der Rollbewegung ist aber ein fortwährender jäher Wechsel der Bewegungsebene nothwendig, welche das Rückenmark, da ihm eine leitende Me-

tamere fehlt, eben nicht ausführen kann. Neben der directen Beobachtung über die Bewegung des Rückenmarkes in einer Ebene, wie sie oben schon am mehreren Stellen mitgetheilt worden ist, gilt mir das Fehlen der Rollbewegung bei dem decapitirten Haifisch als ein weiterer Anhalt für die Folgerung, dass die Anlage einer führenden Metamere, des allgemeinen Bewegungscentrums, den Fortschritt der leichten Beweglichkeit in allen Ebenen mit sich bringt. Als im Versuche die Rollbewegung ausblieb, war nur das geschehen, was ich voraus gesagt hatte.

Zehntes Capitel.

Allgemeine Schlüsse und Reflexionen.

§. 1.

Die Deutung des Fischgehirns.

Wenn man bedenkt, dass das Centralnervensystem resp. das Gehirn aller Wirbelthiere aus einer Anlage hervorgeht, so sollte man glauben, dass das Studium der Entwickelung des Gehirns vollkommen ausreichen müsste, um die Homologie der einzelnen Theile des Gehirns in den verschiedenen Classen festzustellen. Tritt dazu noch die Leistung der vergleichenden Anatomie, so kann es gewiss an dem endlichen Erfolge nicht fehlen. Nichtsdestoweniger herrscht in der Bestimmung des Fischgehirns eine grosse Unsicherheit, die wir hoffen überwältigen zu können, wenn wir die dritte Methode, nämlich das Studium der Functionen des Gehirns, zur Bestimmung mit heranziehen. Doch hat auch diese Methode ihre Tücken und ist mit Vorsicht zu gebrauchen, namentlich seitdem wir wissen, dass Functionen phylogenetisch ihren Standort wechseln, d. h. wandern können[1]). Daher kommt es, dass Form und Function sich nicht immer decken, obgleich das in vielen Fällen so sein muss und auch so ist. Wir müssen deshalb grundsätzlich festhalten, dass, wenn die Morphologie über gewisse Homologien mit Sicherheit entschieden hat, die fehlende Analogie an dem morphologischen Resultate nichts zu ändern vermag.

Mit welchem Gehirn aber sollen wir das der Fische vergleichen? Die Arbeit ist von vornherein dadurch aussichtsvoll, dass wir uns

[1]) Vergl. J. Steiner, Ueber das Grosshirn der Knochenfische. A. a. O. S. 9.

schon an die nächste Classe anlehnen können, da alle Morphologen über die Deutung des Gehirns der Amphibien einig sind. Wir benutzen das Gehirn des Frosches und werden alle unsere Kunst zu verlegen haben in die Deutung der mittleren Hirntheile der Fische, wo die Morphologie die grösste Unsicherheit zurückgelassen hat.

Nehmen wir zuerst das Gehirn der Haifische (*in specie* z. B. *Scyllium*), so können wir das Nachhirn oder das Nackenmark, dessen Deutung die Morphologie vollkommen sicher giebt, als Ausgangspunkt weiterer Vergleichung benutzen. Die Bestimmung der Morphologie stützt sich auf die Gleichheit der Nerven, welche da und dort aus dem Nackenmarke austreten. Functionell ist das Nackenmark des Frosches bestimmt durch den Besitz des allgemeinen Bewegungscentrums und dadurch, dass es, einseitig verletzt, vornehmlich Rollbewegungen erzeugt. Dieselben Functionen finden wir im Nackenmarke des Haifisches, so dass auch physiologisch die Identität dieser Hirnabtheilung in beiden Classen gegeben ist. Wenn wir uns beim Frosch in der Flucht des Nackenmarkes nach vorn bewegen, so stossen wir auf die Basis des Mittelhirns, welche charakterisirt ist einmal dadurch, dass ihre Abtragung eine wesentliche Schädigung in den Gleichgewichtsbedingungen des in der Bewegung begriffenen Thieres herbeiführt, und ferner dadurch, dass die einseitige Abtragung ausnahmslos Kreisbewegung nach der unverletzten Seite giebt. Ueber der Basis des Mittelhirns liegt die Decke des Mittelhirns, welche zu den Bewegungen des Thieres keine Beziehung hat, dagegen aber das Sehcentrum darstellt, weshalb man diesen Theil auch *Lobus opticus* nennt. Wandern wir beim Haifisch in der gleichen Weise nach vorn, so ist der in der Flucht des Nackenmarkes gelegene Theil mit denselben Functionen betraut, wie dort, da seine Abtragung ganz gleiche Störungen verursacht und ebenso der unmittelbar über ihm gelegene Theil enthält das Sehcentrum. Daher ist dieser Theil des Haifischhirnes als Mittelhirn zu deuten, und daran zu unterscheiden die Basis und die Decke, welche ebenso als *Lobus opticus* bezeichnet werden kann. Rücken wir in der Flucht des Froschhirns weiter nach vorn, so gelangen wir an das Zwischenhirn, den *Thalamus opticus*, welcher sich wesentlich charakterisirte dadurch, dass seine doppelseitige Abtragung den Ausfall einer gewissen Summe von Anregungen

zur Bewegung veranlasste und die einseitige Abtragung zu einer vorübergehenden Zwangsbewegung führte. Ganz dasselbe haben wir beim Hai an demjenigen Hirntheile beobachtet, welcher an das Mittelhirn nach vorn sich anschliesst, den wir demnach ebenfalls als Zwischenhirn, *Thalamus opticus*, aufzufassen haben. Nach vorn von diesem, eben Zwischenhirn genannten Hirntheil, liegt das Vorderhirn, über dessen Auffassung die Morphologie vollkommen im Klaren ist, nur hat dieses Vorderhirn die *Lobi olfactorii* seitlich, jenes vorn hervorsprossen lassen. Analog sind aber Vorderhirn des Frosches und jenes des Haifisches, wie wir wissen, nicht.

Indem wir zu dem Nackenmark zurückkehren, sehen wir zwischen demselben und dem Mittelhirn aus der Ebene jener Theile, und die Rautengrube überbrückend, das Kleinhirn heraustreten. Diesem Hirntheile kommt beim Frosche kaum eine Bedeutung zu, soweit es sich um die Bewegungen handelt. Ob er andere Functionen hat, vielleicht im Bereiche der vegetativen Sphäre, das wissen wir nicht. Beim Haifisch haben wir einen ähnlichen Hirntheil, der aber viel grösser und so mächtig entwickelt ist, dass er nach vorn die Mittelhirnoberfläche zum grossen Theile und nach hinten einen Theil der Rautengrube bedeckt. Der Lage nach können wir diesen Hirntheil auch als Kleinhirn ansprechen und der Mangel jeder Function, wenigstens in der Richtung der Bewegungssphäre, nachdem man das Organ abgetragen hat, spricht für diese Deutung. Allerdings verhält sich dieser Hirntheil beim Frosche zu dem beim Haifisch wie ein verkümmertes zu einem hoch entwickelten Organe.

Wenden wir uns nunmehr zu dem Gehirn der *Teleostier*, speciell zu dem der *Cyprinoiden*, so hätten wir im Grunde genommen nur zu wiederholen, was wir für das Gehirn der Haifische festgestellt haben, mit Ausnahme eines Punktes, den wir gleich erwähnen werden: Auf das Nackenmark nach vorn hin folgt das Mittelhirn mit Decke als *Lobus opticus* oder *Tectum opticum* und der Basis. Aber auf das Mittelhirn folgt bei den Knochenfischen kein Zwischenhirn, sondern sogleich das Vorderhirn mit den davon ausgehenden Riechnerven und den vorn anliegenden Riechlappen. Als Zwischenhirn bezeichnet Mayser einen Streifen Hirnsubstanz an der Basis des Mittelhirns (s. Fig. 8). Eine experimentelle Prüfung dieser Ansicht ist aus-

geschlossen. Endlich entspricht auch der unpaare zwischen Nackenmark und Mittelhirn hervorsprossende Theil dem Kleinhirn, an dem wir mit Mayser (s. S. 28) die in der Mittelhirnhöhle liegende Abtheilung als *Pars anterior cerebelli*, die frei hervorragende als *Pars*

Fig. 24.

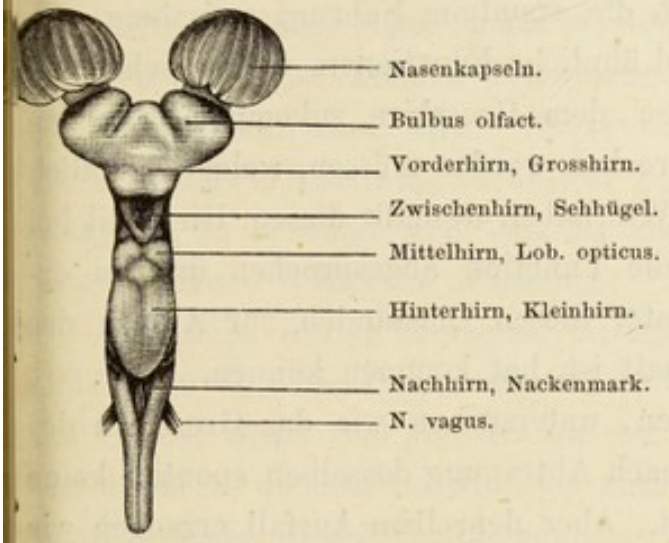
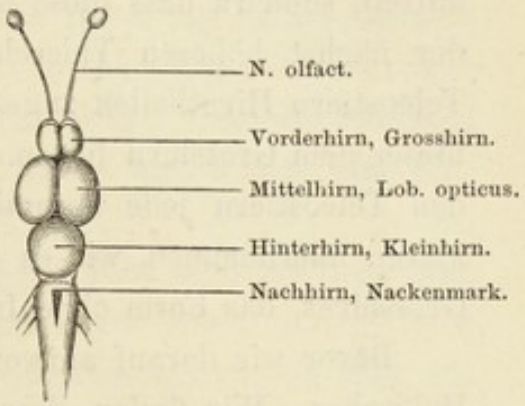


Fig. 25.



posterior cerebelli unterscheiden können: beide Theile sind ohne jede Beziehung zu den Bewegungserscheinungen. Wir werden demnach das Fischhirn deuten, wie in den Figuren 24 und 25 angegeben ist.

Diese Deutung stimmt vollkommen mit jener der neueren Hirnanatomen überein[1]).

---

[1]) L. Stieda, Ueber die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 23, 1873.

Balfour, A monograph of the development of elasmobranches fishes. London 1878.

Ehlers, Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen. Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie, Bd. 30, 1880.

Rabl-Rückhard, Das gegenseitige Verhältniss der Chorda, Hypophysis und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembryonen, nebst Bemerkungen über die Deutung der einzelnen Theile des Fischgehirns. Morphologisches Jahrbuch, Bd. 6, 1880.

Mayser, l. c.

Rabl-Rückhard, Zur Deutung und Entwickelung des Gehirns der Knochenfische. Archiv f. Anatomie, 1882.

Cattie, Recherches s. la glande pinéale des Plagiostomes, des Ganoides et des Téléostéens. Archives de Biologie T. III, 1882.

Abweichend davon und irrig haben das Gehirn gedeutet:

Miklucho-Maklay, Neurologie der Wirbelthiere, Leipzig 1870.

J. V. Rohon, Das Gehirn der Selachier. Denkschriften der Wiener Akademie, 1878.

G. Fritsch, Das Fischgehirn, Berlin 1878.

§. 2.

Die Anlage des Grosshirns bei den Fischen.

Wir haben gesehen, dass das Grosshirn der Knochenfische weder der Sitz des Willens ist, noch die spontane Nahrungsaufnahme vermittelt, sondern dass diese und ähnliche Functionen, welche schon bei der nächst höheren Thierclasse dem Grosshirn zukommen, bei den Teleostiern Hirntheilen zugesprochen werden müssen, welche räumlich hinter dem Grosshirn liegen. Wir haben deshalb diesem Hirntheil bei den Teleostiern jede wesentliche Function abgesprochen und zu erklären übernommen, wie es unter diesen Umständen zur Anlage des Grosshirns, das Form ohne Inhalt ist, hat kommen können.

Bevor wir darauf antworten, untersuchen wir das Grosshirn des Haifisches. Wir finden, dass nach Abtragung desselben spontan keine Nahrung genommen worden ist. Aber denselben Ausfall erzeugen wir beim Haifisch schon dadurch, dass wir die Riechlappen vom Riechorgan abtrennen. Daraus aber folgt nothwendig, dass das Grosshirn des Haifisches nichts anderes ist, als Riechcentrum.

Wenn das richtig ist, so muss der Geruchssinn, welcher hier eine exorbitante Entwickelung genommen hat, auch eine ganz andere Rolle im Leben des Haifisches spielen, als in dem der anderen Fische. Und das ist in der That der Fall. Wir stehen vor einem Haifischbassin im Aquarium der zoologischen Station, von dem drei Wände durch Felsstücke gebildet werden, zwischen denen Grotten und Höhlen bleiben, in welche die Haifische besonders gern hineinschlüpfen. Wir sehen daher in dem Bassin selbst, neben einigen kleineren Teleostiern, nur da und dort einen kleinen Hunds- oder Katzenhai unbeweglich, wie schlafend, in einer Ecke auf dem Sande liegen, so dass im Ganzen wenig Leben in dem Bassin herrscht. Auf ein Zeichen fallen aus den Händen des Wärters ein halb Dutzend todter Sardinen in die Mitte des Bassins: Da kommt Bewegung in die Scene, die steinernen Wände werden lebendig, aus allen Vertiefungen derselben tauchen Haifische bis zu $^1/_2$ m Länge auf und gerathen anscheinend planlos unter einander. Während die kleineren, nur 10 cm langen Teleostier sich geradeaus, wie man deutlich sehen kann, auf

ihre Beute stürzen, thut Gleiches kein Haifisch, sondern sie umkreisen sämmtlich die wohlriechende Beute in Kreisen, die immer enger werden, bis sie endlich geradezu mit dem Maule auf die Sardinen aufstossen, um sie nunmehr zu verschlingen. Es ist so sehr hierbei nur der Geruchssinn betheiligt, dass sie es nicht abzuwehren vermögen, wenn die halb aus dem Maule noch hervorragende Sardine ihnen von den gut sehenden und kühnen Teleostiern, die ihnen an Länge so weit nachstehen, entrissen wird. Es ist allein der Geruch, welcher bei Tage den Haifisch zu seiner Beute führt! Sind die Sardinen verspeist, so beruhigt sich allmälig das Bassin und Friede und Eintracht wohnen wieder in demselben.

Um einen Hai in Bewegung zu bringen, geht man am sichersten (falls man ihn nicht anstossen will), wenn man einen todten Fisch ins Wasser wirft, und wollten wir im Aquarium wissen, ob und wie viel Haifische in dem Bassin noch enthalten sind, so wurden eben ein Paar Sardinen in das Bassin geworfen.

Neben mancherlei Widersprechendem schreibt auch Brehm[1]): „Mehrere Beobachter wollen geradezu im Geruche den höchst entwickelten ihrer Sinne erkannt haben und behaupten, dass sie von stark riechenden Körpern mehr angezogen werden als von anderen, so von Negern mehr als von Weissen.“ Letzteres scheint mir, angesichts des starken Geruchs, den bekanntlich die Negerhaut verbreitet, nun gar keiner anderen Erklärung mehr bedürftig.

Nach den Erfahrungen, die ich gesammelt habe, muss ich erklären, dass, wenigstens am Tage, der Geruch den Verstand des Haifisches ausmacht, denn nur dieser Sinn giebt ihm die Anregung zu seinen Thaten. Bei Nacht habe ich die grösseren Haifische, trotz weiter Pupillen, sich ähnlich träge verhalten sehen, wie bei Tage; nur die kleinen Hundshaie von ca. 15 bis 20 cm Länge waren in fortwährender Bewegung.

Man sollte glauben, dass, wenn die Haifische auch bei Tage ausschliesslich durch den Geruch zu ihrer Beute geleitet werden, sie bei Nacht mit Hülfe ihrer ebenso vorzüglich entwickelten Augen ihre Beute sollten finden können. Unsere Versuche haben bisher dagegen

[1]) Brehm's Thierleben, Die Fische. Leipzig 1879, S. 366.

entschieden, indess wünschte ich selbst diese Versuche in ausgedehnterem Maasse und bei mehreren Haifischspecies fortzusetzen, da ein solches Verhalten immerhin auffallend wäre.

Welche Antwort wir auch als definitive bekommen werden, so wird davon völlig unberührt bleiben, was wir über die Bedeutung des Geruchsorgans der Haifische hier vorgetragen haben.

Soll richtig sein, was oben gefolgert worden ist, so haben wir uns noch mit einer Thatsache aus der Embryologie abzufinden: es dürfen nämlich ontogenetisch die Anlage des secundären Vorderhirns, welches das spätere Grosshirn wird, und die Anlage des peripheren Geruchsorganes, der Riechgruben, zeitlich nicht wesentlich aus einander fallen. Wir finden darüber bei Balfour hinreichenden Aufschluss[1]). Derselbe schildert eine successive Reihe von Embryonen zunehmenden Alters *A*, *B*, *C* u. s. f., und bemerkt etwa für ein Stadium, welches älter als *E* ist (S. 52): „Das Vorderhirn hat an Grösse und Selbständigkeit zugenommen und sein vorderster Abschnitt lässt sich nun als unpaarige Anlage der Grosshirnhemisphären betrachten.“ Für das folgende Stadium *F* wird bemerkt (S. 54): „Die Riechgrube (*ol*) bemerkt man etwas vor dem Auge.“ Dem füge ich hinzu, dass hier zum ersten Male von dem Auftreten jener beiden Organe die Rede ist, während Auge und Ohr schon viel früher, im Stadium *D* und *E*, angelegt worden waren.

Die Entwickelungsgeschichte zeigt demnach, dass Anlage des secundären Vorderhirns und Anlage des Riechorgans zeitlich zusammen oder wenigstens sehr nahe an einander fallen.

Nehmen wir diese drei Beobachtungen zusammen, so können wir nunmehr mit Sicherheit wiederholen: Das secundäre Vorderhirn oder das Grosshirn des Haies ist nichts anderes als Riechcentrum.

Wenn das richtig ist, so folgt, da das secundäre Vorderhirn aller Wirbelthiere homolog ist, unmittelbar daraus der Satz: **Das Grosshirn der Wirbelthiere hat sich phylogenetisch aus dem Riechcentrum entwickelt.**

Wenn aber das eine Sinnescentrum, wie das Riechcentrum, die einfachsten Aeusserungen von Grosshirnthätigkeit, als welche wir hier

[1]) F. M. Balfour, Handbuch d. vergl. Embryologie, deutsch v. B. Vetter, 1881, Bd. II.

vor Allem die spontane Nahrungsaufnahme bezeichnen wollen, auszuüben vermag, so müssen wir auch den anderen Centren der sogenannten höheren Sinne, vor Allem dem Sehcentrum, dieselbe Leistung zumuthen können, d. h. wir dürfen die Möglichkeit nicht von der Hand weisen, dass auch das Sehcentrum eine erste Anlage für Grosshirn resp. Grosshirnfunctionen abgeben könne.

Dass ein Grosshirn aus dem Sehcentrum, wenigstens bei den Wirbelthieren, sich nirgends entwickelt hat, wissen wir; dass aber das Sehcentrum einfachste Grosshirnleistungen übernehmen kann, sehen wir bei den Teleostiern. Und das ist die Erklärung, welche wir der auffallenden Erscheinung bei den Knochenfischen nunmehr zu geben im Stande sind: Das aus dem Riechcentrum phylogenetisch hervorgegangene Grosshirn tritt eines Tages, aus einem uns zunächst unbekannten Grunde, einen regressiven Weg an, der anatomisch durch die Degeneration der Decke bezeichnet wird und seine Function übernimmt zum grossen Theil das Mittelhirn resp. das Sehcentrum.

Es ist hierbei vorläufig vollkommen müssig, darüber zu disputiren, ob die sogenannte spontane Nahrungsaufnahme der Fische ein einfacher Reflex oder ein Willensact ist. Worauf es vor Allem ankommt, das ist die uns nunmehr gewordene Erkenntniss, dass eine Function, die spontane Nahrungsaufnahme, welche bei den höheren Thieren einem specifischen, hoch entwickelten Organe zukommt, bei niederen Wirbelthieren von den Centren höherer Sinnesnerven, Geruch oder Gesicht, geleistet werden kann. Und dies ist wieder nichts anderes, als der physiologische Ausdruck für die anatomische Thatsache, dass das Grosshirn sich phylogenetisch aus dem Riechcentrum entwickelt.

Wir wollen endlich noch nachweisen, dass der Schwund des Grosshirnmantels der Teleostier nicht die Ursache, sondern nur ein Zeichen der Wanderung der Functionen aus jenem Organ in das Sehcentrum ist. Sollte nämlich ersteres der Fall sein, so müsste ein Frosch, dessen Grosshirndecke abgetragen worden ist, sich geradeso verhalten, wie wenn man ihm das ganze Grosshirn abgetragen hätte[1]).

---

[1]) Die hier folgenden Versuche und Schlüsse waren schon im September 1886 aufgeschrieben worden und sollten auf der Naturforscherversammlung in Berlin vorgetragen werden, woran ich indess durch eine plötzlich eingetretene Heiserkeit verhindert worden war.

Die geforderte Operation ist mit Hülfe meiner Bajonettscheere leicht ausführbar. Zur Abtragung gelangt nichts weiter, als die sichtbare Oberfläche, nichts von den Seitentheilen rechts oder links. Nach hinten kann man kaum von einem Abhang reden. Der Erfolg dieses Eingriffes ist sehr merkwürdig, denn der Frosch verhält sich nicht wie ein des Grosshirns beraubter, sondern wie ein unversehrter Frosch: er entflieht, wenn man auf ihn zugeht; lässt sich auch sonst zu den Versuchen nach dem Muster enthirnter Frösche nicht verwenden und fängt schliesslich spontan Fliegen. Daraus folgt, dass die dem Froschgrosshirn eigenthümlichen Functionen ihren Sitz nicht in der Rinde, sondern in der Basis haben.

Zum Theil von ganz anderen Gesichtspunkten aus war ich dazu gelangt, für die Eidechse dieselbe Frage zu stellen. Die Oberfläche des Grosshirns hat hier schon eine ansehnliche Ausdehnung und ich will bemerken, dass auch die hintere Abdachung des Grosshirns abgetragen werden konnte, welche etwa dem Occipitallappen der höheren Thiere entsprechen würde.

Auch hier ist der Erfolg überraschend: das so operirte Thier flieht auf Bedrohung, trinkt, mit der Zunge leckend, begierig Wasser und verschlingt spontan grosse Exemplare von Blatta orientalis. Das heisst, dass auch bei den Eidechsen die dem Grosshirn gehörigen Functionen ihren Sitz nicht in der Rinde, sondern in der Basis haben.

Hiermit ist aber bewiesen, was oben behauptet worden ist.

§. 3.

Die Genealogie der Fische.

Wir beabsichtigen auf Grund des vorliegenden Materials mit zu arbeiten an der Feststellung der Verwandtschaft der Wirbelthiere, zunächst der Fische. Es dürfte wohl das erste Mal sein, dass die Physiologie in dieses Gebiet eintritt, auf welchem die Morphologie schon so reiche Ernte gehalten hat. Der Schritt ist für die Physiologie um so schwieriger, als sie über keine Gesetze oder Regeln verfügt, welche diese Verwandtschaft zu bestimmen hätten. Diese Normen sind erst

zu schaffen, indem wir die Functionen mit einander vergleichen, das Gemeinsame zusammenfassen und das Differente aussondern oder versuchen, auf gemeinsamen Ursprung zurückzuführen u. s. w. Kurz, wir müssen uns der Methoden bedienen und dieselben Wege gehen, welche auch die Morphologie gegangen ist.

Bei dem Studium des Centralnervensystems der Fische sind es namentlich die Bewegungen und einige Sinnesfunctionen gewesen, welche uns beschäftigt hatten. In der That könnten wir eine Bewegungsform, welche sich als eine einfachste und primitive auffassen liess, zur Grundlage für die Vergleichung wählen. So z. B. wissen wir, dass gewisse Fische sich durch Schlängelung ihres Körpers fortbewegen, andere durch Schlagen mit dem Schwanze, worauf sich vielleicht bauen liesse. Indess würden wir uns damit auf die Fische beschränken und müssten bei der nächst höheren Classe wieder eine neue Vergleichsbasis suchen. Da stehen wir den Schwierigkeiten rathlos gegenüber!

In der That wollen und können wir die Aufgabe ganz anders anfassen: Wir wenden uns an die Morphologie und werden bei dieser anfragen, ob sie uns mit Sicherheit einen Fisch angeben kann, welcher der Wurzel des Stammbaues der Wirbelthiere so nahe steht, dass wir ihn als Urwirbelthier oder primitives Wirbelthier anzusehen hätten. Die Morphologie bejaht diese Frage und sämmtliche modernen Morphologen bezeichnen uns einstimmig unter den jetzt lebenden Fischen den Haifisch als den gesuchten Fisch[1]). Nachdem wir diesen Urfisch kennen, werden wir nunmehr die Functionen seines Centralnervensystems als Grundfunctionen zu betrachten und dem Vergleiche zu Grunde zu legen haben.

Das Centralnervensystem des Urfisches besteht zunächst aus zwei vollkommen differenten Theilen, dem Gehirn und dem Rückenmark. Diese beiden Theile sind durchaus anatomisch aufgefasst und wir haben dafür die physiologische Definition einzuführen. Hierbei machen wir die Bemerkung, dass die Physiologie eine solche Definition für das Gehirn überhaupt gar nicht besitzt; ja ich erinnere mich nicht einmal,

[1]) Vergl. C. Gegenbaur, Untersuchungen z. vergl. Anatomie der Wirbelthiere. Drittes Heft. Leipzig 1872, S. 10: Die systematische Stellung der Selachier.

gehört zu haben, dass auf diesen Mangel hingewiesen worden wäre. Es fällt uns demnach vor Allem die Aufgabe zu, „Gehirn“ physiologisch zu definiren. Diese Definition muss selbstverständlich so allgemein sein, dass sie, vorläufig wenigstens, sämmtliche Cranioten umfasst.

Man pflegt in der Regel das Gehirn als das Seelenorgan zu bezeichnen und der Seele als vornehmste Qualität den sogenannten Willen zuzuschreiben. Wir fragen, ist der Wille ein nothwendiges Attribut des Gehirns? wobei wir als willkürlich alle jene Handlungen bezeichnen (wie wir es bisher stets gethan haben), welche nachweisbar ohne äussere Anregung eintreten. Man beobachtet, dass es Thiere giebt, deren Wille trotz eines wohl ausgebildeten Gehirns ein so unvollkommener ist, dass viele Forscher ihnen denselben ganz absprechen. Ein hierher gehöriges Beispiel ist der *Ammocoetes*, welcher tagelang bewegungslos im Sande liegt und zu Bewegungen erst auf äussere Anregung übergeht. Schon dieser Zweifel genügt, um zu lehren, dass der Wille kein charakteristisches Merkmal des Gehirns sein kann.

Wir forschen weiter, ob etwa die höheren Sinne, Geruch, Gesicht oder Gehör das Gehirn charakterisiren. Da finden wir denn, dass beim Delphin der Riechnerv vollkommen degenerirt ist[1]), also der ganze Geruchsapparat nicht mehr functionirt, ohne dass man dem Delphin das Gehirn absprechen wird. Blind sind viele Thiere, z. B. derselbe *Ammocoetes*, *Myxine glutinosa* und der *Proteus anguineus;* der Sehnerv ist sogar rudimentär bei dem Gehirn der Gymnophionen (Schleichenlurche[2]), d. h. wir haben hier eine ganze Anzahl von Thieren, wo trotz Gehirn der Sehapparat niemals functionirt oder ganz fehlt. Also kann auch dieser Sinn kein nothwendiges Attribut des Gehirns sein. Ebenso aber verhält es sich mit dem Gehörorgan, dessen Nerv bei denselben Gymnophionen degenerirt ist[3]). Was bleibt uns als Charakter des Gehirns der Cranioten nunmehr noch übrig? Nichts anderes als das allgemeine Bewegungscentrum, das wir zuerst im Gehirne des Frosches aufgefunden haben. Wir haben es ferner gesehen bei den Knochenfischen[4]), bei den Haifischen[5]), bei den

---

[1]) Zuckerkandl, Ueber das Riechcentrum. Stuttgart 1886.

[2]) R. Wiedersheim, Ueber das Gymnophionen-Gehirn. Tageblatt der Berliner Naturforscherversammlung 1886, S. 196.

[3]) Ebenda S. 196. [4]) S. oben S. 35. [5]) S. S. 59.

Cyclostomen[1]) und endlich bei den Reptilien (Eidechsen[2]); d. h. die sogenannten niederen Wirbelthiere sind alle im Besitze eines allgemeinen Bewegungscentrums. Ueber die höheren Wirbelthiere, Vögel und Säugethiere, liegen keine entsprechenden Untersuchungen vor. Ohne diese Kenntniss können wir aber dem Gehirn die verlangte Definition nicht geben.

Wir sind indess in der Lage, uns diese Kenntniss ohne jeden Versuch zu verschaffen, wenn wir nämlich den oben (S. 83) entwickelten Lehrsatz von dem Verhältniss zwischen Zwangsbewegung und allgemeinem Bewegungscentrum zu Hülfe nehmen und daran erinnern, dass seit lange Zwangsbewegungen auch bei den höheren Wirbelthieren bekannt sind. Jener Lehrsatz lautete: Die Zwangsbewegungen sind eine Function des allgemeinen Bewegungscentrums, woraus unmittelbar folgt, dass die höheren Wirbelthiere, da man an ihnen Zwangsbewegungen kennt, ein allgemeines Bewegungscentrum besitzen müssen. Was die Lage desselben betrifft, so spricht nichts dagegen, es in etwa dieselbe Gegend zu verlegen, wo es sich bei den niederen Wirbelthieren findet[3]).

Nachdem wir bewiesen haben, dass auch die höheren Wirbelthiere sich im Besitze des allgemeinen Bewegungscentrums befinden, kommen wir zu der Folgerung, dass jenes das nothwendige Substrat für das Gehirn ist und wo es fehlt, da wird auch von einem Gehirne nicht die Rede sein können. Aber das ist noch kein Gehirn, wo das allgemeine Bewegungscentrum allein vorhanden ist und nichts mehr, d. h. wenn dasselbe auch das nothwendige Substrat für das Gehirn bleibt, so ist es noch nicht hinreichend zu seiner Definition. Wir

---

[1]) S. S. 70.

[2]) Vergl. J. Steiner, Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse etc. A. a. O., S. 541.

[3]) Ich begrüsse es mit grosser Genugthuung, dass auf der letzten Wanderversammlung südwestdeutscher Neurologen und Irrenärzte am 11. Juni c., der ich leider beizuwohnen verhindert war, Professor Goltz einen Hund vorstellte, welcher nach einseitiger Durchschneidung des Hirnstieles ganz gut laufen konnte. (Vergl. Prof. Goltz [Strassburg]: Ueber die Folgen einer Durchschneidung des Grosshirnschenkels mit Demonstrationen. Neurologisches Centralblatt 1887, S. 309.) Denn dieser Versuch bestätigt unsere Voraussage und zeigt im Wesentlichen, dass das Locomotionscentrum unterhalb der Hirnlappen resp. der Hirnstiele gelegen ist. Ebenso vorauszusehen waren die Reitbahnbewegungen und das Fehlen jeder peripheren Lähmung, das Goltz mit Recht besonders hervorhebt.

müssen demselben als hinreichende Bedingung noch einen der höheren Sinnesnerven, Geruchs-, Gesichts- oder Gehörsnerven, (in praxi wird es sich nur um die beiden ersteren handeln) hinzufügen, welche wir zwar einzeln im Gehirn der oben angeführten Thiere haben fehlen sehen, aber nirgends, bisher wenigstens, alle zu gleicher Zeit. Wir werden nunmehr sagen: **Das Gehirn ist definirt durch das allgemeine Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven.** Wo diese beiden Bedingungen zusammentreffen, dort haben wir ein Gehirn; wo sie fehlen, da fehlt auch das Gehirn.

Kehren wir nach Feststellung dieser Definition zum Ausgangspunkte dieser Untersuchung wieder zurück, nämlich zu der Frage, ob sich auf Grund vergleichender Betrachtung des Gehirns die Verwandtschaft der Wirbelthiere unter einander bestimmen lässt, so finden wir bei den Urwirbelthieren keine Eigenschaft, etwa als Grundeigenschaft dieses Gehirnes, vor, welche den neueren Wirbelthieren verloren gegangen wäre. Wir finden nichts anderes als Weiterentwickelung schon vorhandener Functionen, aus denen wir einen Fortschritt der Entwickelung, aber nicht die Verwandtschaft der Thiere heraus lesen können. Als Resultat dieser Betrachtung erfahren wir nichts weiter, als dass die Wirbelthiere sämmtlich sich einseitig und monoton in ein und derselben Richtung entwickelt haben.

Wir wenden uns deshalb mit dieser Frage an das Rückenmark, dessen Grundfunction wir zu bestimmen und damit das Rückenmark der übrigen Wirbelthiere zu vergleichen haben. Diese Grundfunction aufzufinden, hat aber keine Schwierigkeit, weil das Rückenmark des Haifisches auf alle Anregungen immer nur mit einer Leistung antwortet, nämlich mit einer Locomotion, welche sich aber von jener des Gehirns dadurch unterscheidet, dass sie aus einer Vielheit von Locomotionscentren hervorgeht. Es kommt nämlich jedem Metamer ein Locomotionscentrum zu und die Locomotion des ganzen Rückenmarkes ist die Summe von n Metameren, aus welchen sich jenes zusammensetzt.

Die Locomobilität als Resultante aus n gleichwerthigen Metameren ist die fundamentale Eigenschaft des Rückenmarkes der Urfische. Fische resp. Wirbelthiere, deren Rückenmark diese Function völlig oder zum Theil ein-

gebüsst hat, so dass die *n* Metameren mehr oder weniger ungleichwerthig werden, stehen dem Urzustande des Wirbelthieres mehr oder weniger fern. Dieses Merkmal wird indess nur die relative Entfernung vom Stamme messen können, ihre absolute Entfernung von der Wurzel wird ausschliesslich gemessen durch morphologische Charaktere.

Die Untersuchung hat nun gelehrt, dass diese Function dem Rückenmarke vieler Wirbelthiere mehr oder weniger verloren gegangen ist, was wir auf den folgenden Seiten im Einzelnen durchgehen wollen.

Mit den Rochen beginnend, hatten wir gefunden, dass ihr Rückenmark die Locomobilität im natürlichen Zustande noch besitzt. Wir stellen sie deshalb, den Haifischen nächst verwandt, der Wirbelthierwurzel am nächsten, worin wir uns in vollem Einverständniss mit der Morphologie befinden, welche Haie und Rochen als nächste Verwandte bekanntlich zu einer Gruppe vereinigt hat.

Den Haien und Rochen entgegengesetzt stehen die Teleostier, deren Rückenmark die Locomobilität vollkommen verloren hat. Sie sind deshalb als eine aberrante Gruppe seitlich vom Stamme der Wirbelthiere abzurücken, eine Bestimmung, in welcher wir uns auch hier mit der Morphologie treffen. Eine Ausnahme unter den Teleostiern bilden die Aale, bei denen jene Function im hinteren Theile des Rückenmarkes noch vollkommen erhalten ist, durch welche sie dem Stamme wieder genähert erscheinen.

Zunächst an die Seite der Selachier treten die Knorpelganoiden, deren Rückenmark die Locomobilität noch in demselben Maasse besitzt, wie die Individuen jener Gruppe — eine erneute erfreuliche Uebereinstimmung zwischen morphologischer und physiologischer Forschung.

Um eine breitere Unterlage für gewisse Betrachtungen zu bekommen, wollen wir das Verhalten des Rückenmarkes nach dieser Seite hin über die Fische hinaus unbegrenzt verfolgen und constatiren, dass die ungeschwänzten Amphibien die Locomobilität des Rückenmarkes vollständig eingebüsst haben. Eine Spur davon sieht man im hinteren Theile der geschwänzten Amphibien (*Salamandra maculata*) beginnend am Becken und kenntlich an einer Erscheinung, welche wir in einer späteren Mittheilung genauer darstellen werden. Sehr deutlich erhalten ist diese Function im hinteren Theile von *Lacerta*

viridis, welcher, vom Vordertheile getrennt, plötzlich zu energischen Ortsbewegungen übergeht. Ich zweifle nicht, dass man bei weiterem Suchen in derselben Richtung auch bei den höheren Wirbelthieren eine ganze Reihe solcher und ähnlicher Thatsachen finden wird. Alle diese Reste von Locomobilität des Rückenmarkes sind Erbschaften vom Haifisch her, welche in der Reihe der Wirbelthiere mehr oder weniger sich erhalten haben.

Hier sollte aus diesen Thatsachen als allgemeines Gesetz abgeleitet werden, dass, wenn in der phylogenetischen Entwickelung der Wirbelthiere das Rückenmark an Locomobilität allmälig einbüsst, diese Einbusse am Kopftheile des Rückenmarkes beginnt und nach dem Schwanzende hin allmälig fortschreitet.

Betrachten wir nunmehr endlich die bisher absichtlich vernachlässigten Petromyzonten (Neunaugen), so hatten wir gefunden, dass ihr Rückenmark in seiner ganzen Länge die Locomobilität besitzt, weshalb wir sie tief an die Wurzel der Wirbelthiere, d. h. also wenigstens so tief, wie die Haifische stellen müssen. Aber die Erregbarkeit ihres Rückenmarkes ist so sehr gesunken, dass wir die Locomobilität nur mit stärkeren Reizen haben darstellen können. Und zwar ist die Erregbarkeit gesunken zu gleicher Zeit über die ganze Länge des Spinalrohres, d. h. es kann sich hier nicht um Vorgänge handeln, wie sie dem obigen Gesetze zu Grunde liegen, also phylogenetischer Einbusse an Locomobilität, sondern es wird das ganze Spinalrohr auf einmal von einem Processe heimgesucht, welcher die normale Erregbarkeit auf allen Punkten zugleich unter die natürliche Schwelle herabgedrückt hat. Das kann aber nichts anderes sein, als ein Process der Degeneration, welcher wohl in Folge ihrer Lebensweise das Rückenmark in toto ergriffen hat. Bei *Myxine glutinosa*, welche ein exquisit parasitisches Leben führt, bei welchem Bewegungen des Leibes fast ganz überflüssig geworden sind, würden analoge Versuche von Interesse sein, da sich leicht herausstellen könnte, dass dort die Degeneration des Rückenmarkes noch weitere Fortschritte gemacht haben möchte.

Wenn wir auf diese Weise erschlossen haben, dass das Rückenmark der Petromyzonten in seiner ganzen Länge einer beginnenden

Degeneration unterliegt, so müssen wir sie genealogisch von den Urfischen, den Selachiern, seitlich etwas abrücken, wenngleich sie in ihrer primitiven Stellung an der Wurzel zu belassen sind.

Betrachten wir jetzt von Neuem die Selachier, so weist zweifellos die Differenzirung ihres Centralnervensystems in die zwei Theile darauf hin, dass es noch einen primitiveren Zustand geben muss oder kann, in welchem sämmtliche Metameren gleichartig entweder nur Gehirn oder Rückenmark sein würden. Da jenes nicht der Fall sein kann, so wird das geforderte Centralnervensystem aus lauter Rückenmarksmetameren zusammen gesetzt sein müssen. Sehen wir uns in der Thierwelt nach einem solchen Individuum um, so sind zu nennen der *Amphioxus lanceolatus* und die Anneliden, welche, wie ich hier im Voraus bemerken will, der obigen Forderung genau so entsprechen, wie der *Amphioxus*. Wenn wir diese beiden weiter prüfen, so ergiebt die einfache Betrachtung der relativen Lagerung der Organe zu einander, dass der *Amphioxus* den Wirbelthieren näher stehen muss, als die Anneliden. Wir werden daher den *Amphioxus lanceolatus* als das gesuchte Thier anzusprechen und demselben in der Genealogie der Fische einen Platz anzuweisen haben, der noch tiefer liegt, als jener ist, welchen die Selachier einnehmen, womit naturgemäss nicht gesagt sein soll, dass die jetzt lebenden Selachier von dem *Amphioxus* direct abzuleiten wären. Zwischen diesen beiden befindet sich ein Raum von voraussichtlich sehr bedeutender Ausdehnung, der vorläufig nicht auszufüllen ist.

Während über die systematische Stellung der Selachier kein Zweifel herrscht, wird die Stellung, welche wir eben dem *Amphioxus* gegeben haben, wohl von der Mehrzahl der Morphologen getheilt, doch fehlt es nicht an Stimmen, welche anderer Ansicht sind. Abgesehen davon, dass ihn Semper überhaupt aus der Reihe der Wirbelthiere gestrichen zu sehen wünscht, erklärt ihn Dohrn für einen degenerirten Fisch und giebt uns davon folgende Vorstellung[1]): „Lassen wir *Ammocoetes* als *Ammocoetes* geschlechtsreif werden, *Ammocoetes* Nachkommen erzeugen und denken wir uns den Kampf um das Dasein, die natürliche Züchtung und den Functionswechsel zwischen den Nach-

[1]) L. c. pag. 51.

kommen dieser geschlechtsreifen *Ammocoetes* in Thätigkeit, so wird es uns nicht mehr schwer werden, die Fisch-Organisation in starker Umbildung und Degeneration auf der einen Seite in *Amphioxus*, auf der anderen in den Tunicaten wieder zu erkennen.

Amphioxus hat das Zerstörungswerk fortgesetzt, das von den Cyclostomen in seinen sehr verschiedenen Anfängen dargestellt wird. Schädel, Gehirn, Sinnesorgane, Wirbelsäule, Nieren, Urnieren, Leber — kurz fast Alles, was die höhere Organisation der Wirbelthiere ausmacht, hat *Amphioxus* verloren und hat dafür nur eine Formation höher entwickelt — den Kiemenkorb."

Wir theilen die Ansicht, dass die Cyclostomen in starker Degeneration begriffen sind und wir haben den morphologischen Kennzeichen dieses Vorganges ein functionelles hinzugefügt. Wir wollen auch weiter, wie Dohrn verlangt, zugeben, dass der *Amphioxus* Schädel, Gehirn etc. — kurz fast Alles, was die höhere Organisation der Wirbelthiere ausmacht, verloren hat; dabei hat aber Dohrn vergessen, das Rückenmark zu nennen. Dieses aber befindet sich auf einer höheren Stufe der Leistungsfähigkeit, als das der Petromyzonten, denn es macht Locomotionen, angeregt durch den natürlichen Reiz des Seewassers sowohl in toto, als in seinen Theilen, während jenes solche Bewegungen nur unter dem Einflusse eines sehr starken Reizmittels, der Pikrinschwefelsäure, ausführt. Daraus folgt, dass der *Amphioxus* niemals durch Degeneration aus den Petromyzonten hervorgegangen sein kann. Aber auch durch Degeneration anderer Fische kann er nicht wohl entstanden sein, denn er theilt mit den Urfischen, den Selachiern, jene fundamentale Eigenschaft: Die Locomobilität des Rückenmarkes in seiner ganzen Ausdehnung.

§. 4.

Die Phylogenese des Centralnervensystems.

Der Stamm der Wirbelthiere beginnt mit einem Acranier, einem aus gleichwerthigen Metameren zusammengesetzten Individuum, für das wir als Typus den wohlbekannten *Amphioxus* aufstellen können. Physiologisch kommt dieser primitive Zustand dadurch zum Ausdruck, dass sämmtliche Metameren die gleiche Locomobilität besitzen, so dass

die Locomotion des Gesammtthieres ist die Resultante der sämmtlichen coordinirt thätigen Metameren, welche am leichtesten in ein und derselben Ebene zu geschehen pflegt.

In einem gewissen Stadium phyletischer Zeit fangen die Metameren an, die Innervation ihrer Locomobilität nach vorn abzugeben, wodurch die innervirende Leistung der vordersten Metamere verstärkt und sie selbst in die Lage versetzt wird, die Führung über die anderen Metameren zu übernehmen. Die Abgabe der Function nach vorn erfolgt nach Maassgabe ihres Abstandes vom Vorderende, so zwar, dass von ihrer Function die Metamere um so williger abgiebt, je näher sie dem vorderen Ende steht. Der objective Ausdruck dieser Abgabe ist **eine Wanderung der Function nach dem Vorderende.**

Der Beweis, dass die vorderste Metamere die Führung übernommen hat und die übrigen Metameren beherrscht, liegt in der Thatsache, dass nur die einseitige Zerstörung oder Verletzung des Centralnervensystems dieser Metamere die bisher geradlinige Bewegung in eine krummlinige umzuwandeln vermag; dass keine der übrigen Metameren einen gleichen Einfluss auf die Richtung der Bewegung ausübt.

Tritt zu dieser führenden Metamere oder dem allgemeinen Locomotionscentrum als neue Bildung das Centrum eines oder mehrerer der höheren Sinnesapparate, so ist ein Gehirn und damit das primitive hirntragende oder craniote Wirbelthier construirt, welches mit gleicher Leichtigkeit in allen Ebenen sich zu bewegen in der Lage ist[1]).

Dieses Wirbelthier tritt weiterhin einen höheren Entwickelungsgang an durch Ausbildung und Entfaltung seines Gehirns, während das Rückenmark in untergeordneter Stellung verbleibt und seine Metameren ihre Locomobilität, jene primitive Function, immer mehr und mehr einbüssen.

Welches jene Vorgänge sind, die zur phylogenetischen Ausbildung des Gehirns führen, davon wollen wir an einer späteren Stelle reden.

---

[1]) Nur der Deutlichkeit halber sind die beiden Vorgänge der Stärkung der Vordermetamere und der Bildung der Sinnesapparate von einander gesondert dargestellt; sie können ebenso wohl in einer Zeit erfolgen oder auch in umgekehrter Folge.

Anhang.

Die halbzirkelförmigen Canäle der Haifische.

§. 1.

Vorbemerkungen.

„Trotz ausgiebigen Studiums der Litteratur und trotz eigener, seit 10 Jahren gemachter Erfahrungen kann ich die für eine Schlussfolgerung genügende Basis nicht gewinnen.“ So schreibt noch vor wenig Jahren mit Bezug auf das alte Problem von den halbzirkelförmigen Canälen einer unserer vorzüglichsten Physiologen [1]), und wer wollte ihn eines unbegründeten Pessimismus zeihen? Die bisher noch nicht überwundene Schwierigkeit besteht darin, dass die Grundfrage des ganzen Gebietes nicht eindeutig zu beantworten ist ob nämlich die Entfernung der halbzirkelförmigen Canäle nothwendig von Bewegungsstörungen gefolgt ist oder nicht. Und so lange dieser Punkt nicht klar und deutlich entschieden worden ist, so lange ist naturgemäss jede theoretische Vorstellung über die Function jener Organe verfrüht.

Unter diesen Umständen hatte ich es ängstlich vermieden, während der ganzen Zeit meiner Beschäftigung mit dem Froschhirn an die Halbzirkelorgane resp. an die obige Frage heranzutreten (da, wo ich einmal mit dem *N. acusticus* in Berührung kam, handelte es sich um eine andere Frage), denn Kaninchen, Tauben und Frösche waren schon in übergrosser Zahl jener Frage geopfert worden, und mir standen zunächst keine neuen Wege offen, die einzig und allein das Recht geben, eindeutige Resultate zu erwarten.

[1]) Hensen, Physiologie des Gehörs. Hermann's Handbuch der Physiologie. Bd. III (2), S. 138. 1879.

So viel scheint indess gewiss, dass die warmblütigen Thiere, wie Tauben und Kaninchen, von diesen Versuchen überhaupt auszuschliessen sind, weil die Eröffnung der knöchernen Canäle und das Abfliessen der Lymphe allein schon Bewegungsstörungen nach sich ziehen soll[1]). Bleibt nur noch der Frosch, bei welchem Böttcher nach beiderseitiger Durchschneidung des hinteren verticalen Bogenganges jede Bewegungsstörung vermisste[2]), während eine grosse Zahl anderer Beobachter diesen Angaben ebenso entschieden widersprach. Ganz ebenso zweideutig verhält es sich mit den Folgen der Durchschneidung des *N. acusticus:* Während Schiff[3]) und Valentin danach die Bewegungen ungestört sehen, sprechen viele andere Forscher, obenan Brown-Séquard[4]) und andere neueren Datums, von den schwersten Bewegungsstörungen.

Es war ein neuer Weg und berechtigte zu den schönsten Hoffnungen, als Fräulein Tomaszewicz unter Hermann's Leitung sich an die Knochenfische wandte, bei denen der mediale Theil des Labyrinthes frei in die Schädelhöhle sieht und die Entfernung der halbzirkelförmigen Canäle mit grosser Leichtigkeit sollte geschehen können, ohne das Gehirn zu lädiren: Von sechs operirten Fischen blieben nur zwei so lange am Leben, dass sie beobachtet werden konnten; sie zeigten gar keine Störungen[5]). Im folgenden Jahre machte Cyon Versuche an Neunaugen, bei denen nach Entfernung ihrer Canäle, sowohl einseitig als doppelseitig, regelmässig Roll- und Kreisbewegungen erschienen[6]). Einige Jahre später wiederholte Kiesselbach die Versuche an Knochenfischen und sah in einigen Fällen Störungen fehlen,

---

[1]) Berthold, Ueber die Function der Bogengänge des Ohrlabyrinthes. Archiv für Ohrenheilkunde, Bd. IX, S. 77 bis 96. 1875.

[2]) A. Böttcher, Kritische Bemerkungen und neue Beiträge zur Litteratur des Gehörlabyrinthes. Dorpat 1872, S. 12.

[3]) Schiff, Lehrbuch der Physiologie. Lahr 1858 bis 1859, S. 399.

[4]) Brown-Séquard, Course of lectures on the physiology and pathology of the central nervous system. Philadelphia 1860.

[5]) A. Tomaszewicz, Beiträge zur Physiologie des Ohrlabyrinthes. Dissertation, Zürich 1877, S. 89.

[6]) E. de Cyon, Rech. expériment. s. les fonct. des canaux semicircul. etc. Bibliothéque de l'école des hautes études. Section des scienc. natur. T. XVIII, Paris 1878, pag. 94.

in anderen solche auftreten[1]). Ebenso erging es im nächsten Jahre H. Sewall, als er gleiche Untersuchungen an Haifischen anstellte.

Solche Versuche sind wohl geeignet, dem Experimentator selbst subjectiv eine gewisse Ueberzeugung zu verschaffen, aber objectiv das wissenschaftliche Publicum zu überzeugen, war ihnen, wie die Erfahrung gelehrt hat, versagt geblieben, um so mehr, als sie die abweichenden Resultate nicht zu erklären vermochten.

So standen die Dinge etwa, als ich im Verlaufe meiner Beschäftigung mit dem Centralnervensystem der niederen Wirbelthiere auch die Haifische zu untersuchen hatte und darauf aufmerksam wurde, dass diese Thiere in der Frage der Halbzirkelorgane Vortheile bieten, welche vielleicht zu eindeutigen Resultaten führen könnten.

§. 2.

Die Versuche.

Werfen wir zunächst einen Blick auf die Anatomie des Gehörorgans der Fische, so werden wir dieselbe am besten an der Hand seiner Entstehungsgeschichte verstehen. Wir lesen darüber Folgendes[2]): „Das Hörorgan der Wirbelthiere nimmt seine Entstehung aus dem Ectoderm und wird während der ersten Embryonalperiode als eine in der Höhe des Nachhirns nach innen sich erstreckende Wucherung angelegt. Ein solch' oberflächliches, somit die Endigungen eines Hautnerven tragenden Organs muss als der Ausgangspunkt der hochgradigen, sehr frühzeitig eingeleiteten Sonderung gelten. Aus der ersten Anlage geht ein nach aussen communicirendes Bläschen hervor, welches allmälig sich abschnürt und mit der Differenzirung der knorpligen Schädelkapsel von deren hinterem seitlichem Abschnitte umschlossen wird. Die primitive Otocyste ist die Anlage eines complicirten Hohlraumsystems, in dessen Wänden der *Acusticus* mit Endapparaten in Verbindung steht. Aus ihm ensteht das häutige Labyrinth. Die es umgebenden Schädeltheile bilden das knorplige

[1]) W. Kiesselbach, Zur Function der halbzirkelförmigen Canäle. Archiv für Ohrenheilkunde. Bd. XVIII, S. 152 bis 156. 1882.

[2]) C. Gegenbaur, Grundriss d. vergl. Anatomie. Leipzig 1878, S. 557.

oder knöcherne Labyrinth.“ Von dem Labyrinthbläschen aus kommt es zunächst bei den Fischen weiter zur Bildung von drei halbzirkelförmigen, mit Ampullen versehenen Canälen, welche als vorderer und hinterer verticaler, sowie als horizontaler Bogengang auftreten, die alle in den Vorhof (*Vestibulum*) münden, wie nunmehr der Rest des Labyrinthbläschens genannt wird. Der Hörnerv, welcher in das Labyrinth eintritt, geht sowohl an der Wand des Vorhofes (*Maculae acusticae*), als auch an den Ampullen der Bogengänge (*Crista acustica*) in Endapparate über. Die Ausbreitungen des Nerven im Vorhof sind von häufig ansehnlichen Concrementen von kohlensaurem Kalk, den Otolithen, umgeben.

Die Vortheile, welche gerade das Ohr des Haifisches bietet, sind folgende: 1) Das Labyrinth ist durch eine ansehnliche Knorpelwand von der Hirnhöhle getrennt, so dass bei Operationen im Ohr keine Hirnverletzungen vorkommen können; 2) die knorplige Beschaffenheit der Ohrregion, so dass leicht und mühelos die Eröffnung des Labyrinthes bewerkstelligt werden kann, und 3) die oberflächliche Lage der Canäle, welche sich nach Entfernung von Haut und Muskel noch dadurch leicht finden lassen, dass der sie umschliessende Knorpel deutlich blau schimmert. Dazu kommt als allgemeiner Vortheil die grosse Resistenz der Haifische gegen jedweden operativen Eingriff.

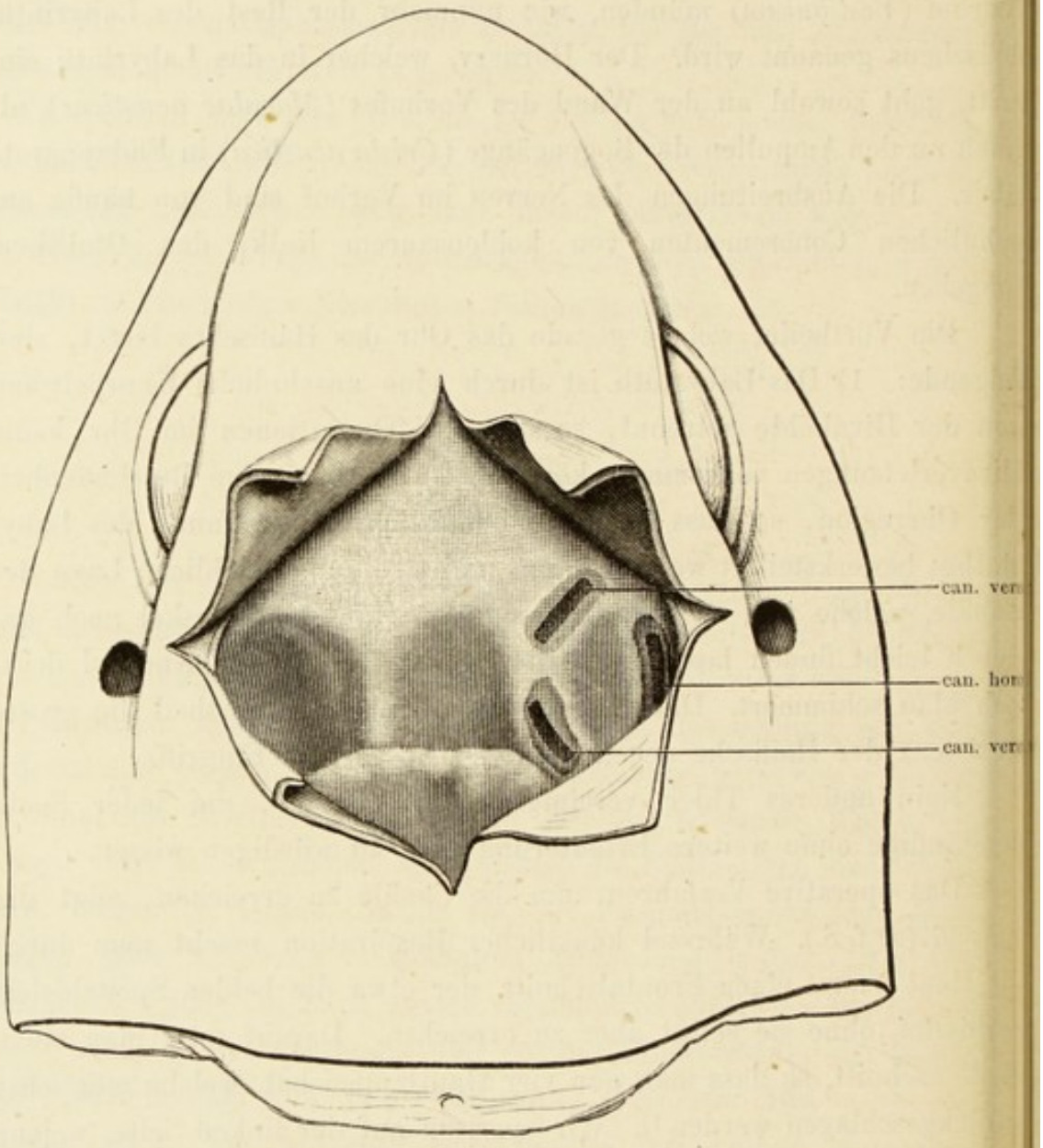
Kein anderes Thier vereinigt diese Vorzüge, die jeder Sachverständige ohne weitere Erläuterung wird zu würdigen wissen.

Das operative Verfahren, um die Canäle zu erreichen, zeigt die Fig. 26 (a. f. S.). Während künstlicher Respiration macht man durch die Haut zuerst einen Frontalschnitt, der etwa die beiden Spritzlöcher verbindet, ohne sie selbst aber zu erreichen. Darauf setzt man einen Medianschnitt, so dass man nun vier Hautlappen hat, welche möglichst zurückgeschlagen werden [1]). Wir operiren auf der linken Seite, welche der Leser in der Figur zunächst betrachten möge. Mit einem nur etwas stärkeren Meissel, als jener in Fig. 5 ist, schabt man die Muskeln ab, bis man auf den Knorpel der Ohrregion stösst. Dieselbe zeigt zunächst eine scharfe Kante (in der Figur gerade gegenüber der Stelle, wo man rechts die verticalen Canäle eröffnet sieht), an welche

[1]) Eine Blutung pflegt nur dann einzutreten, wenn man mit dem Frontalschnitt das Spritzloch erreicht, was zu vermeiden ist.

sich nach aussen eine Vertiefung anschliesst. Wenn man nun mit demselben Meissel diese Kante ganz flach anschneidet, so eröffnet man regelmässig den vorderen verticalen Bogengang. Fasst man mit einer

Fig. 26.



guten Pincette den häutigen Canal und zieht sicher, so gelingt es auf diese Weise ab und zu, alle drei Canäle sammt den Ampullen herauszuholen (*Scyllium canicula*).

Die Wunde (welche bei einseitiger Abtragung auch nur einseitig angelegt wird) wurde gut vernäht und der Fisch ins Bassin gesetzt. Niemals ist an diesem Fisch auch nur die geringste Bewegungsstörung beobachtet worden. Was sich einseitig aus-

führen lässt, muss nothwendig auch doppelseitig ausführbar sein und das Resultat ist dann gleichfalls ein negatives.

Es sind aber durchaus nicht alle Versuche, welche diesen glücklichen Verlauf nehmen, denn gelingt die reine Extraction aller drei Canäle auf der einen Seite, so gelingt sie nicht immer auf der anderen Seite. In solchem Falle suchte ich durch weiteres Ausschneiden des Canals und durch tieferes Eindringen mit der Pincette die Extraction zu ermöglichen. Dann aber folgten öfter Bewegungsstörungen in Gestalt von Kreis- oder Rollbewegungen, obgleich mit Sicherheit die Verwundung des Gehirns ausgeschlossen war. Die Sachlage complicirte sich indessen noch mehr, als ich eines Tages bei einem 1 m langen *Mustelus vulgaris* nach idealer einseitiger Extraction aller drei Canäle periodische Rollbewegungen auftreten sah; d. h. dieser Haifisch schwamm eine Zeit lang, z. B. zehn Minuten, ununterbrochen ganz normal, dann machte er einige Rollbewegungen, worauf er wieder ganz normal sich weiter bewegte. Von einer Verwundung des Gehirns konnte, wie gesagt, keine Rede sein, nur waren mit den Canälen ansehnliche Kalkconcremente des Vorhofs mit herausgezogen worden. Indess, was sollte das thun? Die Section dieses sehr interessanten Fisches konnte ich leider nicht machen, weil derselbe in der darauf folgenden Nacht von einem grösseren Haifische einer anderen Art (*Squatina vulgaris*) hinterlistiger Weise verspeist worden war.

Fassen wir Alles zusammen, so ergiebt sich, dass in gewissen gut gelungenen Fällen die Entfernung aller sechs Canäle keine Störung erzeugt, während in anderen Fällen, wo die Entfernung auf Schwierigkeiten stiess oder sonst nicht ganz rein verlief, zweifellose Bewegungsstörungen auftraten. Leider beherrschen wir die Bedingungen eines jeden einzelnen Versuches nicht, sondern sind dem Zufalle unterworfen, so dass wir in keinem Falle mit Sicherheit voraussagen können, was kommen wird. Und damit sind wir, offen gestanden, nicht um einen Schritt in dieser schwierigen Frage weiter gekommen, als unsere Vorgänger bei den Knochenfischen.

Wie ich später erfahren habe, war ich nicht der erste Experimentator an dem Ohre der Haifische, sondern H. Sewall[1]) in Boston,

[1]) Experiments upon the cass of fishes with reference to the function of equilibrium. Journal of physiology, IV, 339—349.

welcher seine Versuche im Jahre 1883 veröffentlicht hatte[1]). Sein Resultat war im Wesentlichen gleich dem meinigen: auch er sah, wie oben schon erwähnt, Störungen eintreten oder ausbleiben, ohne die Bedingungen des Versuches beherrschen zu lernen.

Aber ich legte das Messer nicht aus der Hand, denn nur die allzugrosse Rücksicht bei Eröffnung des Ohres, sie nur in möglichst geringer Ausdehnung vorzunehmen, hatte mich bisher an dem oben geschilderten Gange der Untersuchung festgehalten. Nun gab ich diese in der That übertriebene Vorsicht auf, eröffnete, wie rechterseits die Fig. 26 zeigt, alle drei Canäle nach einander, durchschneide in jedem Canal den häutigen Gang und ziehe die Canäle einzeln nach einander heraus. Die Ausführung geht leicht, mühelos und vollkommen sicher vor sich: der Experimentator hat die Sache vollständig in der Hand. Wenn auf diese Weise sämmtliche sechs Canäle entfernt worden sind (*Scyllium catulus*), die Hautwunde sorgfältig vernäht und der Fisch zurück in das Bassin gesetzt wurde, so waren alle seine Bewegungen vollkommen normal. Das Resultat blieb **ausnahmslos** dasselbe, so oft der Versuch auch wiederholt worden ist, und kein Versuch versagt.

Auf welche Weise aber war es zu den oben beschriebenen Störungen gekommen, da doch, wie gesagt, eine Verletzung des Gehirns ausgeschlossen ist? Nachdem man einseitig die drei Canäle entfernt hat, eröffne man mit demselben Meissel, indem man zwischen den beiden verticalen Bogengängen eindringt, den Vorhof, einen Raum von beträchtlicher Ausdehnung, an dessen vorderer Wand, ein wenig nach aussen, deutlich sichtbare weisse Kalkkörper liegen. Wenn man diese mit der Pincette fasst und herauszieht oder wenn man sie nur herauszuziehen versucht, darauf die Wunde durch Nähte schliesst, und den Fisch ins Wasser bringt, so beobachtet man **ausnahmslos** Störungen, welche in der Regel sind Rollbewegungen nach

[1]) Ich bemerke, dass mir diese Arbeit vor Anstellung meiner Versuche bekannt war, aber nicht im Original, sondern im Referat des Jahresberichtes von Hofmann und Schwalbe. Leider spricht der Referent dort nur von „Fischen", nicht von Haifischen, so dass mir bei der Unentschiedenheit der Resultate eine Einsicht des Originals seiner Zeit nicht geboten schien. Erst neuerdings wurde ich von befreundeter Seite aufmerksam gemacht, dass es sich dort um Haifische handelte.

der Seite der Operation. Macht man diese Operation beiderseitig, so folgen ebenfalls Rollbewegungen, deren Richtung man nicht mehr bestimmen kann, weil die doppelseitige Operation nichts weiter ist, als eine Complication, eine Verdunkelung des ganz klaren und einfachen Versuches bei einseitigem Operiren.

Die Störungen in der angegebenen Weise treten auch dann ebenso auf, wenn man den Vorhof ohne vorausgegangene Eröffnung der Bogengänge zugänglich gemacht und die Kalkkörper angegriffen hat — was übrigens vorauszusetzen war. Es treten Störungen ausnahmslos dann auf, wenn man den Vorhof eröffnet und an seinem Inhalte, insbesondere den Kalkkörpern, zieht.

Wir können also nunmehr, am Ohre des Haifisches operirend, nach Belieben Bewegungsstörungen vermeiden oder dieselben erzeugen; in letzterem Falle auch ihre Natur voraus angeben; d. h. nichts anderes, als dass wir die Bedingungen unseres Versuches leicht und mühelos beherrschen, in einer Weise, wie es meines Wissens bisher noch in keinem Falle erreicht worden ist.

Von der Erwägung ausgehend, dass der Vorhof, unabhängig von dem Endorgan, den Bogengängen, eine irgend wie geartete Function haben könnte und bei der Unthunlichkeit, den Vorhofsinhalt mechanisch anzugreifen, habe ich nach Eröffnung und Entfernung der Bogengänge, sowie gleichzeitiger Eröffnung des Vorhofes die ganzen Hohlräume mit schmelzendem Paraffin einseitig oder doppelseitig ausgegossen. Die Haut wurde gut genäht, der Fisch ins Bassin gebracht, Bewegungsstörungen sind nunmehr in keinem Falle beobachtet worden.

Ausnahmen unter den angestellten und mitgetheilten Versuchen kommen nicht vor; die Resultate sind stets eindeutig in dem einen oder dem anderen Sinne, je nach der Absicht des Experimentators.

§. 3.

Analyse der Versuche.

Es folgt aus den mitgetheilten Versuchen unmittelbar, dass, da die zweckmässig geleitete Entfernung der halbzirkelförmigen Canäle niemals zu Bewegungsstörungen führt, alle jene Theorien über-

flüssig sind, welche auf gegentheiligen Angaben fussen. Was aber die Halbzirkelorgane nicht zu leisten im Stande sind, könnte man vielleicht dem Vorhofe zuschreiben? Ohne zu untersuchen, wie viel oder wie wenig eine solche Auffassung theoretisch zulässig wäre, habe ich, wie oben beschrieben, den ganzen Hohlraum des Ohres mit Paraffin ausgegossen, um damit jede Function des Vorhofes aufzuheben. Mag man selbst darüber im Zweifel sein, ob dieses Verfahren geeignet ist, eine etwaige Function des Vorhofes ganz zu stören, so wird man zugeben können, dass das Verfahren jedenfalls eine ganz erhebliche Störung in etwaigen Beziehungen des Vorhofes zur Bewegung oder zur Aequilibrirung erzeugen müsste. Nichtsdestoweniger haben wir keinerlei Störung danach gesehen, so dass die zweckmässige Ausschaltung des ganzen akustischen Apparates keine Bewegungsstörungen nach sich zieht.

Es bleibt somit von der ganzen complicirten Frage nach der Bedeutung des Ohres für das Gleichgewicht nichts weiter mehr übrig, als die Gründe ausfindig zu machen, woher die Bewegungsstörungen nach mechanischem Angriff des Vorhofes der einen Seite stammen.

Wenn man objectiv die Bewegungsstörungen betrachtet, so sieht man, dass es regelmässig Rollbewegungen (oder in leichteren Fällen Kreisbewegungen) sind, welche von den Rollbewegungen nach einseitiger Verletzung des Nackenmarkes, also von den uns wohl bekannten Zwangsbewegungen, absolut nicht zu unterscheiden sind. Selbst ein weiteres Merkmal der Zwangsbewegungen haben sie an sich, welches ich schon beim Frosche gesehen, aber bisher nicht berührt habe, weil dort kein Gebrauch davon zu machen war. Macht nämlich ein Frosch nach irgend einer einseitigen Verletzung von Hirntheilen, die sonst Zwangsbewegungen geben, wenig kräftige Locomotionen, so kann es geschehen, dass die Zwangsbewegungen gar nicht zum Ausdruck kommen. Treibt man das Thier aber zu kräftiger Locomotion an, so beginnen die Zwangsbewegungen sogleich. Dasselbe habe ich auch schon bei Fischen gesehen und ganz dasselbe kommt auch bei diesen Versuchen zur Beobachtung; so z. B. waren bei Haifischen am zweiten Tage nach der mechanischen Zerrung im Vorhofe, als ich an das Bassin trat, keine Störungen zu sehen. Als die Fische aber zu

energischen Bewegungen veranlasst wurden, traten sogleich Rollbewegungen ein.

Wie sollen aber diese Rollbewegungen überhaupt nur Zwangsbewegungen sein können, da mit Sicherheit bei dem Angriff des Vorhofes eine Verletzung des benachbarten Gehirns resp. des Nackenmarkes auszuschliessen ist? Ja noch mehr, obgleich beim Anfassen der Kalksäckchen naturgemäss Acusticusfasern gezerrt werden, ist nicht erwiesen, ob der centrale Ursprung des *N. acusticus* zugleich irgend eine Erschütterung erfährt. Ich frage nochmals, wie sollte es da zu Zwangsbewegungen kommen?

Ich habe bisher unterlassen, von einer Beobachtung zu sprechen, welche in keiner directen Beziehung zu unserer Frage zu stehen schien; um so wichtiger wird jene Beobachtung an dieser Stelle. Während der oben am Ohre ausgeführten Operationen beobachtete ich nicht selten, dass der Haifisch die Augenlider plötzlich schloss, so zu sagen plötzlich mit den Augen zwinkerte, wie wenn ihm die Operation einen plötzlichen Schmerz verursachte. Dieses Augenzwinkern fiel gewöhnlich zusammen mit denjenigen Operationen, welche von Bewegungsstörungen begleitet waren. Dieselbe Beobachtung hat auch Sewall gemacht (ohne dass dieselbe mir zur Zeit meiner Versuche bekannt war) und er sagt ganz direct, dass nur dann Bewegungsstörungen auftraten, wenn seine Haifische die Augenlider plötzlich schlossen. Mir machten diese Bewegungen den ganz bestimmten Eindruck von Schmerzensäusserungen, wie sie auf Reizung einfach sensibler Nerven aufzutreten pflegen, wodurch wir zu der Hypothese gedrängt werden, dass im *N. acusticus* neben den Sinnesfasern gemeine sensible Nervenfasern enthalten sind. Und über diese Fasern hätte die Discussion von Neuem zu beginnen.

Mit allen diesen Schlussfolgerungen habe ich mich in der That getragen, so lange als ich nicht wusste, dass der *N. facialis* des Haifisches, wie Schwalbe erst vor einigen Jahren gefunden hat[1]), nicht rein motorisch, sondern ein gemischter Nerv ist. Dieser giebt einen

---

[1]) G. Schwalbe, Das Ganglion Oculomotorii. Jen. Zeitschrift, Bd. XIII, 1879 und J. W. van Wijhe, Ueber die Mesodermsegmente und die Entwickelung der Nerven des Selachierkopfes. Amsterdam 1882, S. 21 (veröffentlicht durch die Königl. Akademie der Wissenschaften zu Amsterdam).

Zweig zum *R. ophthalmicus superficialis* ab, so dass letzterer sich aus zwei Theilen bildet, nämlich der *Portio Facialis* (*P. major Schw.*) und der *Portio Trigemini* (*P. minor Schw.*). Daraus erklärt sich in einfacher Weise das Augenzwinkern des Haifisches beim Angriff des Vorhofes, nämlich als Folge der Zerrung des mit dem *N. acusticus* enge verbundenen *N. facialis*, welche gemeinsam aus dem Nackenmarke herauskommen (*N. acustico-facialis*) und sich erst später von einander sondern. Wenn aber auf diese Weise der *N. facialis* an seiner Wurzel eine Zerrung erfährt, welche in dem entfernten Augengebiete sich markirt, um wie viel mehr muss der *N. acusticus* an seinem centralen Ende gezerrt werden, da man im Vorhofe doch seinen Stamm oder dessen Ausbreitungen anfasst?

Diese Zerrung am centralen Acusticusende aber kann ausreichen, um Bewegungsstörungen hervorzurufen, welche nothwendig dieselben sein müssen, wie wenn man das Nackenmark an dieser Stelle direct verletzt haben würde. Dass sie thatsächlich dieselben sind, haben wir oben schon nachgewiesen und ich wiederhole: Niemand ist im Stande, einen Unterschied zwischen den Bewegungsstörungen zu erkennen, je nachdem sie durch directen Angriff des Nackenmarkes oder durch Angriff des Vorhofes erzeugt worden sind.

Hiermit sind aber die Bewegungsstörungen nach mechanischem Angriff des Vorhofes zurückgeführt auf eine mechanische Läsion des Nackenmarkes durch Zerrung an der Wurzel des *N. acusticus*. Warum es anders ist, wenn die Canäle einzeln oder alle drei gemeinsam, aber vollkommen rein extrahirt werden, bedarf wohl keiner besonderen Auseinandersetzung.

Wir haben endlich zu untersuchen, ob eine so geringfügige Alteration des Nackenmarkes ausreicht, um Zwangsbewegungen zu erzeugen.

Zunächst erinnere ich daran, dass, wie ich seiner Zeit nachgewiesen habe, die Intensität der Zwangsbewegungen, welche vom Nackenmarke ausgelöst werden, durchaus nicht proportional der Grösse der Verletzung ist; dass vielmehr die Läsion des erhabenen Randes der Rautengrube viel stärkere Bewegungsstörungen erzeugt, als die vollständige halbseitige Durchschneidung des Nackenmarkes an dieser Stelle. Zugleich aber habe ich an derselben Stelle angegeben, dass

nicht alle Punkte des Rautengrubenwalles gleich empfindlich sind, sondern dass es sich um einen ganz bestimmten Punkt handelt, der bei näherer Besichtigung mit dem Acusticusaustritt nahe zusammenfällt, so dass also die Gegend der Austrittsstelle des *Acusticus* die empfindlichste Stelle des Nackenmarkes ist, von der aus man Zwangsbewegungen zu erzeugen vermag.

Nehmen wir Alles zusammen, so folgt, dass die halbzirkelförmigen Canäle der Haifische so wenig wie der *N. acusticus* zu den Bewegungen resp. deren Gleichgewicht in irgend welcher unmittelbaren Beziehung stehen und dass die Störungen, welche man nach mechanischem Angriff auf den Vorhof thatsächlich beobachtet, Zwangsbewegungen sind, welche ihre Ursache in einer mittelbaren Läsion des Nackenmarkes an der centralen Ursprungsstelle des Hörnerven haben.

Ich schliesse diese Mittheilungen über die Bogengänge der Haifische mit einer in physiologischen Kreisen wenig beachteten, vergleichend-anatomischen Thatsache: Unter den Cyclostomen haben nämlich die Petromyzonten nur zwei und die Myxinoiden gar nur einen Bogengang[1]). Ich habe aber bisher niemals gehört, dass ihre Bewegungen weniger äquilibrirt wären, als die der übrigen Fische.

Die Nutzanwendung dieser Beobachtungen auf die übrigen Wirbelthiere kann ich wohl getrost dem Leser überlassen. Nur will ich bemerken, dass die halbzirkelförmigen Canäle bei den Fischen die höchste Ausbildung erlangt haben[2]); dass es deshalb nicht thunlich sein dürfte, Functionen, welche man den Bogengängen der Fische genommen hat, den an Volumen rückgebildeten Bogengängen der übrigen Thiere belassen zu wollen.

---

[1]) Joh. Müller, Vergl. Anatomie der Myxinoiden. Berlin, 1835 bis 1845.

[2]) Vergl. Rüdinger, Das häutige Labyrinth. Stricker's Handbuch der Gewebelehre. Bd. II, S. 883, Fig. 296.

Anmerkungen.

Zu Seite 3 und 5.

Die Erfahrung, dass Arbeiten, wenn sie nicht ausdrücklich erwähnt und beurtheilt worden sind, obgleich sie schon der allgemeinen Kritik unterlagen, glauben zu Recht bestehen bleiben zu können, veranlasst mich zu folgenden Zusätzen:

Monoyer[1]) behauptet „*La locomotion des Poissons en avant a lieu par le mouvement de la queue et principalement de la nageoire caudale*“. Die unrichtige Auffassung über den Werth der Schwanzflosse für die Locomotion geht aus meinen Versuchen mit Immobilisirung des Schwanzes durch solide Stäbchen deutlich genug hervor. Man kann überdies Monoyer direct widerlegen, wenn man ein kurzes Stäbchen über Schwanzflosse und den hintersten Theil des Muskelschwanzes so fixirt, dass die Schwanzflosse gar nicht functionirt: Die Locomotion zeigt trotzdem keine Störung.

Ebenso unrichtig ist folgende Beobachtung desselben Autors: „*On vient de voir ce qui arrive quand on supprime le jeu de toutes les nageoires (à l'aide de ciseaux): le Poisson se renverse alors sur le dos*“. Der Grund dieses Irrthums liegt in der blutigen Abtragung der Flossen, ganz wie bei Borelli, dessen Resultat übrigens noch günstiger gewesen ist, als jenes von Monoyer.

Aehnliche Irrthümer sind es, wenn P. Bert sagt[2]): „*Si, à une tanche, on coupe toutes les nageoires paires et impaires, l'animal tourne sur le flanc et devient incapable de s'enfoncer dans l'eau*“. Weder fällt unser Fisch, wenn ihm die Flossen angeleimt werden, auf den Rücken, noch entstehen ihm Schwierigkeiten, in die Tiefe zu tauchen.

Um dem Ausspruche desselben Autors (pag. 68) „*il est nécessaire d'indiquer l'espèce sur laquelle on opère, car les résultats varient avec la forme du corps*“ gerecht zu werden, habe ich bei Rothauge (*Leuciscus rutilus*) und *Abramis brama*, deren Verhältnisse im Punkte der Aequilibrirung sehr schwierige sind, ebenfalls sämmtliche Flossen angeleimt und gesehen, dass auch hier keine Störungen im Gleichgewichte auftreten. Es ist auch nach dem, was wir jetzt über die Function der Flossen wissen, durchaus von der Hand zu weisen, dass die Form der Fische von Einfluss sein könnte.

Nach weiteren Beobachtungen an diesen Fischen muss ich bemerken, dass die leichten Schwankungen, welche oben mit drei bis fünf Winkelgraden bemessen worden sind, unter diesem Maasse bleiben und mit Recht keiner Berücksichtigung bedürfen.

---

[1]) Monoyer, L'équilibre et la locomotion chez les Poissons. Annal. des scienc. natur. Zoologie, 5. Série T. IV, 1866, pag. 1—15.

[2]) P. Bert, Notes diverses sur la locomotion chez plusieurs espèces animales. Mémoires de la Société des scienc. phys. et natur. de Bordeaux, T. IV, 1866.

Zu Seite 13.

Das Heberrohr war da, wo ich es zuerst gesehen hatte, nur für grosse Dimensionen bestimmt. Eine einfache Uebertragung auf unsere Zimmerbassins durch entsprechende Reduction der Grössenverhältnisse erwies sich als unzweckmässig. Vielmehr habe ich nach längerem Probiren bestimmte Maasse ausfindig gemacht, deren Einhaltung allein die gewünschte Sicherheit bietet. Solche Heber liefert in Glas und Metall die schon oben genannte Handlung von Desaga, welche dazu einen Reiter construirt hat, mit dem die Heber jeder Bassinwand normal aufsitzen.

Zu Seite 16.

Dem Leser dürfte in den Fig. 3 das Riechcentrum, der *Lobus olfactorius*, fehlen. Derselbe liegt bei sämmtlichen Cyprinoiden, Siluroïden und Gadoïden weit nach vorn gerückt, unmittelbar vor dem Eintritt der Geruchsnerven in das Riechorgan, weshalb im Text bemerkt worden ist, dass die *Nn. olfactorii* thatsächlich *Tractus olfactorii* sind. Die übrigen Knochenfische haben Riechcentren, welche als kleine Anschwellungen unmittelbar vor dem Grosshirn liegen, und dementsprechend auch echte *Nn. olfactorii* (H. Stannius, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere. Zweite Auflage, Berlin 1854, S. 165).

Diese Figuren sowie alle folgenden mit Ausnahme von 12A und 13 geben die Objecte in natürlicher Grösse wieder.

Zu Seite 23 und 24.

Fortgesetzte Beobachtungen, welche in diesem Herbste an unversehrten *Squalius cephalus* angestellt wurden, haben zu der Erkenntniss geführt, dass auch normale Fische eine grosse Fertigkeit im Auffangen von Regenwürmern zeigen können. Es ist daher der Unterschied in der Erregbarkeit, welcher im Texte zwischen einem grosshirnlosen und einem unversehrten Fische gemacht worden ist, nicht vorhanden; ihre Erregbarkeit ist die gleiche. Die theoretische Auffassung, dass das Grosshirn der Teleostier sich im Zustande functioneller Reduction befindet, wird davon nicht allein nicht berührt, sondern macht sie nur noch annehmbarer.

Zu Seite 27.

Unter die Fig. 8 waren nur diejenigen Bezeichnungen gesetzt worden, welche nothwendig waren, um den Leser über die am Kleinhirn vorzunehmenden Versuche zu orientiren. Da aber eventuell auch die übrigen Theile der Figur interessiren könnten, so mögen die anderen Bezeichnungen hier nachfolgen. Es heisst:

Com. ant. Commissura anterior; *Com. post.* Commissura posterior; *V.* Vorderhirn; *Zb.* Zirbeldrüse; *T. opt.* Tectum opticum; *N. IV.* Nervus trochlearis; *M.* Mittelhirn; *VC.* Valvula cerebelli; *H.* Hinterhirn; *Klh.* Kleinhirn; *Lob. trig.* Lobus trigemini; *Lob. vag.* Lobus vagi; *R.* Rückenmark; *N.* Nachhirn; *MB.* Meynert'sches Bündel; *Z.* Zwischenhirn; *N. II.* Nervus opticus; *Tr. olf.* Tractus olfactorius.

Zu Seite 49.

Die Fig. 17, auf welche als dem Gehirne eines Katzenhaies gehörig hingewiesen wird, gehört de facto einem Hundshai von gleicher Grösse an. Es ist diese Unterschiebung vorgenommen worden, um eine Figur zu sparen, während wissenschaftlich kein Vergehen begangen worden ist, da im Vorderhirn Hunds- und Katzenhai, namentlich so weit es sich um Fixirung einer Abtragung dieses Theiles handelt, einander vollkommen gleichen.

Zu Seite 50 und 100.

Bei der hohen Bedeutung, welche die Versuche am Vorderhirn des Haifisches haben, gab ich den im Texte beschriebenen Versuchen noch eine prägnantere Form, als mir der zoologische Garten in Frankfurt die hierzu nothwendige Gelegenheit bot. Das genannte Institut verfügte im September über einen ansehnlichen Bestand an Katzenhaien von circa $^3/_4$ m Länge. Davon stellte mir das Directorium zwei Exemplare zur Disposition, eine Freundlichkeit, für welche ich hiermit meinen verbindlichsten Dank ausspreche; insbesondere noch dem technischen Director Herrn Dr. L. Wunderlich, welcher die Versuche mit mir machte und alle weiteren Beobachtungen persönlich besorgte.

Am 5. October wurden Mittags zwischen 12 und 1 Uhr den zwei Katzenhaien der rechte *Bulbus olfactorius* durchschnitten. Nach Verschluss der Wunde wurden sie in ein isolirtes Bassin gesetzt. Nachmittags um $3^1/_2$ Uhr, um welche Zeit im Aquarium allgemeine Fütterung stattfand, wurden auch den operirten Haien einige kleine todte Fische zugeworfen. Vor dem Aquarium stehend beobachteten wir direct, wie nach einigen suchenden Bewegungen jeder der Haie einen Fisch nahm und verspeiste. Darauf hatten wir gewartet, um nunmehr beiden auch den linken *Bulbus olfactorius* vom Vorderhirn zu trennen.

In ein besonderes Bassin zurückgebracht wurden nun in den folgenden Wochen jedesmal am Mittwoch Nachmittag eine bestimmte Anzahl kleiner Fische in ihr Bassin gebracht und am nächsten Morgen controllirt, ob sie davon gefressen hatten. Der eine starb am 12. December, ohne je einen Fisch genommen zu haben; der andere lebt heute noch, wie mir Herr Dr. Wunderlich schreibt, stark abgemagert und stetig hungernd.

Aus diesen und den im Texte mitgetheilten Versuchen wiederhole ich den obigen Schluss, dass Haifische nach Verlust ihrer Nase verhungern müssen. Sind bei Nacht die Pupillen auch weit geöffnet, woher soll Licht in das Auge gelangen können, um so weniger, wenn sie auch nur in mässiger Tiefe des Meeres sich befinden?

Wie schon oben bemerkt, beziehen sich alle meine Versuche nur auf Scyllien. Es ist möglich, dass andere Haifische, die auch am Tage offene Pupillen haben, ohne Nase ihre Nahrung zu finden wussten. Aber Neapel bot mir lebend nur diese Haifische und keine anderen. Es wäre aber wünschenswerth, in dieser Richtung noch andere Haie zu prüfen. Doch will ich nicht unterlassen, aufmerksam zu machen, dass einige Haifische in der Gefangenschaft überhaupt keine Nahrung nehmen, wie z. B. der Dornhai (*Acanthias vulgaris*). Man wird also im gegebenen Falle jedem Versuche eine Beobachtung am normalen Thiere vorangehen lassen müssen.

Zu Seite 123.

Cyon (l. c. pag. 95) berichtet von seinen Neunaugen, dass, wenn sie schwimmen, sie stets vorwärts, rückwärts, nach oben oder unten schwimmen, dagegen niemals eine diagonale Richtung oder eine solche nach rechts oder links einschlagen. Er glaubt diese Eigenthümlichkeit auf das Fehlen des dritten halbzirkelförmigen Kanales beziehen zu müssen. Wer unser erstes Capitel über die Function der Flossen mit Aufmerksamkeit gelesen hat, wird vielmehr jene Eigenthümlichkeit, die ich nicht besonders beobachtet habe, richtiger auf das Fehlen der paarigen Flossen beziehen können.