



ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER

ABTEILUNG

FÜR

ALLGEMEINE ZOOLOGIE UND PHYSIOLOGIE
DER TIERE

HERAUSGEGEBEN

VON

PROF. DR. J. W. SPENDEL

IN GIESSEN

DREISSIGSTER BAND

MIT 13 TAFELN UND 179 ABBILDUNGEN IM TEXT



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER

1911

F 328
30

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1619

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 6. Oktober 1910.)

	Seite
STROHL, J., Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge	1
SCHLEIP, WALDEMAR, Der Farbenwechsel von <i>Dixippus morosus</i> (Phasmidae). Mit Tafel 1—3	45
DEMOLL, REINHARD, Zur Lokalisation der Erbanlagen.	133

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 13. Februar 1911.)

DEMOLL, REINHARD, Über die Wanderung des Irispigments im Facettenauge. Mit 2 Abbildungen im Text.	169
BERNINGER, JULIUS, Über die Einwirkung des Hungers auf Planarien. Mit 29 Abbildungen im Text	181
WEGE, W., Morphologische und experimentelle Studien an <i>Asellus</i> <i>aquaticus</i> . Mit Tafel 4—5 und 33 Abbildungen im Text . .	217

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 13. Mai 1911.)

KOSMINSKY, PETER, Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge. Mit Tafel 6 und 7 Ab- bildungen im Text	321
HESS, C., Beiträge zur vergleichenden Accomodationslehre. Mit Tafel 7	339
POLIMANTI, OSV., Studi di fisiologia etologica. Con 3 figure nel testo	359

	Seite
FRITSCH, C., Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskelets der Amphibien. Mit 57 Abbildungen im Text	377

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 3. Oktober 1911.)

POLIMANTI, OSV., Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci. Con Tav. 8—13 e con 48 figure nel testo	473
---	-----

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge.

I. Ein Vergleich zwischen Alpen- und Moorschneehühnern.

Nebst Ausblick auf die Funktion der Luftsäcke.

Von

J. Strohl, Zürich.

Es ist eine Lehre und hat sein eignes Interesse, die Entstehungsgeschichte wissenschaftlicher wie künstlerischer Arbeit zu kennen. Nun darf man im Jubeljahr DARWIN'S daran erinnern, wie gerade dieses Mannes gewaltige Forschungsergebnisse mit zum größten Teil jener Eigenschaft zuzuschreiben sind, die ihn veranlaßte, eben Gelesenes nicht vag in die große Rumpelkammer des Gedächtnisses abzuschleppen, sondern alles, auch das Kleinste, möglichst in Beziehung zu bringen zu Dingen, die er gestern beobachtet oder morgen zu sehen bekam. So allein wird verwertet, so kontrolliert, entwickelt und erweitert. Wie mancher vor und nach ihm ist mit schweren Gedächtnissäcken voll des wertvollsten, originellsten Materials über die unscheinbare Scholle gestolpert, wo es zu verwerten war, und hat es dann sein Leben lang unbenutzt mit herumgeschleppt.

ALFRED GIARD war es, glaube ich, der zu sagen pflegte, wenn man ihm von weiten Reisen schwärmte und über Mangel an Arbeitsthemen klagte: „Nehmt die erste beste Krabbe, die am Strand

liegt, in die Hand, beseht sie einmal genau, und ihr findet immer wieder mehr Arbeit, als ihr zu bewältigen vermögt!“

Auch das Thema dieser kleinen Arbeit, die über ihre eignen Resultate hinaus mancherlei Anregung bieten möchte, ist nicht weit hergeholt. Zufällig wurden in der Küche an Schneehühnern auffallend große Herzen beobachtet, zunächst aber auf kasuelle Hypertrophie zurückgeführt.¹⁾ Zwei Tage nachher wurde durch die Lektüre der eben erschienenen Arbeit von GROBER in Jena „Über Massenverhältnisse am Vogelherzen“ (4) die Vermutung geweckt, es könnte genannte Erscheinung vielleicht eine Folge der im Höhenklima veränderten Lebensbedingungen sein.

Für daraufhin gerichtete Untersuchungen schien in der Schweiz ganz besonders günstige Gelegenheit. Jeder Wildprethändler in Zürich führt ja Schneehühner, und es war zu erwarten, daß von dort leicht Material beschafft werden könnte. Doch stellte sich gleich heraus, daß die Händler ihre Schneehühner nicht, wie man hätte annehmen können, aus den Alpen selbst bezogen, sondern aus Rußland und Böhmen kommen ließen. Für unsern Zweck also ein ganz unkontrollierbares Material, das zunächst ausgeschaltet wurde.

Da die Jagd auf „Weißhühner“ in den Alpen von Januar bis September geschlossen ist, hätten die Untersuchungen solange liegen bleiben müssen, wenn nicht auf freundliche Empfehlung Herrn Prof. LANG'S Dr. A. COAZ, der hochverdiente eidgenössische Oberforstinspektor in Bern, für einen der Wildhüter des Engadins ein Spezialpatent erwirkt und so die Beschaffung von Alpenschneehühnern ermöglicht hätte. Nun galt es noch Vergleichsmaterial zu finden, d. h. möglichst verwandte ähnlich lebende Tiere aus ebenen Gegenden. Zunächst kamen natürlich Rebhühner in Betracht. Als aber Herr Prof. HESCHELER mich auf die in den Ebenen Lapplands, Skandinaviens und der baltischen Provinzen lebenden Moorschneehühner (*Lagopus albus*) aufmerksam gemacht hatte, suchte ich sofort mir solche zu beschaffen. Auch hier wieder hatte ich mich des überaus lebenswürdigen Entgegenkommens Herrn Prof. LANG'S zu erfreuen, welcher zu diesem Zweck Mittel des Instituts zur Ver-

1) Bei den später untersuchten und hier weiterhin zur Besprechung gelangenden Schneehühnern haben sich allerdings nie wieder so große Herzen gefunden, und es wurde lebhaft bedauert, jene beiden ersten damals nicht gewogen zu haben.

fügung stellte. So konnten dann, hauptsächlich von Herrn Präparator DAHSE in Alstad (Schweden), vorigen Frühling Moorschneehühner bezogen werden, die aus der Umgebung von Saxnäs in Lappland stammten. Mit echt schwedischer Zuvorkommenheit ging Herr DAHSE auf alle Fragen und Wünsche betreffs dieser Tiere ein.

Mit Freude benutze ich nunmehr die Gelegenheit, auch hier Herrn Prof. LANG, dem hochverehrten Direktor des zoologisch-vergleichend-anatomischen Laboratoriums beider Hochschulen, für sein ständiges Interesse an meiner Arbeit und die freigebige Ermöglichung ihrer Durchführung zu danken. Ihm und dem stets hilfs- und ratbereiten Herrn Prof. HESCHELER danke ich weiter für die wertvolle Erlaubnis, ununterbrochen in ihrem Institute arbeiten zu dürfen und dessen Hilfsmittel uneingeschränkt zu benutzen. Ganz besonders gedenke ich hier mit dankbaren Gefühlen des rastlosen ehrwürdigen eidgenössischen Oberforstinspektors Dr. A. COAZ in Bern, ohne dessen freundliche Zuvorkommenheit die Arbeit nicht hätte zu Ende geführt werden können.

Ferner ist es mir eine angenehme Pflicht, auch dem hohen eidgenössischen Departement des Inneren meinen ergebensten Dank auszusprechen für die Erlaubnis, zur Ergänzung meines Materials den schweizerischen Arbeitsplatz in dem Internationalen Laboratorium für Höhenforschung auf dem Monte Rosa einzunehmen. Herrn Senator Prof. ANGELO MOSSO und Herrn Direktor Dr. AGGAZZOTTI aus Turin danke ich desgleichen für ihre so freundliche Aufnahme in dem musterhaft eingerichteten Institut.

* *

Bereits PARROT (12) hatte auf BOLLINGER's Veranlassung die Größe des Vogelherzens studiert und für viele Vogelarten das Proportionalgewicht dieses Organs bestimmt, d. h. aus absolutem Körpergewicht und absolutem Herzgewicht das Verhältnis des letztern zu erstem berechnet. Dies geschieht am leichtesten, indem man das Körpergewicht = 1000 setzt und so die Promillewerte des Herzgewichtes feststellt. Schon früher hatten W. MÜLLER (10) für den Menschen, JOSEPH BERGMANN (1) für Mensch und einige Säugetiere die Größenverhältnisse des Herzens studiert. BERGMANN stellt seine Durchschnittsresultate in folgender Tabelle zusammen:

	Absolutes Gewicht des Körpers	Gewicht des Herzens	Proportionalgewicht des Herzens
Schwein	49,7 kg	225 g	4,52 ‰
Rind	280,0	1450	5,35
Mensch	58,0	340	5,88
Schaf	20,6	127	6,17
Pferd	493,0	3000	6,77
Hase	3,6	28	7,70
Reh	20,6	238	11,50

Er zieht daraus den Schluß, daß höhere Arbeitsleistung einer Art eine Kräftigung und Vergrößerung des Herzmuskels zur Folge hat und daß andererseits, wo Fettansatz auf Herabsetzung der Arbeitsleistung hinweist (Haustiere wie Schwein und Rind), das Gewicht des Herzens geringer ist. Das dürfte sich nun allerdings, wie aus dem Nachfolgenden hervorgeht, so verhalten; doch gerade die beiden Gegensätze, Schwein und Reh, die J. BERGMANN neben seinen vergleichenden Resultaten am meisten im Auge gehabt zu haben scheint, dürften keine strikten Beweise in diesem Sinne abgeben. Denn die Differenz im Körpergewicht der beiden Tierarten (Schwein 49,7 kg, Reh 20,7 kg) ist, wie J. BERGMANN selbst sich wohl bewußt ist, auf den Fettansatz des erstern zurückzuführen. Die Herzgewichte sind aber trotzdem fast gleich (absolutes Gewicht beim Schwein 225 g, beim Reh 238 g). Bei Berechnung des Proportionalgewichtes ergibt sich nun natürlich beim weniger schweren Reh ein bedeutend höherer Wert. Aber es darf nicht vergessen werden, daß jener Fettansatz des Schweines mehr abseits von der Blutcirculation liegt, jedenfalls von ihr nicht das verlangt, was Muskelsubstanz oder sonst stark funktionierende Organe. Es sind verschiedenwertige Komponenten, die das Gesamtkörpergewicht bedingen, und wenn eine mehr „blinde“ Komponente das Übergewicht erlangt, so dürfte das an und für sich kein Anlaß zur Vermehrung der Herzarbeit sein. Darum müßten eigentlich bei Ermittlung eines vergleichberechtigten Herzproportionalgewichtes solche Elemente außer acht gelassen und möglichst entfernt werden. Ich zweifle allerdings nicht, daß auch dann noch ein merklicher Unterschied zugunsten des Herzgewichtes der lebhaftern Tierart (Hase, Reh) bestehen bliebe, und wir werden denn auch die These J. BERGMANN'S weiterhin bestätigt finden.

So gibt z. B. ANGELO MOSSO (36) an, daß ein gewöhnliches

Pferdeherz etwa 3—4 kg wiege, das eines Rennpferdes ca. 5—6, das eines englischen Vollblutpferdes bis zu 8 kg; also doch wohl eine merkliche Akkomodation des Herzens an gesteigerte Leistung. Auch BOLLINGER (2), auf dessen Veranlassung sowohl J. BERGMANN'S als PARROT'S Arbeiten entstanden sind, gibt solche „auf idiopathischen Hypertrophien und Dilatationen des Herzens“ beruhende Werte bei Rennpferden an. Andere derartige Beobachtungen werden wir nachher bei Besprechung der GROBER'Schen Befunde zu erwähnen haben.

Ausgehend von dem Wunsche, diese Beziehungen zwischen Muskelarbeit der Tiere und Herzgröße weiter zu prüfen, hat es PARROT (12) unternommen, die so „lebhafteste, bewegungsfähige Klasse der Vögel“ zu studieren. Es war zu erwarten, daß der so überaus lebhafteste Stoffwechsel dieser Tiere durch bestimmte Merkmale im Blutcirculationskomplex zum Ausdruck käme. Denn bereits wußte man, daß nicht nur der Herzschlag der Vögel häufiger ist, sondern daß auch sowohl Größe als Zahl der Blutkörperchen diejenigen der Säugetiere übertrifft. Konnte da nicht auch das ganze Herz größer sein? Und PARROT'S Erwartung fand sich voll bestätigt!

Während bei den Säugetieren [s. Arbeiten von J. BERGMANN (1) und HESSE (7 u. 8)] das Proportionalgewicht des Herzens um 5⁰/₀₀—6⁰/₀₀ liegt, selten 7⁰/₀₀ übersteigt, bewegen sich diejenigen der Vögel, wie PARROT für 78 Arten nachweisen konnte, durchweg¹⁾ zwischen 8—25⁰/₀₀! und zwar so, daß von den 78 Arten nur 15 ein

1) Die allein bekannt gewordene Ausnahme bildet das einzige von PARROT untersuchte Haselhuhn (*Tetrao bonasia* L.), dessen Herzgewicht 1,54 g betrug bei einem dem Rebhuhn ähnlichen Körpergewicht von 377 g. Daraus ergab sich ein Proportionalgewicht des Herzens von 4,09⁰/₀₀, womit das Haselhuhn nicht nur hinter allen Vögeln, sondern auch hinter den meisten Säugetieren zurückbleibt. Mit Recht ist daher dieser Fall PARROT ganz besonders aufgefallen. Nicht weniger über ihre Größe verblüfft als er selbst war nun auch ich, als ich kürzlich 3 Haselhuhnherzen zu Gesicht bekam. Leider war ich zu spät gekommen, um die dazu gehörigen Tiere noch unversehrt zu wägen, doch konnte ich ihre dem Rebhuhn entsprechende Größe noch feststellen, ebenso das Gewicht der 3 Herzen, welche zusammen nur zwischen 4 und 5 g wogen! Also jedenfalls vollkommen dem PARROT'Schen Exemplar entsprechende Verhältnisse, die nun den Zweifel nicht mehr zulassen, ob der Fall wirklich noch in das Bereich des Normalen gehört, wie PARROT befürchten zu müssen glaubte. Eine Erklärung mag ich allerdings ebensowenig geben wie er; denn „das ruhige und beschauliche Dasein, welches das Haselhuhn im Dunkel unserer Waldgebirge führt“, dürfte dafür kaum genügen und hat offenbar auch PARROT selbst nicht befriedigt.

Herzgewicht unter 10‰ haben, alle andern darüber! Allerdings scheint auf den ersten Blick zur Erklärung der einzelnen Fälle das Heranziehen des Flugvermögens nicht immer zu genügen. Denn wie auch GROBER (4) bemerkt, ist es höchst verwunderlich, zu konstatieren, daß der Pirol mit $21,73\text{‰}$ Herzgewicht die Seeschwalbe mit $15,52\text{‰}$ oder die Rauchschnalbe mit $14,49\text{‰}$ übertrifft; daß die Singdrossel mit $25,64\text{‰}$ die Sturmmöve mit $9,7\text{‰}$ fast um das Dreifache schlägt, die Spechte mit $17,24\text{‰}$ einen doppelt so hohen Wert zeigen wie unsere kräftigsten und flugbegabtesten Raubvögel (Gänsegeier, Habicht, Bussard usw.). Aber das ist auch PARROT nicht entgangen, und er meint, daß nicht nur der Flug, sondern auch Gesang, Lauf, Hacken usw. als arbeiterhöhende Faktoren in Betracht kommen. Das würde die hohen Verhältniszahlen bei Singdrossel, Flußuferläufer, Spechten usw. erklären. Andererseits dürften die entsprechend kleinern Zahlen bei notorisch guten Fliegern darauf zurückzuführen sein, daß sie durch ihren Bau, speziell die Flügelform (Schwalben, Weihen!), ganz besonders gut angepaßt sind und so geringere Kraftaufwendung benötigen. Die Frage muß zwar hier einstweilen noch offen bleiben mit Rücksicht auf das immer noch ungelöste Problem des Vogelfluges und namentlich jenen am meisten umstrittenen Punkt, den Schwebeflug! Der Vogel zieht unbeweglich, anscheinend vom Wind getrieben, sekunden- ja minutenlang ohne merkliche Flügelschläge durch die Luft. Handelt es sich dabei, wie EXNER meint, um minimale, unmerkliche Zitterbewegungen der Flügel — wobei natürlich die Arbeitsleistung ganz bedeutend sein könnte¹⁾ — oder ist es tatsächlich eine mehr passive Bewegung, in langsam sinkender, dann wieder steigender Schraubbahn, oder auch ein geschicktes Ausnutzen vertikaler Luftströmungen? Die Frage ist, wie gesagt, nicht entschieden und damit auch ein darauf gegründeter Schluß auf Arbeitsleistung einstweilen rein hypothetisch.

Sehr interessant und für die Beurteilung des Einflusses der Flugfähigkeit auf die Herzgröße von besonderer Wichtigkeit dürften die durch 2 Wägungen PARROT'S ermittelten Werte des Fledermausherzens sein. Die gefundenen Werte übersteigen die von Säuge-

1) GILDEMEISTER (44) berichtet neuerdings von dem Extensor metacarpi ulnaris (am Unterarm) der Taube, daß er ihn mehrfach 80 Minuten lang mit 8 Zuckungen pro Sekunde gegen eine Federspannung von 148 g arbeiten ließ (das gibt 38 400 Zuckungen!), ohne daß dabei eine Abnahme der Leistung zu bemerken war.

tieren her bekannten bedeutend und sind vollkommen im Einklang mit den bei Vogelherzen ermittelten. Es will mir scheinen, als ob der Wert dieses Befundes nicht seiner ganzen Bedeutung nach bekannt geworden ist. So z. B. wenn KREHL (9) p. 9 seines prachtvollen, klassischen Lehrbuches schreibt: „Ob aber die enormen Schwankungen, die bei Vögeln vorkommen, auch allein hierdurch (Muskelleistungen) erklärbar sind oder von besonderen, vorerst noch unbekanntem Eigentümlichkeiten der Lebensweise abhängen, steht noch dahin.“ Die in Frage stehenden Unterschiede zwischen den einzelnen Vögeln lassen sich aber, wie wir oben sahen, hinreichend gut erklären, und es dürfte sich vielleicht, gerade mit Rücksicht auf die Konvergenzerscheinungen bei den fliegenden Säugetieren, die Reserve des so hervorragenden Kenners der Herzverhältnisse soweit einschränken lassen, daß wir wenigstens im Flug einen der Hauptfaktoren für die Vergrößerung des Herzproportionalgewichts erblicken können. Ob allerdings der Flug als reine Muskelarbeit oder in seiner Wirkung auf den Atemmechanismus in Betracht kommt, muß wieder dahingestellt bleiben.

Übersichtstabelle
über die Herzgewichte von Fledermäusen
(*Vespertilio murinus*).

No.	Geschlecht Alter	Absolutes Gewicht des Körpers	des Herzens	Proportionalgewicht des Herzens
1	♀ ad.	25,850 g	270 mg	10,44‰
2	♀ „	25,900 „	290 „	11,19 „
3	♂ 1jähr.	14,250 „	158 „	11,08 „
4	♂ 1jähr.	12,100 „	143 „	11,81 „
5	♀ 1jähr.	14,550 „	160 „	10,99 „
6	♂ 1jähr.	16,050 „	172 „	10,71 „
7	♂ 1jähr.	9,850 „	125 „	12,69 „
8	♀ ad.	26,900 „	325 „	12,08 „
9	♀ „	31,100 „	320 „	10,28 „
Durchschnittswert				11,25‰

Diese Werte für Fledermauser Herzen weichen etwas von denen früherer Autoren ab. PARROT fand bei *Vespertilio pipistrellus* (Zwergfledermaus) ein relatives Herzgewicht von 9,43‰, bei *Vespertilio myotis* ein solches von 14,91‰. Daraus hat der betr. Autor in seiner zusammenfassenden Tabelle einen Durchschnittswert von 12,17‰ ge-

macht, was wohl nicht sehr angebracht ist, da es sich um 2 verschiedene Arten handelt. HESSE (7) dagegen in einer weiterhin zu erwähnenden Arbeit fand bei der Zwergfledermaus einen Wert von 14,36‰. Da mich die Verhältnisse bei den Fledermäusen im Verlauf meiner eignen Untersuchungen speziell interessierten und ich namentlich durch die Freundlichkeit Herrn Dr. GREPPIN's, Direktor der Rosegg bei Solothurn, Gelegenheit hatte, eine größere Anzahl gemeiner Fledermäuse (*Vespertilio murinus*) zu erhalten, so habe ich meinerseits Wägungen ausgeführt, die in vorstehender Tabelle zusammengestellt sind und ein Durchschnittsgewicht von 11,25‰ ergaben.

Wir sehen also, wie es sich bestätigt, daß das Flugvermögen die Herzgröße zu beeinflussen scheint und wie die Fledermäuse, gleich den Vögeln, ein merklich größeres Herz besitzen als die andern Säugetiere. Diese offenbar parallele Anpassung ist um so bemerkenswerter, als sie nicht durchweg für alle Organe zu bestehen scheint. Wenigstens scheint dies aus einer neuern Arbeit von PAOLO ENRIQUES (43) hervorzugehen. Der italienische Forscher hat es unternommen, die bereits seit GALILEI bekannte Tatsache in Zahlen wiederzugeben, wonach Röhrenknochen größere Bieg- und Bruchfestigkeit aufweisen, als wenn sie gleichgroß, aber kompakt wären. Er fand, daß unter seinem verschiedenartigen Material es die Vogelknochen waren, welche die weitgehendste Ökonomie aufweisen. Dagegen ist dies keineswegs der Fall für die Fledermausknochen, deren ökonomische Werte weit hinter denen der Vögel zurückbleiben, von denen beim Hund noch übertroffen und nur gleichgroß sind wie die des *Cercopithecus*.

Auch R. HESSE (7 u. 8) hat sich, wenigstens in vorläufiger Form, mit der Frage der Herzgröße beschäftigt. Er geht in dankenswerter Weise vom Standpunkt der vergleichenden Physiologie an die Frage heran und zeigt, wie bei niedern Tieren die Zellen nirgends weit von der sauerstoffaufnehmenden Oberfläche und andererseits die Verbrauchsstellen nirgends weit von denen der Nahrungsaufnahme entfernt sind. Es ist also kein besonderes Circulationssystem nötig. Das ändert sich von dem Moment an, wo bestimmte, spezifisch angepaßte Stoffwechselorgane die einzelnen Funktionen ausschließlich übernehmen und große Strecken des Leibes, z. B. Kopf und Gliedmaßen, überhaupt frei davon bleiben. Da sorgt jener hochwichtige Vermittler, das Blut, das von einem Organ zum andern eilt, hier Brennstoff holt, dort Nahrung hinträgt, mit Abfallstoffen sich belädt und diese an geeignetem Ort wieder liegen läßt. Zwischen den beiden Extremen befinden sich Übergänge, so bei dem Regenwurm

z. B., wo außer dem Blut die Leibesflüssigkeit den Raum zwischen Darm- und Körperwand ausfüllt und dem Blut einen Teil seiner Aufgabe abnimmt. Auch bei Insecten und Myriopoden ist die Vermittlerrolle nicht auf das Blut allein beschränkt, wenigstens soweit es sich um die Sauerstoffversorgung handelt. Dafür sorgen die überall hindringenden Tracheen, welche den Sauerstoff bis an die Verbrauchsstelle selbst heranbringen. Dementsprechend fehlt dem Tracheatenblut der sauerstoffbindende Farbstoff. Da hier das Blut also nicht der Atmung, sondern der Ernährung und Excretion dient, scheint der Blutkreislauf bei den Insecten auch weniger intensiv zu sein, wenigstens läßt sich dies aus dem langsamen Temperaturnausgleich zwischen verschiedenen Stellen des Körpers vermuten. HESSE erwähnt die Beobachtung, daß bei einem fliegenden Schwärmer die Temperatur im Thorax bis zu 10° höher sein kann als im Hinterleib. Bei solchen Tieren wird daher auch kein der vollen Stoffwechselintensität entsprechendes Herzgewicht zu erwarten sein. Wohl aber sollte dies der Fall sein bei Weichtieren, Krebsen und Wirbeltieren, wo das Blut die alleinige Vermittlerrolle zwischen allen Organen übernommen hat.

Vergleichende Messungen an Amphibien, Reptilien, Fischen, Vögeln und Säugetieren finden sich nun sowohl bei HESSE als auch in dem sehr wertvollen Material von WELCKER (14). Beide Autoren legen ganz besondern Wert auf den Einfluß der Wärmeregulation. Da bekanntlich kleinere Tiere im Verhältnis zu ihrem Körper eine größere Oberfläche haben als große Tiere, so seien Verdunstung und Abkühlung bei den großen Tieren verhältnismäßig geringer und entsprechend auch die Wärmeproduktion, ja überhaupt der gesamte Stoffwechsel. Davon ausgehend meint HESSE, „wenn wir verwandte Tierarten miteinander vergleichen, wo wir bei gleicher Lebensweise ähnliche körperliche Leistungen annehmen dürfen, so steht bei den größern Arten ein verhältnismäßig kleineres Herz zu erwarten als bei den kleinen“. Das würde allerdings nur für eigenwarme Tiere gelten, und er glaubt auch tatsächlich seine Auffassung dadurch bestätigt, daß unter den Kaltblütern 7 Rochen (*Raja asterias*), deren Gewicht zwischen 142 g und 1100 g schwankte, durchweg ein Herzgewicht von etwa 1% , 5 Seetenfel (*Lophius piscatorius*) im Gewicht von 268—17000 g ein solches von $1,14\%$ aufwiesen.

Von diesen Erwägungen ausgehend hält HESSE es für erklärlich, daß die Ringeltaube (*Columba palumbus*) mit 507 g Körpergewicht ein Herzgewicht von $10,63\%$ hat, während die halb so große Hohltaube

(*C. oenas*) mit 247 g Körpergewicht ein Herzgewicht von 13,8‰ aufweist; ebenso Ratte und Hausmaus: Körpergewichte 262 g : 20 g, Herzgewichte 4,01‰ : 6,55‰ oder Hermelin und Iltis: Körpergewichte 126 g : 1267,5 g, Herzgewichte 11,84‰ : 6,73‰ und schließlich

	Krickente (<i>Anas crecca</i>)	Pfeifente (<i>Anas penelope</i>)	Stockente (<i>Anas boschas</i>)
Körpergewichte:	391 g	772 g	981 g
Herzgewichte:	10,93‰	9,78‰	8,5‰

Abgesehen davon, daß nirgends die Lebensweise zum Vergleich herangezogen wurde, dürfte gerade letzteres Beispiel jedoch nicht vollständig überzeugend sein, da zwischen Körpergewicht von Krickente und Pfeifente fast doppelt so viel Unterschied ist (381 g) wie zwischen Pfeifente und Stockente (209 g), dagegen zwischen den entsprechenden Herzgewichten fast die gleiche Differenz (1,15‰ und 1,28‰). Jedenfalls dürfte also die Beziehung zwischen Körpergewicht und Herzgewicht nicht so direkt und einfach sein, wie es nach HESSE's allerdings nur vorläufigen Ausführungen erscheinen möchte. Wohl besteht eine solche Beziehung. Es will aber nicht einleuchten, wie dieselbe auf einen Unterschied in der Wärmeproduktion zurückzuführen wäre. Regulation der Wärmeabgabe läßt sich durch andere, einfachere Mittel (Erweiterung und Verengerung der Hautcapillaren, dichteres oder dünneres Gefieder und Fell usw.) erreichen als durch eine Modifikation des ganzen Stoffwechsels.

Unterschiede zwischen großen und kleinen Tieren könnten andererseits auch derart sein, daß z. B. kleinere Vögel beim Flug verhältnismäßig mehr Arbeit leisten müssen als größere. Ferner ist es zunächst auch nicht ausgeschlossen, daß es sich bei den kleinern Tieren um junge Tiere handelt, und daß bei diesen der Gesamtstoffwechsel bedeutend lebhafter ist, möchte uns kaum wundern. Es finden sich über diesen Punkt sogar bestimmte Angaben in der Arbeit WELCKER's; dieser Autor hat die Gewichtsbestimmungen sämtlicher Organe für Entwicklungsreihen des Menschen, Dachshundes, der Spitzmaus, des Huhnes, Salamanders u. a. vorgenommen. Doch sind es nur die absoluten, nicht die Proportionalgewichte, die er angibt. Dagegen führt HESSE an, daß das Herz eines frisch ausgeschlüpften Hühnchens 9,1‰ des Körpergewichtes beträgt, das eines halbwüchsigen Hühnchens 6,7‰, das einer ausgewachsenen Henne 6,3‰. Ebenso beim neugeborenen Kaninchen ein Herzgewicht von 5,85‰; nach 14 Tagen 3,9‰, nach 4 Wochen 3,77‰ und

beim erwachsenen durchschnittlich $2,74\%$. Dies entspricht auch den Angaben W. MÜLLER's (10), der beim Menschen nach der Geburt die Massenzunahme des Herzens nicht mehr proportional dem Körperzuwachs, sondern in umgekehrtem Verhältnis abnehmend fand. OPPENHEIMER (11) allerdings hatte ebenfalls beim Menschenherzen das Gegenteil konstatiert: in verschiedensten Altersstufen ein fast stetiges, gleichmäßiges Wachstum nahezu in ähnlichem Verhältnis wie das des Gesamtkörpers. Nur einmal beim weiblichen Geschlecht wurde sehr rapides Ansteigen zwischen 14 und 15 Jahren konstatiert. Ob dasselbe bloß zufällig ist oder ob es nicht vielmehr, wie auch BENECKE gefunden hatte, mit der beginnenden Pubertät in Zusammenhang steht, wagte Verfasser nicht zu unterscheiden. Ich habe versucht, aus den absoluten Gewichtsangaben WELCKER's das Herzproportionalgewicht für verschiedenaltige Menschen herauszurechnen. Soweit mir dies möglich war, sprechen die Zahlen eher zugunsten MÜLLER's und gegen OPPENHEIMER. Diese speziellen Verhältnisse beim Menschen könnten also vielleicht noch einmal einer Revision unterzogen werden. Im allgemeinen aber wird man annehmen können, daß jüngere Individuen der gleichen Art ein verhältnismäßig größeres Herz besitzen als ausgewachsene.

Um nunmehr auf unsern Ausgangspunkt zurückzukommen, dürfte man wohl die Größe des Herzens und sein verhältnismäßig größeres Gewicht bei kleinern Tieren nicht speziell zur relativ größern Oberfläche und mit der Wärmeproduktion in Beziehung bringen, sondern, wie auch PARROT schon meinte, allgemein als von Alter, Lebensweise, Ernährung usw. abhängig betrachten.

Hat doch SELLHEIM (13) unter anderm konstatiert, daß nach Kastration Massenveränderungen neben dem Gehirn ganz besonders auch das Herz betreffen. Beim Vergleich eines Hahnes und eines Kapaunen, die beide gleich alt und unter gleichen Lebensbedingungen aufgewachsen waren, fand sich, daß der Hahn bei einem Körpergewicht von 1560 g ein Herz von 18,7 g besessen hatte, der Kapaun dagegen mit 1965 g Körpergewicht (hauptsächlich bedingt durch enorme Fettentwicklung im subcutanen und subserösen Bindegewebe) nur ein Herz von 16,65 g aufwies. Da hatten doch gewiß nicht Oberflächenveränderungen eine verhältnismäßig so viel geringere Verdunstung und Wärmeabgabe bedingt, wohl aber wird die Kastration eine Verlangsamung des Stoffwechsels hervorgebracht haben, mit der die entsprechende Verringerung des Herzgewichtes Hand in Hand gegangen. Was die Art der Veränderung, in diesem Falle

also kleineres Gewicht, des Herzens nach Kastration betrifft, so existieren allerdings Angaben JOSEPH BERGMANN'S, die, wenn auch nicht absolut vergleichbar, doch nicht unerwähnt bleiben mögen. Er fand bei kastrierten Pferden das Proportionalgewicht des Herzens im Gegenteil größer als bei normalen (allerdings weiblichen) Tieren. Im allgemeinen ist aber das weibliche Herz sowieso überall kleiner. Andererseits würden BERGMANN'S Befunde am Rind wieder in Einklang mit dem SELLHEIM'Schen Werte beim Kapaun stehen, insofern er beim Ochsen bedeutend kleineres proportionales Herzgewicht fand als bei Stieren. Nur waren die untersuchten Ochsen durchschnittlich älter als die untersuchten Stiere, welche verhältnismäßig jung waren und daher aus diesem Grunde schon ein größeres Herz erwarten ließen. Überhaupt wird bei einem solchen Vergleiche zwischen kastrierten Tieren immer große Vorsicht walten müssen, da verschieden große und zum Teil sehr bedeutende Fettentwicklung die Gewichtsverhältnisse ungleichmäßig verschieben kann.

HESSE hat sich in seiner Ansicht über die Beziehung zwischen Herzgröße, Körperoberfläche und Wärmeabgabe ganz besonders durch eine allerdings wertvolle Arbeit RUBNER'S (48) bestärken lassen. Dieser hervorragende Forscher hatte feststellen können, daß der Gesamtstoffwechsel (ausgedrückt in Cal.) unter sonst gleichen Verhältnissen bei kleinen Tieren derselben Art größer ist als bei großen, mit andern Worten, daß mit dem Sinken des Körpergewichtes ein allmähliches Ansteigen der Intensität der Verbrennungen verbunden ist. Zur Erklärung hielt er selbst damals schon zwei Gründe für möglich: 1. Entweder handelt es sich um eine spezifische Verschiedenheit der Zellen großer und kleiner Tiere, um bestimmte Organisationsänderungen des Protoplasmas, oder 2. es handelt sich um Änderungen jener Einflüsse auf die Zelle, welche größtenteils durch Vermittlung des Nervensystems auf dieselben übertragen werden (hauptsächlich Kältereiz der Haut).

Allerdings entschied RUBNER damals für den letztern Grund, indem auch er namentlich die im Verhältnis zur Masse bei kleinern Tieren größere Oberfläche berücksichtigte.¹⁾ Er schloß damals:

1) Dieser Gedanke ist schon in der anregenden, leider zu wenig verbreiteten Schrift CARL BERGMANN'S (39), des bekannten Mitarbeiters LEUCKART'S, ausgesprochen und verfolgt worden. Doch hat er sein Gesetz, wonach die Wärmebildung in homöothermen Tieren sich um so mehr vermindert, je größer diese sind, nicht durch das Experiment gestützt, sondern an mehr

„Große und kleine Hunde zersetzen nicht deswegen verschiedene Mengen von Nahrungsstoffen, weil ihre Zellen bestimmte Verschiedenheiten der Organisation haben, sondern deshalb, weil die von der Haut ausgehenden durch die Abkühlung bedingten Impulse die Zellen zur Tätigkeit anregen.“ Nun hat aber RUBNER vor kurzem in hochwichtigen Arbeiten (49 u. 50) die Resultate neuerer Forschungen veröffentlicht und dieselben zur Formulierung eines allgemeingültigen Stoffwechselgesetzes herangezogen. Es geht aus diesen Arbeiten hervor, daß die zur Verdopplung des Lebendgewichtes eines Tieres aufgewandte Kräftesumme dieselbe ist, gleichgültig ob die Tiere rasch oder langsam wachsen. Bei dem langsam wachsenden Pferde findet keinerlei „Verschwendung“ von Energie statt, sondern der gleiche Verbrauch wie bei dem schnell wachsenden Kaninchen oder der Maus, obschon diese Tiere zur Zeit ihrer Geburt um das Tausendfache im Körpergewicht verschieden sind. Das verlangt nun aber, so scheint es wenigstens, sehr wohl eine bestimmte Verschiedenheit in der Organisation der Zellen, eine Spezifität des Protoplasmas, zu der überhaupt unsere biologischen Erfahrungen mehr und mehr drängen. Warum aber sollte, was hier wahrscheinlich ist, es nicht auch in der Frage des Einflusses der Körpergröße auf den Stoffwechsel sein? Die Ursache des relativ höhern Gesamtstoffwechsels kleinerer Tiere könnte ebensowohl in einer bestimmten Verschiedenheit der Zellorganisation zu suchen sein, wie dies doch auch bei jungen Tieren der Fall sein dürfte. Vielleicht spricht sich Herr

vagen Vergleichen der in verschiedenen Klimaten lebenden Tiere zu prüfen gesucht. Von je 2 nahverwandten Arten sollte jeweils die größere vorzugsweise im kältern Klima vorkommen. Wertvoller scheint mir das, was er über den Unterschied zwischen Homöothermen und Poikilothermen sagte, Bezeichnungen, die er übrigens vielleicht als Erster benutzt haben dürfte. — Daß die Stoffwechselintensität in umgekehrtem Verhältnis zur Größe des Tieres steht, haben in allerletzter Zeit auch Versuche von LOUIS LAPICQUE und dessen Frau (46 u. 47) bestätigt. Aber zum Schluß ihrer zweiten Mitteilung bemerken die beiden französischen Forscher ausdrücklich: „D'ailleurs chez les petits oiseaux comparés aux grands, il y a toujours des échanges plus actifs même quand la thermogenèse n'entre nullement en jeu chez les animaux à sang froid, comme l'ont montré les recherches de divers auteurs.“ Auf eine solche Beobachtung bei Poikilothermen mich aufmerksam gemacht zu haben verdanke ich hier ganz besonders auch Herrn Prof. OTTO COHNHEIM, der 1901 im Verlauf seiner Versuche an Echinodermen (41) beobachten konnte, daß kleine Holothurien der gleichen Art (*H. tubulosa*) einen lebhaftern Stoffwechsel haben als große.

Geheimrat RUBNER gelegentlich selbst darüber aus. Er wird zweifellos am besten entscheiden können, ob nicht im Licht seiner neuen Untersuchungen für die Erklärung der 1883 gefundenen Tatsachen der erste der damals von ihm aufgestellten Gründe jetzt mehr Wahrscheinlichkeit hat als der zweite.

Wenn also auf Grund des eben Entwickelten die Beziehung zwischen Wärmeproduktion und Herzgröße sich wohl nicht so fassen läßt, wie es R. HESSE zu tun geneigt war, so findet sich davon abgesehen unter seinem Tatsachenmaterial des Interessanten und Wertvollen genug. Schon WELCKER'S Tabellen enthalten zahlreiche Wägungen auch an Kaltblütern. HESSE aber gibt die viel wichtigeren Proportionalgewichte und ermöglicht so einen leicht vergleichbaren Überblick. Daraus geht u. a. hervor, daß die so behenden Reptilien (Eidechsen, Blindschleichen) ein viel geringeres Herzgewicht aufweisen als die Amphibien (Molche, Frösche, Kröten). HESSE schreibt darüber: „Das wird verständlich, wenn man bedenkt, daß diese Tiere (Reptilien) nur bei großer Wärme und in direktem Sonnenschein beweglich sind; sie beziehen einen Teil der lebendigen Kraft, die andere Tiere durch den Stoffwechsel gewinnen, unmittelbar von der Sonne. Wenn aber die Witterung kühl ist, sind sie träge und halten sich verborgen; ihr geringer Stoffwechsel reicht für sich allein nicht zur Bestreitung lebhafter Bewegungen hin.“ Ebenso sind es die Wasserbewohner, welche gegenüber den Landbewohnern das kleinere Herz haben, so bei Unke und Kröte, Wasserfrosch und Grasfrosch, trotzdem ersterer kräftiger ist als letzterer, ihn gelegentlich überwältigt und frißt.

Von ganz anderm Gesichtspunkt aus sind jene Arbeiten GROBER'S (4 u. 5) unternommen, denen die hier vorliegende Untersuchung ihre Entstehung verdankt. Ausgehend von der Tatsache, daß erhöhte Leistung eine Massenvermehrung der Skelettmuskeln bedingt, daß andererseits auch beim Herzen in bestimmten pathologischen Fällen [bei Herzklappenfehler, auch bei künstlich erzeugtem (TANGL)] kompensatorische Hypertrophien auftreten, hat es GROBER unternommen, nachzuforschen, ob auch in normalen Fällen eine solche Beziehung zwischen Leistung und Masse des Herzens existiert. Anhaltspunkte ergaben sich schon aus den früher erwähnten Verhältnissen bei Rennpferden, aus Beobachtungen von MORITZ und seinen Schülern mittels Röntgenaufnahme (Horizontalorthodiagraphie), welche für Sportherzen (Radfahrer usw.) eine Vergrößerung nachweisen konnten, sowie aus ähnlichen Befunden HENSCHEN'S bei Skifahrern; ferner aus den Versuchs-

resultaten von KÜLBS, welcher Hunde gleichen Wurfes teils in erzwungener Ruhe, teils bei erzwungener Arbeit aufwachsen ließ und bei 2 Arbeitshunden größere Herzen fand als bei 2 Ruhetieren [vgl. darüber die Angaben bei KREHL (9) und GROBER (4 u. 5)].

Noch bestimmtere Auskunft suchte nun GROBER durch Wägungen zu erlangen, bei denen er neben Proportionalgewichtsbestimmungen die von W. MÜLLER (10) angegebene isolierte Präparation der einzelnen Herzteile vornahm. Ferner glaubte er durch planmäßig durchgeführte Untersuchung an nur wenigen Arten mehr zu erreichen, als wenn wahllos an vielen Arten zugleich, deren Lebensgewohnheiten weniger bekannt sind, Bestimmungen ausgeführt würden. Das hat er zunächst (5) für Hasen, wilde Kaninchen und Stallhasen unternommen, deren Muskeltätigkeit sich in der eben genannten Reihe abstufen läßt. Dementsprechend findet sich das relativ größte Herz beim Hasen, das kleinste beim Stallkaninchen. Die Durchschnittswerte sind folgende:

Proportionalgewichte des Herzens bei		
Stall-	wilden Kaninchen	Hasen
2,40	2,76	7,75

Die getrennte Wägung der beiden Kammern zeigte ferner das interessante Resultat, daß die Herzhypertrophie die beiden Kammern in verschiedener Weise betrifft, und zwar ist es unerwarteterweise der kleinere, der rechte Ventrikel, der verhältnismäßig mehr zunimmt.

	Stall-	wildes Kaninchen	Hase
linker Ventrikel	0,989	1,03	2,84
rechter Ventrikel	0,462	0,543	1,860

Wie ersichtlich, beträgt der Unterschied für den linken Ventrikel zwischen Stallkaninchen und Hase fast das Dreifache, der rechte dagegen nicht ganz das Fünffache. Noch mehr interessiert uns hier eine andere Versuchsreihe GROBER's (4), wo er Hausente, Wildente (*Anas crecca*) und Sturmmöve (*Larus canus*) verglichen hat. Folgende Zahlen zeigen, daß es wieder die muskeltätigere Art ist, die das relativ größere Herz hat. Proportionalgewicht des Herzens der

Hausente	Wildente
6,98	11,02

Auffallend ist das Proportionalgewicht des Herzens der

Sturmmöve

8,49

also geringer als das der Wildente. GROBER meint, es sei dies leicht erklärlich, da die Möve einen ruhigeren und seltnern Flügelschlag hat als die Wildente mit den häufigen klatschenden Flügelschlägen. Unmöglich ist es nicht, und wir könnten ebenso wie bei den Weihen und Seeschwalben an eine besonders zweckmäßige Flügelform denken, wodurch geringerer Kraftaufwand bedingt wird. Ganz besonders interessant ist auch hier wieder die Tatsache, daß bei der Wildente der rechte Ventrikel es ist, der mehr zunimmt als der linke:

	Hausente	Wildente
linker Ventrikel	2,57	3,85
rechter Ventrikel	1,03	2,31

Diese proportionelle Mehrzunahme des rechten Ventrikels ergibt sich auch, wenn man das ganze Herzgewicht oder nur den linken Ventrikel gleich 1 setzt.

Es ist dieser Befund gewiß das wichtigste Resultat der GROBERschen Untersuchungen. Denn wenn auch das Proportionalgewicht des ganzen Herzens sich eventuell insofern anzweifeln läßt, als bei der Hausente gewiß ein Fettansatz besteht, der das Gewicht des Körpers erhöht, ohne ein entsprechendes Mehr an Blutversorgung und daher Herzarbeit zu bedingen, so bleibt doch unabhängig davon die Zunahme des rechten Ventrikels, die auch ohne Bezugnahme auf das Körpergewicht festgestellt werden kann.

Wie in der Einleitung bereits bemerkt, haben mich nun mehr zufällig beobachtete Schneehühnerherzen dazu geführt, den eventuellen Einfluß des Höhenklimas auf die Massenverhältnisse des Herzens zu untersuchen, und zwar nicht nur des Herzens als ganzen, sondern vor allem seiner einzelnen Teile. Auch darin sollte GROBER gefolgt werden, daß möglichst planmäßig nur verwandte, ähnlich lebende Arten verglichen würden und nicht irgendwelche Höhentiere mit irgendwelchen Tieren der Ebene. Aus diesem Grunde fiel die Wahl auf Alpen- und Moorschneehühner. NAUMANN (17) berichtet über die Tiere und die hier speziell interessierenden Punkte Folgendes:

M o o r s c h n e e h u h n

Lagopus lagopus L.*Lagopus albus* GMELIN.

Dieses Schneehuhn ist kein Gebirgsvogel. Ob es gleich häufig in gebirgigen Gegenden angetroffen wird, so bewohnt es doch eigentlich nie die hohen Berge, Felsen oder kahlen Rücken der Gebirge, sondern es lebt in den Tälern, an sanften Bergabhängen und flachen Berglehnen, hier freilich oft bis in die Region hinauf, wo die Birke zu gedeihen aufhört, doch am allermeisten auf großen Ebenen, bergigen Gegenden, auch in bloß hügeligen Länderstrecken, die mit Mooren abwechseln.

Überall wählt es zu seinem Aufenthalt nicht sowohl trockne unfruchtbare Gegenden als vielmehr solche, die auch Sümpfe und Moräste oder Torfmoore einschließen, worin es Bäche oder kleine stehende Gewässer gibt, an denen sie gern wohnen, wie hier und da auch gern in der Nähe der Seeküste.

Es fliegt auch schnell, aber mit vielem Kraftaufwand und sehr raschen Flügelschlägen, so daß man diesen Flug ein Schnurren nennen kann, weil er auch von einem lauten schnurrenden Geräusch begleitet ist, ähnlich dem Fluge der Rebhühner. Dieser Flug geht geradeaus und nicht nur schnell vonstatten, sondern

A l p e n s c h n e e h u h n

Lagopus mutus MONTIN*Lagopus alpinus* NILSS.

Man findet es im hohen Norden von Europa, Asien und Amerika, unter gleichen und noch höhern Breitengraden als das Moor-schneehuhn, aber selbst in einem Land mit diesem in mehr kälterer Temperatur, weil es die hohen Gebirge und Felsen, jenes nur die Täler und Ebenen bewohnt. . . . Es ist ein Gebirgsvogel, in der Schweiz ein echter Alpenvogel und bewohnt als dieser nur solche Höhen, die auch im Sommer hindurch nicht ganz ohne Schnee sind. In jenen unwirtlichen Höhen, über der Region des Holzwuchses an der Grenze der ewigen Schnee- und Eisfelder in den mitteleuropäischen Alpen bei 2000 m über der Meeresoberfläche hat es seinen Sommeraufenthalt.

Im allemeinen geht es geduckt mit krummem, niedergebogenem Rücken und hängendem Schwanz, die Schenkel eingezogen, daher niedrig, aber es kann auch schnell laufen, und ähnelt im Gang und Lauf sehr einem Rebhuhn, so auch im Flug, welcher zwar schnell vonstatten geht, in welchem aber die Flügel mit vielem Kraftaufwand so schnell bewegt werden, daß er von einem lauten schnurrenden Geräusch begleitet wird. Es fliegt nie hoch, seine Streifzüge ausgenommen,

wird auch, wenn es not tut, durch weite Räume fortgesetzt, aber hoch durch die Luft fliegt es nie, selbst auf seinen Wanderzügen nicht.

auch nie sehr weit und läuft nach dem Niederlassen meist noch eine Strecke auf dem Boden oder Schnee hin. [Diese Streifzüge aber macht das Alpenschneehuhn, wie ebenfalls aus NAUMANN (p. 61 u. 63) hervorgeht, nur in den Gegenden des Polarkreises, nicht in den deutschen Alpen und in der Schweiz, wo es nie weit herumstreicht, wahrscheinlich, weil es infolge geringerer Häufigkeit nicht an Nahrungsmangel zu leiden hat.]

Auch BREHM (15) äußert sich ähnlich. Während er aber vom Moorschneehuhn schreibt, es gehöre zu den begabtesten, regsamsten und lebendigsten Hühnern, die er kenne, sagt er vom Alpenschneehuhn: Sein Wesen ist ruhiger, weil seine Fähigkeiten geringer zu sein scheinen.

Wie hieraus hervorgeht, haben wir es mit 2 Arten zu tun, die in ganz ähnlicher Weise leben und fliegen. Höchstens lebt vielleicht das Alpenschneehuhn in etwas kältern Gegenden noch als das Moorschneehuhn (was aber für die Schweiz nicht einmal sicher ist); dafür ist aber die Beweglichkeit des letztern (Wanderzüge!) wieder größer, so daß also der Unterschied zwischen beiden höchstwahrscheinlich auf ein Minimum beschränkt ist. Dies dürfen wir um so ruhiger annehmen, als auch im anatomischen Bau die beiden Arten kaum oder nur mit größter Übung auseinandergehalten werden können. Wohl ist das Moorschneehuhn durchschnittlich etwas größer, hat stärkere Krallen und ist in beiden Geschlechtern ohne schwarzen Zügel, den das Alpenschneehuhnmännchen zu beiden Seiten des Kopfes aufweist. Aber all die Merkmale können ineinander übergehen resp. sind nebensächlich. Wie nah sich die beiden Arten stehen, geht auch daraus hervor, daß sie in ihren Skeletteilen nur nach dem Tarso-Metatarsus und Metacarpus unterschieden werden können. HESCHELER (16), der die Reste unter dem Material aus dem Keßlerloch fand, befindet sich bei dieser Ansicht in voller Übereinstimmung mit NEHRING, welche beiden Forscher in diesem Punkte oft in Verlegenheit geraten sein mögen. Aus diesen Funden (am Keßlerloch und im Schweizerbild) geht hervor, daß auch in der Schweiz in paläolithischer Zeit beide

Arten nebeneinander vorgekommen sind, was jetzt noch im Norden Skandiaviens der Fall ist. Wie sich jedoch des nähern ihre verwandtschaftlichen Beziehungen ausnehmen, welches vor allem die Stammform sein dürfte, entzieht sich einstweilen unserer Beurteilung.

Wir haben es also sicherlich mit einem Material zu tun, das einen Vergleich ruhig zuläßt.

Die Wägungen wurden so vorgenommen, daß zunächst das Gewicht des Gesamtkörpers ermittelt wurde. Die untersuchten Tiere hatten mit Ausnahme von zweien wenig gefressen. Bei diesen beiden wurde ein Teil des Mageninhalts abgezogen (einige Gramm). Besondere Sorgfalt und Übung erforderte jedoch die Zerlegung des Herzens. Um gleich beim ersten Schneehuhn einige Übung und Sicherheit voranzuhaben, nahm ich zuerst andere Vögel vor, namentlich Raubvögel und Raben. Es gelang auch bald, das Herz von den Arterien sauber zu trennen, das Fett in der Gegend der Atrio-ventriculargrenze sowie die Herzklappen zu entfernen. Sodann wurden die Vorhöfe und der rechte Ventrikel abgetragen. Letzterer ist bei den Vögeln auffällig viel dünner als der linke, reicht nicht bis an die Spitze hinab, greift aber schraubenartig nach oben um den linken herum. Diese Windung, der eine ebensolche des Kammerseptums entspricht, ist jedem aufgefallen, der, namentlich vom Säugerherzen kommend, ein Vogelherz in seine Teile zerlegt hat [vgl. GASCH (3)]. Unmöglich ist es nicht, was mir verschiedentlich von technischer Seite nahegelegt wurde, daß genannte Spirallage des rechten Ventrikels bei den Vögeln eine stärkere Kraftentfaltung ermöglicht. Daß dies gerade den rechten Ventrikel betrifft, dürfte nach GROBER's und den hier vorliegenden Beobachtungen nicht mehr wundernehmen, durch die gezeigt wurde, daß bei gewissen Herzhypertrophien es eben dieser Ventrikel ist, der mehr als die andern Herzteile an Masse und demnach Leistung zunimmt. Nach Abnahme des rechten Ventrikels wurde sorgfältig dessen Grenzen folgend das Kammerseptum entfernt und nun die einzelnen Herzteile zuerst einzeln, dann zusammen gewogen. Die gefundenen Werte sind in beifolgender Tabelle zusammengestellt, zu deren Erläuterung jedoch einiges bemerkt sei.

Die Werte in den ersten 4 Reihen ergeben sich wohl von selbst. Es sind die absoluten Gewichte des Körpers, des Herzens, des linken und rechten Ventrikels.

In der 5. Rubrik ist das Proportionalgewicht des ganzen

Untersuchungs- objekt	Herkunft	Absolutes Gewicht des				
		Körpers	Herzens	rechten Ventrikels	linken Ventrikels	
		K	H	R	L	
1.	Moorschneehuhn	Saxnäs (Lappland) ca. 600 m	658	6,34	0,99	3,40
2.	"	"	672	8,26	1,55	4,41
3.	"	"	720	6,36	0,97	3,72
4.	"	"	545	6,66	1,35	3,02
5.	"	"	534	5,59	0,86	3,24
6.	"	"	506	6,37	1,36	3,05
7.	"	"	634	6,79	1,34	3,52
8.	"	"	502	6,18	1,10	3,08
9.	"	"	544	6,02	1,01	3,23
10.	"	"	586	6,30	1,15	3,17

Berücksichtigter Durchschnitt für Moorschneehühner (D 1):

11.	"	Stavanger (Norwegen)	549	6,01	1,13	3,14
12.	"	"	505	6,12	1,17	3,21
13.	"	"	475	5,25	0,90	2,65
14.	"	Rußland (?)	730	6,85	1,43	3,17
15.	"	"	658	7,02	1,45	3,26

Unberücksichtigter Durchschnitt für Moorschneehühner (D 2):

1.	Alpensneehuhn	Berninagebiet 2000—2400 m	360	6,57	1,62	3,05
2.	"	"	410	6,68	1,64	3,12
3.	"	"	430	6,66	1,61	3,19
4.	"	Col d'Olen (Monte Rosa) 2950 m	400	6,10	1,30	2,60
5.	"	Alpskalla-la-Sura (Zernetz) Engadin 2850 m	410	6,78	1,58	2,58
6.	"	"	325	5,21	1,33	1,90

Berücksichtigter Durchschnitt für Alpensneehühner:

Anm. zur Tabelle. Die Moorschneehühner No. 11—15 sind deswegen bei Berechnung des Hauptdurchschnittswertes ausgeschlossen worden, weil über die Höhe ihres Vorkommens nichts Bestimmtes hatte erfahren werden können. Stavanger, in Norwegen, von wo No. 11, 12 und 13 stammten, ist von Bergen umgeben, und die Angabe „Rußland“ für No. 14 und 15 ist zu unbestimmt, wo es auf genaue Angaben des

5.	6.	7.	8.	9.	10.
P r o p o r t i o n a l g e w i c h t					
des ganzen Herzens bezogen auf Körper $\frac{H \times 1000}{K}$	des rechten Ventrikels bezogen auf			des linken Ventrikels bezogen auf	
	Körper- gewicht $\frac{R \times 1000}{K}$	ganzes Herz $\frac{R \times 1}{H}$	linken Ventrikel $\frac{R \times 1}{L}$	Körper- gewicht $\frac{L \times 1000}{K}$	ganzes Herz $\frac{L \times 1}{H}$
	K	H	L	K	H
9,63	1,50	0,156	0,291	5,16	0,536
12,29	2,30	0,185	0,351	6,56	0,533
8,83	1,34	0,152	0,260	5,16	0,584
12,22	2,47	0,202	0,448	5,54	0,453
10,46	1,61	0,153	0,265	6,06	0,579
12,58	2,68	0,213	0,445	6,02	0,478
10,71	2,11	0,197	0,380	5,55	0,518
12,31	2,19	0,178	0,357	6,13	0,498
11,06	1,85	0,167	0,312	5,93	0,536
10,75	1,96	0,182	0,362	5,40	0,503
11,08	2,00	0,178	0,347	5,75	0,521
10,94	2,05	0,188	0,359	5,71	0,522
12,11	2,31	0,191	0,364	6,35	0,524
11,05	1,89	0,171	0,339	5,57	0,504
9,38	1,95	0,208	0,451	4,34	0,462
10,63	2,23	0,206	0,444	5,01	0,464
10,99	2,02	0,183	0,361	5,63	0,512
18,25	4,50	0,246	0,531	8,47	0,464
16,29	4,00	0,245	0,525	7,60	0,468
15,50	3,72	0,241	0,504	7,41	0,478
15,25	3,25	0,213	0,500	6,50	0,426
16,53	3,85	0,233	0,612	6,29	0,380
16,03	4,09	0,255	0,700	5,82	0,364
16,30	3,90	0,238	0,562	7,01	0,430

Terrains ankommt. Aber aus den Zahlen für die Herzgewichte dürfte hervorgehen, daß auch diese Moorschneehühner, wie zu erwarten war, aus der Ebene stammten, und ihre Berücksichtigung bei der Berechnung ändert, wie man sich durch Vergleich der Durchschnittswerte D 2 mit D 1 überzeugen kann, nicht viel an den für Moorschneehühner gültigen Zahlen.

Herzens, ausgedrückt in Zahlen, die zeigen, wieviel Herzgewicht auf 1000 Teile Körpergewicht kommen.

In der 6., 7. und 8. Rubrik folgen die Werte für den rechten Ventrikel und zwar in der 6. der entsprechende Wert wie in der vorigen Rubrik für das ganze Herz, also so und soviel Teile rechter Ventrikel auf 1000 Teile Körpergewicht. In der 7. und 8. Reihe befinden sich die Werte des rechten Ventrikels unabhängig vom Körpergewicht, einmal als Anteil am ganzen Herzen, das andere Mal im direkten Verhältnis zum linken Ventrikel.

In der 9. und 10. Rubrik sind die der 6. und 7. Rubrik entsprechenden Werte für den linken Ventrikel.

Wie aus einem Vergleich der Durchschnittswerte in Rubrik 5 ersichtlich, ist zweifellos eine Zunahme des Proportionalgewichtes des ganzen Herzens bei Alpenschneehühnern vorhanden: 16,30 gegen 11,08 bei den Moorschneehühnern!

Nun wird man vielleicht mit HESSE (7 u. 8) darauf hinweisen, daß ja die Moorschneehühner etwas größer sind und daher bei den kleinern Alpenschneehühnern sehr wohl ein verhältnismäßig größeres Herz zu erwarten war. Ganz abgesehen davon, daß dies den viel wichtigeren gleich zu besprechenden Fund betr. den rechten Ventrikel nicht berührt, so bietet schon der Vergleich mit Rebhühnern einen nicht unwillkommenen Fingerzeig auch für die Verhältnisse am ganzen Herzen. Schon PARROT (12) hatte ein Rebhuhnherz gewogen und seinen Wert auf 9,17‰ angegeben. Ich fand folgende Werte:

	Absolutes Gewicht				Proportionalgewicht		
	K.	H.	r. V.	l. V.	H.	r. V.	l. V.
1. Rebhuhn	3,40	2,89	0,59	1,53	8,50	1,73	4,50
2. „	3,13	2,20	0,46	1,19	7,08	1,47	3,80
PARROT's „	—	—	—	—	9,17	—	—

Auch Rebhühner haben also, trotzdem sie kleiner sind als Moorschneehühner und einzelne etwa gleichgroß wie Alpenschneehühner, als Ebenenbewohner ein verhältnismäßig viel kleineres Herz. Nun besteht ja sicherlich andererseits ein bedeutender Unterschied in der Umgebungstemperatur, in welcher die beiden Tierarten leben: Rebhühner, in mitteleuropäischen gemäßigt temperierten Ebenen, Alpenschneehühner nahe der Schneegrenze. Sehr groß kann aber die verschiedene Rückwirkung auf das Herz nicht sein, denn auch das Moorschneehuhn lebt in annähernd ebenso kalten Gebieten wie

das Alpenschneehuhn. und doch ist die Differenz zwischen Moorschneehuhn und Rebhuhn, welche beide in den Ebenen leben, längst nicht so groß wie zwischen Rebhuhn und Alpenschneehuhn. Stellen wir zum Vergleich möglichst gleichschwere Individuen der 3 Arten untereinander, so ergibt sich der Schluß von selbst, daß man es mit einem Einfluß des Höhenklimas zu tun haben dürfte:

Moorschneehuhn No. 13 (höhere kalte Ebene)

Körpergewicht	475
Herzgewicht	11,05‰

Rebhuhn No. 1 (niedrige gemäß. Ebene)

Körpergewicht	340
Herzgewicht	8,50‰

Alpenschneehuhn No. 3 (hohe kalte Gebirge)

Körpergewicht	430
Herzgewicht	15,50‰

Viel auffallender und interessanter ist aber auch hier wieder der Umstand, daß an der offenbar vorhandenen Herzhypertrophie der Alpenschneehühner die einzelnen Herzteile verschieden beteiligt sind. Und zwar ist es der rechte Ventrikel, der im Verhältnis bedeutend mehr zunimmt als der linke! Es geht dies aus 5 Rubriken der Tabelle hervor. Zunächst zeigt das Verhältnis je des rechten und linken Ventrikels zum ganzen Körper (Rubrik 6 u. 9) diese größere Zunahme des rechten Ventrikels wie folgt:

	rechter Ventrikel	linker Ventrikel
Moorschneehuhn	2,00	5,75
Alpenschneehuhn	3,90	7,01

Der rechte Ventrikel nimmt also um das $\frac{19}{10}$ fache, der linke um das $\frac{12}{10}$ fache zu.

Ganz besonders auffallend ist dies nun gar, wenn man nicht die Durchschnittswerte, sondern einzelne mehr extreme Werte herausgreift, so z. B. das Moorschneehuhn No. 3 und das Alpenschneehuhn No. 1. Dann sehen wir folgendes:

	rechter Ventrikel	linker Ventrikel
Moorschneehuhn	1,34	5,16
Alpenschneehuhn	4,50	8,47

Der rechte Ventrikel nimmt in diesem Fall von Moorschneehuhn zu Alpenschneehuhn um das $\frac{23}{10}$ fache, der linke nur um das $\frac{6}{10}$ fache zu!

Auch wenn wir nunmehr ganz unabhängig von der Körpergröße nur die Beziehung der beiden Ventrikelgewichte zum Gesamtgewicht des Herzens ins Auge fassen, also das Gesamtgewicht des Herzens = 1 setzen, erkennen wir diese relative Mehrzunahme des rechten Ventrikels. Es geht dies aus den Tabellenrubriken 7 und 10 hervor, wie folgt:

	rechter Ventrikel	linker Ventrikel
Moorschneehuhn	0,178	0,521
Alpenschneehuhn	0,238	0,430

Noch klarer und übersichtlicher gestaltet sich diese Tatsache, wenn wir nicht mehr das Herz, sondern direkt den linken Ventrikel = 1 setzen und die Werte des rechten Ventrikels darauf beziehen (8. Rubrik). Es verhalten sich dann die Gewichte des rechten Ventrikels in der Ebene und in der Höhe wie

$$0,347 : 0,562.$$

Das sind direkte Vergleichswerte, an denen sich die Mehrzunahme des rechten Ventrikels ohne weiteres ablesen läßt!

* * *

Welches mag die Deutung dieses Fundes sein, und läßt sich überhaupt eine solche bereits dafür angeben? Daß zwischen Masse und Leistung ein bestimmtes, direktes Verhältnis besteht, ist eine allzu bekannte Tatsache, als daß hier besondere Beispiele angeführt werden müßten, zumal GROBER erst kürzlich darüber einen trefflichen Aufsatz (6) geschrieben. Aus der Massenzunahme dürfen wir also zunächst auf eine erhöhte Tätigkeit der rechten Herzkammer schließen. Nun hat, wie wir bereits früher sahen, ebenfalls GROBER dieselbe Beobachtung von dextroventricularer Hypertrophie unter andern Verhältnissen machen können. Als Ursache für die erheblich größere Massenzunahme des rechten Ventrikels bei Hasen im Verhältnis zu Stallkaninchen glaubt GROBER (5) ein nach Muskelarbeit eintretendes Lungenemphysem (Luftansammlung) annehmen zu sollen, das entgegen BOHR'S Ansicht von einer Verengerung der Lungencapillaren begleitet sein soll. Dadurch würde Erhöhung des Widerstandes im kleinen Kreislauf bedingt und entsprechend vermehrte Arbeit des rechten Ventrikels.

Aber auch an Vögeln, nämlich der Wildente im Vergleich zur Hausente, hat GROBER (4) die vorwiegende Hypertrophie des rechten Ventrikels beobachtet, und hier scheint ihm auch selbst die Heranziehung einer Emphysemwirkung als Erklärung nicht wohl denkbar. „Dem“, schreibt er, „dasselbe würde nicht die fast unveränderlichen, d. h. nicht ausdehnbaren Lungen, sondern die Luftsäcke dehnen, die ihrerseits nicht von den Lungengefäßen versorgt und erreicht werden. Immerhin“, so fährt GROBER weiter, „wäre es aber doch nicht undenkbar, daß bei dem raschen Vorwärtskommen beim Fliegen die Luftsäcke wegen der durch die Atemlöcher der Nase schnell einströmenden Luft so stark gefüllt würden, daß auch die Wände der Lungenluftwege in höhere Spannung versetzt würden, namentlich wenn nur während des Fliegens die Muskelkontraktion der Skelettmuskeln durch Kompression den Inhalt der Luftsäcke nach außen, also durch die Lunge in die Trachea und in die stark gegenströmende Außenluft entleeren möchte, jedenfalls die Luftwege alle unter stärkerem Druck füllte. Vergrößerung der luftführenden Räume in der Lunge bedingt aber eine Belastung des Lungenkreislaufs, damit bedeutet sie einen Anlaß zur Hypertrophie des rechten Ventrikels.“

Es dürfte demgegenüber aber zum mindesten zweifelhaft erscheinen, ob beim Flug eine solche Erschwerung der Ausatmung und gar ein durch die schnell einströmende Außenluft hervorgerufener Überdruck überhaupt entstehen mag; die Vögel sind so vorzüglich an ihre spezielle Lebensweise angepaßt, daß dergleichen Erschwerungen und Beschwerden nicht leicht denkbar sind. Wohl weiß man noch unverhältnismäßig wenig von der Physiologie des Vogelorganismus, und gar über die Atmung während des Fluges ist kaum die Diskussion eröffnet. Das einzige Experiment, das vielleicht einen Anhaltspunkt bietet, ist der in WIEDERSHEIM'S „Vergleichender Anatomie der Wirbeltiere“ (zugleich 7. Aufl. des „Grundrisses“) 1909, p. 579, Anm. 1 erwähnte Versuch. BÄR (18) berichtete über den betreffenden Versuch vor dem Verein für vaterländische Naturkunde in Württemberg Folgendes: „Anstatt einen Vogel schnell gegen die Luft zu bewegen — was mit grössten Schwierigkeiten für die Beobachtung verknüpft wäre — bewegt man die Luft gegen den Vogel, indem man den Luftstrom eines Gebläses gegen die Naslöcher des Vogels richtet: alsdann bläht sich der Vogel stark auf, stellt die Atembewegungen des Brustkorbes ein und lebt ruhig weiter, atmet also ohne Bewegung des Brustkorbes, — während

sonst die Hinderung dieser Bewegungen Atemnot und baldigen Tod zur Folge hat. Der Vogel atmet also im Flug aus dem Luftvorrat, der sich in seinen Luftsäcken ansammelt. Das erklärt auch die wunderbare Tatsache, daß ein Vogel anhaltend pfeilschnell durch die Luft schiessen kann, ohne außer Atem zu kommen, während ein Säuger schon bei viel geringeren Anstrengungen durch Atemnot belästigt wird.“

Ein solcher Schluß ist doch wohl etwas zu rasch gezogen, denn es ist kaum denkbar, daß Vögel, die oft stunden- und tagelang ununterbrochen fliegen (Wandervögel, Brieftauben!), während dieser ganzen Zeit nur aus ihrem Luftsackvorrat zehren sollen, ohne durch irgendwelche Bewegungen Erneuerung desselben zu bewirken. Daß die Luftsäcke während des Fluges hauptsächlich in Funktion sein werden, dürfte allerdings die größte Wahrscheinlichkeit für sich haben und dieselbe auch trotz jener zahlreichen Versuchsergebnisse nicht verlieren, bei denen in der Ruhe die Luftsäcke ausgeschaltet (angestochen; mit Watte ausgefüllt) wurden und doch keinerlei Behinderung der Atmung eintrat (in einzelnen Fällen nicht einmal Dyspnoe) [siehe u. a. SIEFFERT (25) oder VICTOROW (30)].

Ich habe den betreffenden BÄR'schen Versuch nachgemacht und an den untersuchten Tauben negativ gefunden. Die Tiere wurden vor ein großes Blasbalgrohr gebracht und die Luft mit einer leicht zu berechnenden Geschwindigkeit gegen des Vogels Schnabel geblasen. Trotzdem dies bis zu einer Viertelstunde (!) fortgesetzt wurde, zeigte sich kein Aufhören der Atembewegungen; die Atemfrequenz wurde höchstens etwas stärker und die einzelnen Atemzüge etwas oberflächlicher. Daraufhin legte ich eine Luftsackfistel an, indem ich den rechten abdominalen Luftsack durch Einführung einer Gummikanüle in offene Kommunikation mit der Außenluft brachte. Auch jetzt trat jedoch keine Atemnot oder Einstellung der Atembewegungen ein, wenn ich den Vogel vor das Gebläse zurückbrachte. Dagegen machte ich die Beobachtung, daß die Taube im Flug ein auffälliges Benehmen zeigte. Der erste kurze Flug gelang leidlich, fast normal. Wenn sie aber dann sofort wieder aufgescheucht wurde, zeigte sich, daß sie immer wieder in schiefer Richtung zur Erde fiel. Es dürfte sich hier allem Anschein nach um die gestörte Atmung bei der Luftzufuhr handeln, insofern für den ersten Flug noch Luft genug da ist, weiterhin aber, infolge der ausgeschalteten Luftsäcke, Atemnot und daher Flugunmöglichkeit sich einstellt. Eine Andeutung in diesem Sinn macht, wie ich sehe, bereits

GMELIN (22). Bei weitem Versuchen wird besondere Rücksicht auf die verschiedene Einmündung der einzelnen Luftsackpaare genommen werden müssen. Dies dürfte jedoch nicht allzuschwer sein an Hand der ausführlichen, mir erst nachträglich bekannt gewordenen Arbeit BRUNO MÜLLER'S (24), die mit Unterstützung der Smithsonian Institution kürzlich bei v. LENDENFELD in Prag gemacht wurde und für anatomische Orientierung sich vortrefflich eignen dürfte.

Was ist den Luftsäcken nicht alles zugeschrieben worden: Verminderung des Körpergewichts und damit zusammenhängend Erleichterung des Fluges, Mitnahme von Luftvorrat auf den Flug (s. oben), Ermöglichung des Federsträubens, Erhöhung der Stimmresonanz, ganz besonders aber ist in den letzten Jahrzehnten immer wieder auf ihre wärmeregulierende Funktion hingewiesen worden.¹⁾ So entwickelte diese Ansicht z. B. PIETRO DE VESCOVI (29) in der ersten Nummer der von ihm gegründeten, offenbar wenig bekannt gewordenen und seither ganz eingegangenen lateinischen Zeitschrift „Zoologicae Res“. Er faßte seine Schlüsse folgendermaßen zusammen: „Aeriferae vesicae, quae, avium corpus ossaque ipsa copiose pneumatizantes, transpirationi et aquae vaporationi summopere²⁾ inserviunt, et hoc modo, deficientibus sudoriparis glandulis, organicum constituunt apparatus ad omeothermiam servandam.“ Weniger überzeugend sind dann wieder die auf denselben Punkt gerichteten Deutungen FANNY BIGNON'S (20), welche auf Grund von Beobachtungen an Marabus und Psittaciden ein Warmhalten des Körpers durch die isolierende Wirkung der Luftsäcke glaubt annehmen zu können. Sie fand die Tiere in der Kälte mit aufgeblasenen cervico-cephalen Säcken, in der Wärme dagegen nicht; dieser Schutz durch Aufblähen der Säcke soll bei hochfliegenden Formen, welche in kurzer Zeit Luftschichten von verschiedenster Temperatur durchheilen, gegen den schroffen Temperaturwechsel von Nutzen sein können. Das sind Spekulationen von durchaus untergeordneter Bedeutung. Wichtig dagegen ist in dieser Hinsicht vor allem die Arbeit von SOUM (26), der die von DE VESCOVI u. A. vorgebrachte Ansicht verteidigt und in weitgehendem Maße experimentell geprüft hat. Er beobachtete die Wasserdampfabgabe des Vogels und suchte sie zu berechnen; hat Wasser durch gespannte Luftsackmembranen verdunsten lassen; beobachtete Tauben in trockner, warmer Luft unter einer Glasglocke, die nachher durch eine kalte ersetzt wurde, und gelangte mit Berücksichtigung der Tatsache, daß den Vögeln Schweißdrüsen in der Haut fehlen, und auf Grund der Überlegung, daß die kleine Lunge einer dem hohen Stoffwechsel der Vögel entsprechenden Wärmeregulation nicht gewachsen sein dürfte, zu der Überzeugung, daß die Luftsäcke die Rolle der Haut übernommen haben und

1) Außer den hier zu erwähnenden Autoren, welche diese Frage behandelt haben, kommen, nach BRUNO MÜLLER (24, p. 394), noch CAMPANA (1875), PAGENSTECHE (1878) und MADARÁSZ (1899) in Betracht.

2) = magnopere.

der Wärmeregulation dienen. Damit stünde jedenfalls auch ihre allgemeine Verbreitung bei den Vögeln, sowohl schwimmenden als laufenden als gutfliegenden Arten, im Einklang. Denn gemeinsam sei ihnen allen: ein für Wärmeabgabe schwer durchlässiges Federkleid, hohe Körpertemperatur, sowie vollkommener Mangel an Schweißdrüsen — und dann eben noch die Luftsäcke! Was sei näherliegend als diese Dinge auch funktionell in Beziehung zu bringen! An ähnliche Funktionen ließe sich vielleicht auch bei den membranösen Säcken der Schlangen und den Lungendivertikeln des Chamaeleons denken. — Weiterhin sind dann kürzlich noch von CONSTANTIN VICTOROW (30) auf Veranlassung EXNER's Versuche über die wärmeregulierende Tätigkeit der Luftsäcke angestellt worden, leider allerdings ohne Verwertung alles dessen, was in dieser Hinsicht bereits vorhanden war. VICTOROW fand zunächst trotz Ausschaltung der Luftsäcke (durch Watteausfüllung) ein normales Weiteratmen ohne Dyspnoe. Wenn er jetzt, bei ausgeschalteten Luftsäcken, die Flugmuskeln und ihre Nerven tetanisierte, so erfolgte eine Temperatursteigerung bis zur Überhitzung. Es läßt sich daraus auf eine kühlende Wirkung der Luftsäcke schließen. Ob wohl damit die Hauptfunktion dieser eigenartigen Gebilde klargestellt ist? Ob ihnen überhaupt eine hauptsächliche Funktion zukommt? Es scheint dies tatsächlich nicht der Fall zu sein, wie wir nachher bei Besprechung ihrer vermutlichen Bedeutung für die Atmung im Flug ohne weiteres erkennen werden.

Nur 2 Funktionsmöglichkeiten scheinen wenigstens ein für allemal ausgeschlossen:

1. Die Luftsäcke dienen nicht, wie früher und z. B. noch von MAGNUS (Arch. Anat. Physiol., 1869) angenommen wurde, dem Gasaustausch zwischen Atemluft und Blut, der „Hämatose“ also. Die Wände der Luftsäcke sind äußerst arm an Gefäßen, so daß dieser (chemische) Teil des Atemprozesses ganz sicher allein dem parenchymatösen Teil der Atemorgane, der Lunge, zukommt. Die Luftsäcke können höchstens am Bewegungsmechanismus beteiligt sein [s. GADOW (21)].

2. Die Luftsäcke dienen nicht der Erleichterung des Körpergewichts. GADOW schreibt darüber in dem von ihm bearbeiteten Teil von BRONN's „Klassen und Ordnungen“: „Ueber die Funktion der Luftsäcke und die Pneumaticität der Knochen ist viel gestritten worden. Man nahm natürlich an, dass sie den Vogel leichter machten. Spezifisch leichter wird er unbedingt durch Aufblasen der Säcke, aber man dachte sich den Vogel als eine Art Luftballon. Die Luft in den Säcken wird allerdings durch die Eigenwärme des Vogels verdünnt, aber die dadurch verursachte auftriebende Kraft ist selbst bei den grössten Fliegern nur so gering, dass sie für das Fliegen keine Bedeutung haben kann. Ein einziges Gramm Futter mehr würde selbst bei einem Schwan, der vielleicht 10 000 gr wiegt, diesen vermeintlichen Nutzen aufwiegen.“ — Und sehr richtig bemerkt BRUNO MÜLLER (24 p. 394): „A reduction of the specific gravity obtained by inflating the body could, it seems to me, be of use to those ancestors of birds that were accustomed to employ their wings as parachutes for effecting long jumps.“

Gesichert schien lange Zeit auch die Beobachtung, daß während der

Inspiration nicht nur frische Luft von außen in die Lunge gelangt, sondern auch durch Kompression der extrathoracalen (namentlich abdominalen) Luftsäcke Luft aus diesen letztern. Ebenso sollte bei den Vögeln auch die Expiration der Lungendurchlüftung dienstbar gemacht werden, insofern während derselben Luft aus den intrathoracalen Luftsäcken die Lunge durchstreifen sollte. Es käme auf diese Weise immer ein Gemisch von reiner und bereits verbrauchter Luft zur Veratmung. Ein berühmtes diesbezügliches Experiment wurde, nach dem Vorgang PERRAULT's (1666), von MERY (23) 1689 der Pariser Akademie der Wissenschaften vorgeführt, indem Ex- und Inspiration sowohl an der Trachea als, mittels einer Kerzenflamme, am eröffneten Humerus beobachtet und verglichen wurden. Der Versuch ist seither verschiedentlich, namentlich in Vorlesungen, mit gleichem Erfolg wiederholt worden [SAPPEY (1847), P. BERT (1870), CAMPANA (1875)]. Nach SOUM (26) jedoch, und kürzlich auch VICTOROW (30), wäre das gerade Gegenteil der Fall: sämtliche Luftsäcke füllen sich während der Inspiration und entleeren sich während der Expiration; die Druckschwankungen verlaufen also in allen Säcken synchron mit denen der Trachea. Der Grund für die gegenteiligen Beobachtungen früherer Forscher, zum Teil so bedeutender Experimentatoren wie PAUL BERT, besteht nach SOUM's Versuchen darin, daß die zur Verwendung gelangten schweren Tiere (Gänse, Enten, Hähne) in Rückenlage sich befanden, wodurch ein anormaler Druck des Eingeweidekomplexes auf die Luftsäcke bedingt wurde. Es genügte bei SOUM's Experimenten, daß er den auf einem Brettchen befestigten Vogel um 180° drehte, um sofort das bisher tatsächlich antagonistische Verhalten von Luftsäcken und Trachea in einen vollkommenen Synagonismus überzuführen.

Nach der letzten bedeutenden Abhandlung über die Luftsäcke, der bereits erwähnten von BRUNO MÜLLER (24), wäre überhaupt die Beteiligung dieser Organe an der Atmung nur ganz gering und nebensächlich. Es ist nämlich bei den Vögeln infolge Verlängerung des Halses auch eine viel längere und zwecks Verhinderung zu starker Reibung breitere Trachea vorhanden als bei den Säugetieren. Dagegen ist die Lunge im Verhältnis eher kleiner als die der Säuger. Bei jedem Atemzug wird nur ein Teil dieser Lungenatemluft aus den Lungen ausgestoßen, der Rest bleibt als „Residualluft“ zurück. Die aus der Lunge kommende Luft wäre nun, nach MÜLLER, nicht imstande die großen Luftsäcke der Trachea ganz zu verdrängen und selbst nach außen zu gelangen, sie würde nur durch Vermittlung der Trachealluft sich etwas erneuern können und käme schwach gemischt wieder in die Lunge zurück. Dem wird nun in Wirklichkeit durch das gleichzeitige Entleeren der Luftsäcke gesteuert. Sie vereinigen ihr Luftvolumen mit dem der Lungenluft, und zusammen sind sie nun imstande die Trachealluft zu verdrängen, und der Bedarf nach frischer Luft kann von außen her gedeckt werden. Nur in dieser indirekten Weise soll eine Beziehung zwischen Atmung und Luftsäcken bestehen. Der eigentliche Daseinszweck dieser Organe sei aber ein mechanischer, indem durch sie eine Vergrößerung des Thorax ohne gleichzeitige Erhöhung des Gewichts, aber mit Beibehaltung der Beweglichkeit der Innenorgane (vor allem des Herzens) möglich wurde. Diese

möglichste Vergrößerung des durch verschiedene Knochenverwachsungen zum Hohlzylinder gewordenen Körpers mußte angestrebt werden, da die Stärke eines derartigen Zylinders mit der Länge seines Querdurchmessers wächst. Dieses Prinzip sei bei guten Fliegern der verschiedensten Tierklassen zur Verwendung gekommen, so, außer bei den Vögeln, bei gut fliegenden Insecten und sogar beim fliegenden Fisch, dessen Schwimmblase größer sei als die anderer Fische. „That this extension of the thorax, without increase of weight by means of the interpolation of airspaces which occurs in such widely separated animal groups, essentially increases the mechanical aptitude for flight, cannot be doubted by any one acquainted with the laws of mechanics“ (l. c., p. 399). — Die Verbindung der Lungen mit den Luftsäcken wäre demnach, fast möchte man sagen, nur zufällig resp. dadurch zu erklären, daß zur Zeit, als die Luftsäcke, jenem mechanischen Prinzip folgend, entstanden, sich gleichzeitig durch besondere Anpassungsgründe auch der lange Hals ausbildete. Die durch entsprechende Verlängerung der Trachea hierdurch entstandene Gefahr für die Atmung wurde dann, wie oben erwähnt, durch Einmündung der Luftsäcke in die Bronchen beseitigt. „The connection of the air-sacs with the lungs“, schließt MÜLLER, „is a consequence of their phylogenetic development, which is repeated in their embryological development, and has no physiological significance other than that the air-sacs assist in renewing the air in the trachea“ (l. c., p. 404). — Wieweit eine derartige Auffassung richtig ist, kann natürlich nur durch das Experiment festgestellt werden. —

Kommen wir nunmehr zu unserm eigentlichen Untersuchungsobjekt, den Schneehühnern, zurück und sehen wir, was wir durch die Betrachtung der eben besprochenen Verhältnisse eventuell für die Erklärung der vergrößerten Herzmassen gewonnen haben könnten. Welcher Zusammenhang mag zwischen dem Einfluß der Höhe und der bei Alpenschneehühnern beobachteten Herzhypertrophie bestehen?

Zunächst ist eine auffallende, ja überraschende Tatsache die, daß Vögel, die doch hoch steigen, Raubvögel z. B., Druckerniedrigung unter der Glocke weniger leicht aushalten als Säugetiere und Kaltblüter. PAUL BERT (32), der berühmte französische Physiologe, der die Beobachtung gemacht, fand keine Erklärung dafür. Auch Herr Prof. KRONECKER in Bern erzählte mir, daß er jedes Jahr bei Vorführung der Wirkung des herabgesetzten Druckes diese bis jetzt nicht eindeutig geklärte Beobachtung bestätigt finde. Von den 3 gleichzeitig vorgeführten Tieren (Sperling, Ratte, Frosch) ist es regelmäßig der Vogel, der zuerst umfällt (in einem Fall z. B. bei etwa 250 mm Barometerstand, was einer Höhe von ungefähr 8500 m entspräche). Sollte dies nun nicht irgendwie auf die spezifische eben besprochene Vogelatmung zurückzuführen sein? Die größere

Sensibilität der Vögel gegen herabgesetzten Druck könnte z. B., worauf Herr Prof. STRASSER mich aufmerksam machte, sehr wohl darauf beruhen, daß die Lunge besonders empfindlich geworden ist, indem sie bei den Vögeln nur noch dem Gasaustausch dient und mit der mechanischen Funktion ihr Elastizitätsvermögen mehr oder weniger eingebüßt haben mag. — AGGAZZOTTI (31), der verdienstvolle Direktor der internationalen Laboratorien für Höhenforschung auf dem Monte Rosa, glaubt seinerseits einen Grund für den erwähnten Unterschied im Verhalten zwischen Vogel und Säugetier gefunden zu haben. Auch er beobachtete unter der pneumatischen Glocke bei verschiedenen untersuchten Taubenrassen sehr rasch die Symptome der Bergkrankheit (zwischen 394 und 276 mm Quecksilber!) und zwar am raschesten bei den durch künstliche Zuchtwahl am meisten veränderten Rassen („Reggianina“, „Gazzi inglese“ und Pfautauben); diese wären also gegen die Verminderung des Luftdrucks am sensibelsten, während die der Felsentaube noch ganz nahestehende Rasse „Sassetta“ erst bei 276 mm die ersten Symptome merken läßt. Ein Vergleich mit den entsprechenden Wirkungen des verminderten Luftdrucks bei Hunden, Affen und dem Menschen läßt AGGAZZOTTI zu dem Schluß kommen, daß bei den weniger hoch entwickelten Tieren (Frösche, Vögel) die Symptome mehr den Charakter von Erregungszuständen annehmen und die Medullargegend betreffen dürften, während bei Säugetieren und dem Menschen eher Depressionszustände sich geltend machen, welche vom Gehirn herrühren. Um den Unterschied im Verhalten der verschiedenen Taubenrassen zu erklären, müßte man demnach eine mit der künstlichen Zuchtwahl Hand in Hand gehende größere Sensibilisation des Zentralnervensystems annehmen. Die Erklärung der jeweiligen Unterschiede im Verhalten gegen herabgesetzten Druck wäre demnach wohl auch zwischen Vogel und Säugetier auf eine verschiedene Beeinflussung des zentralen Nervensystems zu beziehen, eine vom Standpunkt der gleich zu erwähnenden Theorie Mosso's gewiß vollkommen gerechtfertigte Erklärung.

Nun dürfte aber ein nicht unerhebliches Bedenken bei den erwähnten Versuchen PAUL BERT'S, KRONECKER'S und AGGAZZOTTI'S darin bestehen, daß der Vogel unter der Glocke nicht gleich ist mit dem fliegenden Vogel, während ein solcher Unterschied für die andern Tiere wegfällt. Meine Versuche vor dem die Luftbewegungen während des Fluges angeblich nachahmenden Gebläse und beim wirklichen Flug haben, wie ich glaube, diesen Unterschied deutlich

hervortreten lassen. Eine mit Luftsackfistel versehene Taube zeigt keine Behinderung ihrer Atmung, wenn in der Ruhe ein Luftstrom auf sie gerichtet wird. Bereits nach dem ersten Flug dagegen kommt der gleiche Vogel offenbar wegen der ausgeschalteten Luftsäcke außer Atem! Demnach sind es doch wahrscheinlich beim Fluge (auch in vertikaler Richtung dem sinkenden Luftdruck entgegen) die Flügelbewegungen, welche den Atemmechanismus irgendwie leiten. Diese Möglichkeit aber fällt bei den Versuchen unter der Glocke weg, und daher dürften darauf gegründete Vergleiche und Schlüsse nicht ohne weiteres auch auf den Vogel im Fluge übertragen werden.

Wie allerdings im einzelnen der Einfluß der Flügelbewegungen auf die Atmung zu denken ist, steht noch nicht fest. In seiner für die Erkenntnis der Lufträume im Vogelkörper bedeutungsvollen Arbeit hat STRASSER (27) zu dieser Frage Stellung genommen. Er schreibt p. 202, Anm. 3: „G. BERT¹⁾ hat gefunden, daß beim Fluge synchronisch mit dem Flügelniederschlag ein Exspirationsstoß an den Nasenlöchern, zugleich mit der Flügelerhebung eine Inspirationschwankung erfolgt. Die daraus von CAMPANA gezogene Schlußfolgerung, daß die Respirationsbewegung (also die respiratorische Bewegung des Thorax) mit dem Flügelschlage synchronisch werde, erscheint mir trotzdem nicht gerechtfertigt. Dagegen können Volumschwankungen der Axillarräume beim Fluge sehr wohl auf die Luftventilation zwischen Trachea, Hauptbronchus und den am Lungenhilus liegenden Luftsackabschnitten einwirken und als In- und Exspirationsstöße durch Verschiebung der Luftsäule in der Trachea sich geltend machen.“ STRASSER hält also einen direkten Einfluß der Flügelschläge auf die Luftsäcke nicht für möglich. Noch weiter geht BRUNO MÜLLER (24), der p. 402 seiner eingehenden Arbeit ausführt: „The only direct influence on the lungs and the air-sac system of the wing-movement during flight is the alternation of pressure exerted on the air-sac diverticula lying above and below the shoulder-joint. Every time the wings are raised the former, every time the wings are lowered the latter are compressed. As, however, both are diverticula of one and the same sac, this alternating compression of them caused by the wing-movement cannot produce any considerable air current passing through the lungs. The air of the

1) Soll wahrscheinlich heißen: P. BERT.

sac in question, the saccus interclavicularis, is merely agitated to and fro by this means.“

Einer derartigen Auffassung stehen aber auch wieder vollkommen abweichende Ansichten gegenüber, so namentlich bei SOUM (26). Er führt zunächst aus MAREY'S „Vol des oiseaux“ (Paris, Masson, 1890) einen Versuch dieses bahnbrechenden Physiologen an, durch den an Tauben, mittels eigens erfundener Methode, bei jeder Abwärtsbewegung der Flügel eine Expiration, bei jedem Aufwärtsbewegen eine Inspiration festgestellt wurde. Sodann hat SOUM die bereits von CAMPANA gemachte Beobachtung bestätigen können, wonach ein Einblasen von Luft in die Luftsäcke Ausbreitung der Flügel, ein Aspirieren dagegen das Zusammenfallen der ausgebreiteten Flügel bewirkt. Es gelang ihm ferner durch elektrische Reizung der großen Brustmuskeln, welche beim Fluge am meisten beteiligt sind, eine Expiration hervorzurufen. Nach all dem ist SOUM der Ansicht, daß die Atmung im Fluge vollkommen verschieden ist von der des ruhenden Vogels, bei gänzlich ausgeschalteter Funktion der apnöisch werdenden Atemmuskulatur vor sich geht und eine rein passive Tätigkeit darstellt, wobei der Saccus interclavicularis eine ihm in der Ruhe nicht zukommende Bedeutung gewinnen soll. — Auch ULRICH (28) scheint auf Grund seiner Untersuchungen am Albatroßmaterial der Valdiviaexpedition sich eine ähnliche Anschauung gebildet zu haben. Er fand bei *Diomedea* im allgemeinen nicht besonders ausgebildete Knochenpneumatizität, weniger als bei *Pelecanus* oder *Sula* z. B., dagegen ganz außerordentlich entwickelte abdominale sowie intramuskuläre Luftsäcke am Schultergürtel. Besonders das Diverticulum musc. pect. maj. ist durch seine Größe ausgezeichnet und scheint, schreibt ULRICH, beim Heben und Senken der Flügel einen ventilierenden Einfluß auf die Atemluft zu haben.

* * *

Was weiterhin speziell die Herzhypertrophie anbetrifft, so handelt es sich dabei ja hauptsächlich um den rechten Ventrikel, also jedenfalls um eine Mehrbelastung des kleinen oder Lungenkreislaufs. Im allgemeinen ist der Widerstand in demselben sehr gering, die kleinste Erhöhung dürfte sich also wohl rasch geltend machen. Nun hat KREHL (9) im Anschluß an Untersuchungen LICHTHEIM'S gezeigt, wie auf Grund primärer Störungen des Lungenstromes Hypertrophien der rechten Kammer entstehen können. „Es bestehen in der Lunge,“ schreibt der schon öfter erwähnte Meister der innern Medizin, „ganz

andere Verhältnisse als im Körperkreislauf. Wird hier ein größeres Gefäß, z. B. die Arteria cruralis verschlossen, so wächst der arterielle Druck nicht, denn vasomotorische Einflüsse gleichen durch Erschlaffung in andern Gefäßgebieten sofort die Verkleinerung der Strombahn aus. Anders in der Lunge: wenn hier z. B. der Durchfluß durch die Gefäße eines Oberlappens erschwert wird, so steigt der Druck in der Lungenarterie. Dadurch erweitern sich die leicht dehnbaren Gefäße der andern Bezirke, und es hängt ganz von Stärke und Ausbreitung des Hindernisses ab, wie weit es durch Gefäßdilatation, wie weit durch verstärkte Herzaktion ausgeglichen wird. Je nachdem vorwiegend das eine oder andere der Fall ist, sind die Einflüsse auf die rechte Kammer größere oder geringere. Jedenfalls zieht sich diese stärker zusammen, und nach dem früher Gesagten führt das zu vergrößerter Arbeit des Ventrikels, falls diese aber länger anhält, zu Hypertrophie seiner Wand.“

Gehen wir nunmehr über zur Frage nach der Ursache der beobachteten Massenzunahme des Herzens und seiner Teile in der Höhe. Es könnte sich im vorliegenden Falle zunächst ganz gut um eine Arbeitshypertrophie handeln. Da wir durch BOHR (40) wissen, daß nach Muskelarbeit die Luftkapazität („Mittelkapazität“) der Lunge sich vergrößert, und andererseits durch DURIG (42), daß unter den gleichen Umständen auch die Residualluft zunimmt, d. h. diejenige Luftmenge, die auch nach allerstärkstem Ausatmen in der Lunge zurückbleibt, so wäre eine Rückwirkung solcher Zustände auf die rechte Herzkammer im Sinne KREHL'S nicht ausgeschlossen. Die Möglichkeit einer Arbeitshypertrophie müßte beachtet werden, da GROBER (4 u. 5) Ähnliches bei Haustieren und wildlebenden Tieren nahverwandter Arten festgestellt und darauf zurückgeführt hat. Undenkbar wäre es ja nicht, daß in der Höhe durch das abschüssige Terrain stärkere Muskelarbeit bedingt wird. Aber gerade bei den Alpenschneehühnern im Verhältnis zu den Moorschneehühnern kann ich es mir nach allem mir Bekannten gar nicht denken. Ihre Lebensweise ist, wie bereits ausgeführt, so ähnlich, ja die Alpenschneehühner sind eher weniger beweglich als die Moorschneehühner. Meist trifft man in ganz bestimmten, gar nicht besonders großen Bezirken regelmäßig die gleiche Anzahl, wie ich aus eigener Beobachtung bestätigt fand. Bei Gamsen, Bergschafen, Bergziegen wäre eine solche größere körperliche Anstrengung zweifellos in Berechnung zu ziehen im Vergleich zu Rehen, Schafen und Ziegen der Ebene.

Immerhin habe ich, um diesbezüglich noch mehr ins klare zu kommen, einen Vergleich in Vorbereitung zwischen Tieren, die durch ihre notorisch geringe Beweglichkeit jeden Einwurf dieser Art ausschließen, nämlich dem Alpenmurmeltier und seinem nahen Verwandten, dem Bobak oder Steppenmurmeltier. Nur ist letzteres Material trotz mannigfacher Bemühung in der für meine Zwecke dienlichen Aufbewahrung so schwer zu erhalten, daß die betreffende Untersuchung auf ganz unbestimmte Zeit und Gelegenheit verschoben werden mußte.

Klein ist der Durchschnittswert für die Herzen der Alpenmurmeltiere nicht, natürlich viel kleiner als bei Vogelherzen, wie dies für sämtliche Säuger der Fall ist, und nun gar unter den Säugern bei einer der unbeweglichsten, während der Hälfte des Jahres in Winterschlaf verfallenen Art! Trotzdem findet sich ein Durchschnittswert von 3,89‰, ein Wert, der, ebenso wie die entsprechenden für den rechten Ventrikel allein, das Proportionalgewicht des Herzens und seiner Teile beim wilden Kaninchen übersteigt. Aber ein Vergleich mit Kaninchen ist natürlich durchaus nicht maßgebend. Man darf daher auf die Werte des Bobakherzens gespannt sein. Würde sich nach Untersuchung desselben die Tatsache bestätigt finden, daß bei Alpentieren eine stärkere Vergrößerung des rechten Ventrikels vorhanden ist, so hätten wir diesen Befund gegenüberzustellen und womöglich in Einklang zu bringen mit den bis jetzt geltenden Anschauungen über die Wirkung des Höhenklimas. Dieselbe äußert sich bekanntlich in ihrer extremen Form in den unter dem Namen „Bergkrankheit“ bekannten Beschwerden. Zu ihrer Erklärung sind 3 Theorien aufgestellt worden:

Nach der ersten soll es sich um eine Folge des in der Höhenluft verminderten Sauerstoffs handeln [ZUNTZ und seine Mitarbeiter (38)].

Nach der zweiten hätten wir es mit einer mechanischen Wirkung des herabgesetzten Luftdruckes zu tun [KRONECKER (35)].

Nach der dritten trüge das in der Höhe rascher erfolgende Verschwinden der Kohlensäure die Schuld, wodurch der zur Reizung des Atemzentrums notwendige CO_2 -Gehalt des Blutes herabgesetzt würde [Acapnie Mosso's (36)].

Es dürfte hier kaum der Ort sein, die Wahrscheinlichkeitswerte der 3 Theorien gegeneinander abzuwägen; nur so viel sei gesagt, daß vielleicht die auf den ersten Blick wahrscheinlichste, auf Sauerstoffmangel gegründete, am wenigsten haltbar sein dürfte! Denn gegen sie spricht eine für die Beurteilung der Bergkrankheit sehr

wichtige Erscheinung; das ist die verhältnismäßig rasche Anpassung. Wie läßt sich denken, daß ein Organismus sich so rasch an geringern Sauerstoffbezug (falls ein solcher durch die Zusammensetzung der Höhenluft überhaupt bedingt wird) anpaßte! Für die beiden andern Theorien ist die Möglichkeit einer solchen Anpassung dagegen sehr wohl denkbar.

Für die Erklärung der Hypertrophie des rechten Ventrikels in der Höhe dürfte sich vom Standpunkt der 3 Theorien wohl Folgendes ergeben:

1. Hält man an der Wirkung des verminderten Sauerstoffgehaltes der Höhenluft fest, so wäre an eine öfter erfolgende Sauerstoffaufnahme in der Lunge, ein öfteres Durchtreiben des Blutes durch die Lunge zu denken. Tatsächlich wird auch in der Höhe größere Atemfrequenz beobachtet. Das verursachte natürlich eine größere Arbeitsleistung des rechten Ventrikels, aber es leuchtet nicht ein, warum nicht auch der linke Ventrikel damit Schritt hielte, denn auch der große Kreislauf müßte ja dann beschleunigt sein, zumal wenn man jener Ansicht Bedeutung zugesteht, nach welcher der Organismus selbst gewissermaßen reflectorisch [wie DETERMANN (33) sich ausdrückt, durch „Gewebekehl“ und „Gewebs-hunger“] das Angebot von Stoffen des Blutes durch Veränderung der Stromgeschwindigkeit regelt [vgl. HESS (45), DETERMANN (33)].

2. Wirklich erklärlich erscheint die Mehrzunahme des rechten Ventrikels einstweilen nur, wenn man den herabgesetzten Luftdruck für die Wirkung des Höhenklimas als ausschlaggebend ansieht. Denn dann muß man weiterhin mit KRONECKER eine Blutstauung in den Lungencapillaren annehmen, zu deren Überwindung tatsächlich ein größerer Kraftaufwand des rechten Ventrikels notwendig erscheint. Es ist diese Übereinstimmung des Befundes mit KRONECKER'S Theorie um so bemerkenswerter, als gerade kürzlich durch ROSENDAHL'S (37) und FRUMINA'S (34) Versuche gezeigt wurde, daß mechanische Behinderungen im Lungenkreislauf bei weitem schnellere und größere Störungen der Atmung bewirken als verminderter Sauerstoffgehalt der Luft.

3. Vom Standpunkt Mosso's, der die Wirkung des Höhenklimas als eine mehr cerebrale Erscheinung deutet — was sonst manches für sich hat! — wüßte ich keine bestimmte Erklärung für die Hypertrophie des rechten Ventrikels. Immerhin sei darauf verwiesen, daß bei dem der Mosso'schen Acapnie etwa entgegengesetzten Zustand, der Dyspnoe, durch Steigerung des arteriellen Druckes eine

Hypertrophie des linken Ventrikels erfolgen kann [(s. KREHL (9) p. 31)].

Wie ersichtlich ist eine Lösung der Frage nach der Höhenwirkung auf den Organismus noch nicht erfolgt. Auch die gefundene Vergrößerung des rechten Ventrikels dürfte kaum den Entscheid bringen, obwohl sie mehr zugunsten einer Wirkung des herabgesetzten Luftdruckes zu sprechen scheint.

Auf jeden Fall ist genannte Beobachtung aber ein nicht unwichtiger Beitrag zur Kenntnis der jetzt viel bearbeiteten Herzhypertrophie.

Was ihre eventuelle Beziehung zur Höhenwirkung anbelangt, so wird man vielleicht gerade in der Schweiz, jetzt wo die Frage angeregt ist, Gelegenheit nehmen und durch Herzwägungen bei menschlichen Sektionen in hochgelegenen Alpengegenden (Engadin) Material beibringen, dessen Vergleich mit dem seinerzeit schon von W. MÜLLER (10) für die Ebene zusammengestellten gewiß Interesse bieten würde. Die Hauptsache wird sein, daß man nur solche Fälle in Betracht zieht, bei denen nicht die Wirkung ungleicher Arbeitsleistung die Werte verändert haben kann.

Von vornherein bin ich mir ferner bewußt gewesen, daß zu einer vollgültigen Entscheidung der Frage auch die Untersuchung der Lungen nebenhergehen müßte. Denn nicht nur die Lungengröße ¹⁾, auch ihre Struktur, namentlich die Zahl der Alveolen dürfte in der Höhe eine andere sein als in der Ebene, ebenso wie eine Vermehrung oder Verstärkung der Muskelfibrillen des Herzens in der Höhe wahrscheinlich ist nach dem, was wir durch RETTERER'S histologische Vergleiche verschiedener Wirbeltierherzen wissen. Aber trotz Versendung entsprechender Reagenzien waren alle Versuche, gut konserviertes, vergleichstüchtiges Material aus Lappland zu erhalten, leider erfolglos. Man müßte dafür an Ort und Stelle sein. Daß dies nicht möglich war, bedarf hier keiner Entschuldigungsbitte: es war mir selbst ärgerlich genug!

Auch über die Art des Fortbestehens einer solchen Hypertrophie wird man sich mit Recht Gedanken machen. Sind die gefundenen Massenverhältnisse des Herzens bei den seit Jahrtausenden an die

1) Daß z. B. Hirsche, die in der Höhe „stehen“, verhältnismäßig größere Lungen haben als solche, die in der Ebene „wachsen“, ist, wie mir von weidmännischer Seite (Herrn Konsul GEISER in Stuttgart) mitgeteilt wird, eine häufig gemachte Beobachtung.

Berghöhe gebundenen Schneehühner vererbt oder werden sie immer wieder neu erworben? Von einer gewöhnlichen Arbeitshypertrophie müßte man wohl eher das letztere annehmen.

Ich habe nun Gelegenheit gehabt, ein junges etwa $1\frac{1}{2}$ Monate altes Alpenschneehuhn zu erlegen, dessen Mutter das unter No. 4 aufgeführte Tier sein dürfte. Die Herzverhältnisse waren bei dem jungen, ebenfalls in einer Höhe von etwa 2950 m geschossenen Tier folgende:

Herzproportionalgewicht	10,29
Verhältnis des rechten zum linken Ventrikel	0,528

Die entsprechenden Durchschnittswerte für erwachsene Tiere sind, wie aus der Tabelle ersichtlich:

bei erwachsenen Alpenschneehühnern	16,30 u. 0,562
bei erwachsenen Moorschneehühnern	11,08 u. 0,347

Wenn es nun auch nicht erlaubt sein dürfte, aus diesem einen Fall einen verallgemeinernden Schluß zu ziehen, so können wir doch die Beziehungen zu den Alten, soweit sie sich eben aus diesem einen Fall ergeben, festlegen. Es würde sich demnach zeigen, daß die Vermehrung des Gesamterzgewichtes beim Jungen noch nicht vorhanden ist, sondern der Wert dafür etwa gleichgroß wie bei Moorschneehühnern. Dagegen ist die Hypertrophie des rechten Ventrikels bereits stark ausgeprägt vorhanden!

Sollte dies so zu deuten sein, daß die Vermehrung des ganzen Herzens der Ausdruck verstärkter Muskelarbeit sei und als solcher immer wieder neu erworben werden muß, während die Hypertrophie des rechten Ventrikels durch die spezifische Höhenwirkung bedingt, durch Selektion erlangt und durch Vererbung übertragen wird? Unmöglich ist eine solche Trennung resp. ein solches Zusammenwirken beider Faktoren nicht. Sie mögen im Gegenteil sehr viel für sich haben, und weitere Untersuchungen, vielleicht gerade der geplante Vergleich zwischen Bobak und Alpenmurmeltier, dürften darüber wünschenswerten Aufschluß bringen.¹⁾

1) Daß weiterhin auch die Hypertrophie des ganzen Herzens in der Höhe keine einfache Erscheinung ist, dürfte kaum einem Zweifel unterliegen; so wird z. B. sicher die in der Höhe zunehmende Blutviskosität, wie sie von DETERMANN (33) am Menschen, von Dr. UGO FANO und mir in demnächst zu publizierenden Beobachtungen an Tieren und Mensch konstatiert wurde, an sich schon eine, wenn auch nicht sehr große Mehrleistung an Herzarbeit bedingen.

Zusammenfassung.

1. Nach Einführung in die behandelte Frage und kritischer Zusammenstellung des in bezug auf Herzgröße bereits Bekannten werden die Resultate vergleichender Wägungen zwischen Herzen von Alpen- und Moorschneehühnern dargestellt. Dabei zeigt sich im Verhältnis zum Körpergewicht eine Zunahme des Herzgewichtes bei der die Höhen bewohnenden Art.

2. Diese Herzhypertrophie in der Höhe ist keine gleichmäßige, sondern betrifft den rechten Ventrikel viel mehr als den linken.

3. Da GROBER (4 u. 5) bei Haus- und wildlebenden Tieren unter sich verwandter Arten Ähnliches gefunden hatte, so ist es einstweilen nicht ausgeschlossen, daß es sich auch in der Höhe um eine durch verstärkte Muskelarbeit veranlaßte Herzhypertrophie handelt. Da BOHR resp. DURIG gezeigt haben, daß sowohl die Luftkapazität als auch die Residualluft der Lunge nach Muskelarbeit zunehmen, ist es möglich, daß eine Rückwirkung solcher Zustände stärkere Belastung des kleinen Kreislaufs bewirken. Immerhin bleibt die bei den Vögeln spezifische Atmung durch Luftsäcke zu berücksichtigen.

4. Da aber die beiden verglichenen Arten so ähnlich leben und außer dem Höhenunterschied ihres Aufenthaltsortes keinen Grund zur Abänderung innerer Funktionen erkennen lassen, so möchte man eher an eine spezifische Wirkung des Höhenklimas glauben. Die Hypertrophie des rechten Ventrikels hätte dann als eine Kompensationserscheinung gegenüber den bis jetzt noch nicht eindeutig festgestellten Wirkungen des Höhengaufenthaltes zu gelten.

5. Am leichtesten ließe sie sich in diesem Fall in Einklang bringen mit der von KRONECKER (35) entwickelten Ansicht von der mechanischen Wirkung des herabgesetzten Druckes in der Höhe.

6. Möglicherweise ist die beobachtete Herzhypertrophie überhaupt keine einfache Erscheinung, sondern durch das Zusammenwirken der beiden erwähnten Faktoren hervorgerufen: einesteils eine Arbeitshypertrophie, welche das ganze Herz beträfe und im Leben jedes Individuums neu erworben werden müßte, andernteils eine vererbte Anpassung an das Höhenklima, als deren Ausdruck die Mehrzunahme des rechten Ventrikels zu gelten hätte. Nahegelegt

wird diese Deutung durch den Befund an einem ganz jungen Alpenschneehuhn, wo eine Dissoziation beider Erscheinungen stattgefunden zu haben scheint.

7. Die Berücksichtigung der eigentümlichen Verhältnisse, wie sie bei den Vögeln durch das Vorhandensein von Luftsäcken gegeben sind, fand ihre Veranlassung in der seit gewissen Versuchen PAUL BERT'S (32) verbreiteten Ansicht, wonach Vögel die Herabsetzung des Luftdruckes auffälligerweise weniger gut ertragen sollen als andere Tiere. Es wurde versucht, die fraglichen unter der pneumatischen Glocke beobachteten Erscheinungen in Zusammenhang zu bringen mit der Ausschaltung der Luftsackfunktion, indem darauf hingewiesen wurde, daß die Luftsäcke für die während des Fluges veränderte Atmung unerlässlich sein dürften und das Spezifikum des Vogels im allgemeinen ja gerade darin besteht, daß er, im Gegensatz zu andern Tieren, fliegend die Höhe, d. h. die Regionen verminderten Luftdruckes erreicht. — Daran anschließend wurde Gelegenheit genommen, auf Grund der mannigfachen Literatur der beiden letzten Dezennien die Bedeutung hervorzuheben, welche den Luftsäcken außerhalb der Atmung, nämlich bei der Wärmeregulation des Vogelkörpers, höchstwahrscheinlich zukommt.

Zürich, Oktober 1909.

Literaturverzeichnis.

I. Betreffend Herz und Herzgröße.

1. BERGMANN, JOS., Über die Grösse des Herzens bei Menschen und Tieren, Mediz. Dissertation München, 1884.
2. BOLLINGER, O., Idiopathische Hypertrophie und Dilatation des Herzens, in: Arb. pathol. Inst. München, 1886.
3. GASCH, F. R., Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Vögel und Reptilien, in: Arch. Naturgesch., Jg. 54, Bd. 1, 1888.
4. GROBER, J., Über Massenverhältnisse am Vogelherzen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 125, 1908.
5. —, Untersuchungen zur Arbeitshypertrophie des Herzens, in: Deutsch. Arch. klin. Med., Vol. 91, 1907.
6. —, Leistung und Masse, in: Naturw. Wochenschr. (N. F.), Vol. 7, 1908.
7. HESSE, R., Stoffwechsel und Herz. Eine biologische Betrachtung, in: Natur u. Schule, Vol. 5, 1906.
8. —, Beziehungen zwischen Herzgröße und Arbeitsleistung bei Wirbeltieren, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Jg. 64, 1908.
9. KREHL, L., Pathologische Physiologie, 4. Aufl., Leipzig 1906.
10. MÜLLER, W., Massenverhältnisse des menschlichen Herzens, Hamburg 1883.
11. OPPENHEIMER, K., Über die Wachstumsverhältnisse des Körpers und seiner Organe, in: Ztschr. Biol., Vol. 25, 1889, auch Mediz. Diss. München, 1888.
12. PARROT, C., Über die Grössenverhältnisse des Herzens bei Vögeln, in: Zool. Jahrb., Vol. 7, Syst., 1894, auch Mediz. Diss., München 1893.

13. SELLHEIM, H., Zur Lehre von den sekundären Geschlechtscharakteren, in: Beitr. Geburtsheilk. Gynäkol., Vol. 1, 1896.
14. WELCKER, H., Gewichtswerte der Körperorgane bei dem Menschen und den Thieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte. Nach dem Tode des Verfassers geordnet und eingeleitet von ALEXANDER BRANDT, in: Arch. Anthropol., Vol. 28, 1903.

II. Betreffend Schneehühner.

15. BREHM, A. E., Illustriertes Tierleben, Vol. 4, Vögel, 2. Hälfte, Hildburghausen 1867.
16. HESCHELER, K., Die Tierreste im Kesslerloch bei Thaingen, in: Neue Denkschr. Schweiz. naturf. Ges., Vol. 43, 1907.
17. NAUMANN, Naturgeschichte der Vögel Mitteleuropas, Vol. 6, herausgegeben von C. HENNICKE, Gera.

III. Betreffend Vogelatmung, Flug und Luftsäcke.

18. BÄR, M., Die Atmung der Vögel, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Jg. 52, 1896.
19. —, Zur physiologischen Bedeutung der Luftsäcke bei Vögeln, in: Biol. Ctrbl., Vol. 17, 1897.
20. BIGNON, F., Contribution à l'étude de la pneumaticité des oiseaux, in: Mém. Soc. zool. France, Vol. 2, 1889; auch Thèse de la Faculté de Paris, 1889.
21. GADOW, H., Vögel, Teil 1, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich., Vol. 6, Abt. 4, Leipzig 1891.
22. GMELIN, Flug und Atmung der Vögel, in: Jahresh. Ver. vaterl. Naturk. Württemberg, Jg. 64, 1908.
23. MERY, Communication sur la respiration des oiseaux, in: Hist. Acad. Sc., Vol. 2 (1686—1699), Paris 1735.
24. MÜLLER, BR., The air-sacs of the pigeon, in: Smithson. misc. Coll., Vol. 50, pt. 3, Public. No. 1772, 1907.
25. SIEFFERT, E., Über die Athmung der Reptilien und Vögel, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 64, 1896.
26. SOUM, J. M., Recherches physiologiques sur l'appareil respiratoire des oiseaux, in: Ann. Univ. Lyon, fasc. 28, 1896.
27. STRASSER, H., Über die Luftsäcke der Vögel, in: Morphol. Jahrb., Vol. 3, 1877.
28. ULRICH, FR., Zur Kenntnis der Luftsäcke bei *Diomedea exulans* und *Diomedea fuliginosa*, in: Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefseeexped. Valdivia, Vol. 7, Lief. 4, 1904.

29. DE VESCOVI, P., De novo interpretandi modo functionem aeriferarum vesicarum in avibus existentium, in: Zoologicae Res, Vol. 1, 1894, Romae.
30. VICTOROW, C., Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei Vögeln, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 126, 1909.

IV. Betreffend Höhenwirkung.

31. AGGAZZOTTI, ALB., Contributo alla fisio-patologia del mal di montagna, in: Rend. Accad. Lincei, Cl. Sc. fis. anat. nat. (5), Vol. 17, 2. sem., fasc. 2, 1908.
32. BERT, P., La pression barométrique. Recherches de physiologie expérimentale, Paris 1878.
33. DETERMANN, [H.], Die Veränderung der Blutviskosität im Höhenklima, in: Mediz. Klinik, Jg. 4, No. 22, 1908.
34. FRUMINA, R., Über die Störung des Lungenkreislaufs durch veränderten Luftdruck, in: Ztschr. Biol., Vol. 52, 1909; auch Mediz. Diss., Bern 1909.
35. KRONECKER, H., Die Bergkrankheit, in: Deutsche Klinik am Eingang des 20. Jahrhunderts, Berlin-Wien 1903.
36. MOSSO, ANG., Der Mensch auf den Hochalpen, Leipzig 1899.
37. ROSENDAHL, A., Verminderter Luftdruck tötet nicht durch Sauerstoffmangel, in: Ztschr. Biol., Vol. 52, 1908; auch veterinärmediz. Diss., Bern 1908.
38. ZUNTZ, N., AD. LOEWY, FRANZ MÜLLER u. W. CASPARI, Höhenklima und Bergwanderungen in ihrer Wirkung auf den Menschen. Ergebnisse experimenteller Forschung im Hochgebirge und Laboratorium, Berlin 1906.

V. Sonstige zitierte Literatur.

39. BERGMANN, C., Über die Verhältnisse der Wärmeökonomie der Thiere zu ihrer Größe, in: Götting. Studien, Abt. 1, 1847.
40. BOHR, CHR., Die funktionellen Änderungen in der Mittellage und Vitalkapazität der Lungen, in: Deutsch. Arch. klin. Med., Vol. 88, 1907.
41. COHNHEIM, O., Versuche über Resorption, Verdauung und Stoffwechsel von Echinodermen, in: Ztschr. physiol. Chem., Vol. 33, 1901.
42. DURIG, A., Über die Grösse der Residualluft, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 17, 1903.
43. ENRIQUES, P., Della oeconomia di sostanza nelle osse cave, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 20, 1906.
44. GILDEMEISTER, M., Ein Vogelmuskel, der sich besonders gut zu physiologischen Untersuchungen eignet, in: Ztschr. biol. Techn. Method., Vol. 1, 1908.

- 44 J. STROHL, Die Massenverhältnisse des Herzens im Hochgebirge.
45. HESS, W., Viskosität des Blutes und Herzarbeit, in: Vierteljahrsschr. naturf. Ges. Zürich, Jg. 51, Heft 2/3, 1906.
46. LAPICQUE, L. et M., Consommations alimentaires d'oiseaux de grandeur diverse en fonction de la température extérieure, in: CR. Soc. Biol. Paris, Vol. 66, No. 7, 1909.
47. —, Consommations alimentaires des petits oiseaux aux températures élevées, *ibid.*, Vol. 67, No. 28, 1909.
48. RUBNER, M., Über den Einfluss der Körpergrösse auf Stoff- und Kraftwechsel, in: Ztschr. Biol., Vol. 19, 1883.
49. —, Das Wachstumsproblem und die Lebensdauer des Menschen und einiger Säugetiere vom energetischen Standpunkt aus betrachtet, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1908, p. 32—47.
50. —, Das Problem der Lebensdauer und seine Beziehungen zu Wachstum und Ernährung, München-Berlin 1908.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Der Farbenwechsel von *Dixippus morosus* (Phasmidae).

Von

Waldemar Schleip.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität zu Freiburg i. Br.)

Mit Tafel 1—3.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	46
II. Beobachtungen und Versuche über die durch Lichtreize ausgelösten Reflexbewegungen	49
1. Die typischen Stellungen von <i>Dixippus</i>	49
2. Das Verhalten von <i>Dixippus</i> bei dem natürlichen Wechsel von Tag und Nacht hinsichtlich seiner Bewegungen	54
3. Versuche über die Einwirkung von Lichtreizen auf die Reflexbewegungen	55
III. Beschreibung der Färbungsvarietäten von <i>Dixippus</i> und ihres Farbenwechsels	63
1. Literatur und Untersuchungsmethoden	63
2. Beschreibung	65
3. Allgemeines	71
IV. Das Pigment	73
1. Literatur	73
2. Pigmentierung des Chitins	75
3. Bau der Hypodermis	75
4. Das Pigment der Hypodermis und seine Wanderung	78
a) Untersuchungsmethode	78
b) Verhalten des Pigments in der überlebenden Hypodermis	80
c) Das Pigment in den Schnittpräparaten	84

5. Das Zustandekommen der Färbung und des Farbenwechsels durch das Pigment der Hypodermis und seine Wanderung	87
6. Allgemeines über die Pigmentwanderung	91
V. Physiologie des Farbenwechsels	92
1. Literatur	92
2. Zeitlicher Verlauf des Farbenwechsels unter natürlichen Bedingungen	94
3. Einfluß der Temperatur, der Feuchtigkeit und einiger anderer äußerer Faktoren	97
4. Einfluß des Lichtes	100
a) Verdunkelung am Tage	100
b) Beleuchtung während der Nacht mit weißem Licht	102
c) Versuche mit farbigem Licht	102
d) Einfluß der Farbe des Untergrundes	103
e) Ausschluß von Beleuchtungswechsel	104
f) Umgekehrter Beleuchtungswechsel	114
VI. Allgemeines	121
1. Die Periodizität des Farbenwechsels	121
2. Die biologische Bedeutung des Farbenwechsels	126
VII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse	127

I. Einleitung.

Seit einiger Zeit züchtete ich Stabheuschrecken, darunter auch *Dixippus morosus* = *Carausius morosus* (BRUNNER v. WATTENWYL et REDTENBACHER). Dabei fiel mir der von dieser Art schon länger bekannte Farbenwechsel durch verschiedene Eigentümlichkeiten auf, die vermuten ließen, daß seine Untersuchung einige neue Ergebnisse liefern könnte.

Über raschen Farbenwechsel bei Insecten ist nur ganz wenig bekannt. POULTON (1890) schreibt in seinem Buche über die Farben der Tiere: „No insect is known to possess the power of rapidly adjusting its colour to the tints of its surroundings, and it has not long been known, that any power of adjustment exists.“ Auch in einer neuern Abhandlung über die Farbe der Insecten erwähnt POULTON (1908) keine Fälle von schnellem Farbenwechsel, wie solche von Crustaceen, Cephalopoden und verschiedenen Wirbeltierklassen wohl bekannt sind. Dagegen besitzen manche Insecten die Fähigkeit, ihre Färbung wenigstens innerhalb längerer Zeiträume einmal oder höchstens wenige Male an die Farbe der Umgebung anzupassen. Gerade POULTON war es, der das für die Raupen und Puppen gewisser Schmetterlinge nachgewiesen hat, und neuerdings

vermutet derselbe, daß auch einige Coleopteren und Orthopteren diese Eigenschaft besitzen.

Tatsächlich kommt ein rascher Farbenwechsel bei Insecten vor, aber nur äußerst selten, soweit man bis jetzt weiß, und das ist gewiß sehr auffallend, wenn man die große Rolle, welche die Färbung bei den Insecten spielt, in Betracht zieht.

Vor langer Zeit hat BRAUER (1852) einen Farbenwechsel bei einem Weibchen von *Chrysopa vulgaris* beobachtet; derselbe bestand darin, daß zeitweise rötliche Flecken auf dem Körper auftraten oder dieser vollständig fleischrot wurde. BRAUER hat diese Veränderungen aber nur in Zwischenräumen von 14 Tagen beobachtet, und daher ist es nicht sicher, ob es sich hier um einen ebensolchen Farbenwechsel handelt, wie er etwa bei Cephalopoden oder Reptilien vorkommt. Als Ursache des Farbenwechsels von *Chrysopa* sieht BRAUER Temperaturschwankungen an.

DE SINÉTY (1901) hat meines Wissens als erster den raschen Farbenwechsel bei Stabheuschrecken gefunden und zwar bei *Dixippus morosus*. Auf die kurze Beschreibung, die er und später MEISSNER (1909) davon geben, werde ich weiter unten eingehen. DAIBER (1904) beobachtete ebenfalls einen raschen Farbumschlag bei *Bacillus rossii*, aber dabei handelt es sich nicht um einen Farbenwechsel in dem Sinne, wie er bei *Dixippus* vorkommt, sondern nur um eine plötzliche Verfärbung, die nicht wieder rückgängig gemacht wird. Die Beobachtungen betreffen also nur die Ontogenese der Färbung. Bei den wenigen Exemplaren von *Bacillus rossii*, die ich besaß, habe ich das gleiche gefunden.

Schließlich liegt noch eine Beobachtung neuern Datums vor: PRZIBRAM (1907) fand bei unserer *Mantis religiosa* ebenfalls einen Farbenwechsel, aber nur bei solchen braunen Individuen, welche in der Kälte (bei 17° C) gezüchtet wurden und infolgedessen das Imagostadium nicht erreichten. Wurden solche Tierchen aus zerstreutem Tageslicht genommen und den direkten Sonnenstrahlen ausgesetzt, so sah man einen grünen Schimmer sich über den Leib ausbreiten, und nach einiger Zeit war fast das ganze Tier grün. PRZIBRAM gibt auch einige schematische Bilder, welche das Zurücktreten der braunen gegenüber der grünen Färbung erläutern. Wenn diese Tiere in ihre Käfige zurückgebracht wurden, verlief der Farbenwechsel ebenso rasch in entgegengesetzter Richtung.

Weitere Angaben über das Vorkommen eines derartigen Farbenwechsels bei Insecten sind mir nicht bekannt. Nebenbei sei be-

merkt, daß BALBIANI (1873) schon vor längerer Zeit einen Farbenwechsel bei dem Männchen von *Drassus viridissimus*, einer Spinne, beobachtet hat. Dieses Männchen verlor während der Copulation seine grüne Farbe und wurde bräunlich, um später wieder die erstere anzunehmen. Dieser Farbenwechsel soll auf einer nervösen Beeinflussung der Chromatophoren der Haut beruhen, welche ein Lager spindelförmiger Zellen mit großem Kern und grünen Pigmentkörnchen bilden.

Über mein Material kann ich mich kurz fassen: ich erhielt die *Dixippus*-Eier von Herrn O. MEISSNER (Potsdam). Sie wurden in Glasschälchen aufbewahrt, deren Boden mit einem dicken Moospolster bedeckt war und die, um die Eier dauernd feucht zu halten, mit einer Glasplatte verschlossen wurden. Die Larven und später die Imagines hielt ich anfangs viel zu feucht. Jetzt bringe ich sie in Zuchtkästen, deren Wände aus Glas bestehen, und setze ihnen stets reichlich frisches Futter vor, dessen Wassergehalt den Durst der Tiere vollkommen befriedigt. Auf diese Weise läßt sich *Dixippus* fast ohne alle Verluste aufziehen. Die Tiere, welche das Material zu den hier mitgeteilten Untersuchungen bilden, wurden bei Zimmertemperatur gehalten. Als Futter dienten für die Larven Rosen, für die Imagines Epheu. Wer sich über die Zucht von *Dixippus* näher orientieren will, mag darüber die Mitteilung von MEISSNER (1909) zu Rate ziehen, dessen Erfahrungen ich, soweit ich sie nachgeprüft habe, im allgemeinen bestätigen kann.

Ich möchte nur noch Folgendes hervorheben: *Dixippus* eignet sich als Versuchstier aus vielen Gründen ganz vortrefflich. Die Tiere halten sich in Gläsern, die kaum so hoch sind, daß erstere sich ausstrecken können, wochen- und monatelang. Ein oder zwei Epheublätter, alle 5—8 Tage erneuert, genügen zur Ernährung vollkommen. Oft wurden manche Tiere auch vernachlässigt und mußten mehrere Tage hindurch hungern, weil das Futter eingetrocknet war, ohne daß sie dadurch dauernd Schaden genommen hätten. Die Gläser, in denen einzelne Versuchstiere gehalten wurden, waren zur Vermeidung eines allzu raschen Eintrocknens des Futters mit Glasplatten bedeckt, was für die Tiere ebenfalls ohne Nachteil war. Auch gegen Temperaturschwankungen, selbst wenn sie sehr beträchtlich sind, ist *Dixippus* äußerst widerstandsfähig; allerdings werden Temperaturen unter dem Gefrierpunkt kaum ertragen. Das Gesagte gilt

aber nur für ganz oder nahezu erwachsene Tiere. Einen weiteren Vorteil als Versuchstier besitzt *Dixippus* noch; man braucht nämlich keine Sorge zu haben, daß ein Tierchen, das zur Beobachtung aus seinem Behälter herausgenommen wurde, in einem unbewachten Moment entwischt. Das ist namentlich ein großer Vorteil beim Futterwechsel. Schließlich sei noch daran erinnert, daß *Dixippus morosus* sich in der Gefangenschaft ausschließlich parthenogenetisch fortpflanzt; Männchen sind, soviel mir bekannt, nur in der Heimat von *Dixippus morosus*, in Indien, beobachtet.

II. Beobachtungen und Versuche über die durch Lichtreize ausgelösten Reflexbewegungen.

Dem Hauptteil dieser Arbeit, welcher sich mit der Färbung und dem Farbenwechsel von *Dixippus morosus* beschäftigen soll, schicke ich eine Zusammenfassung meiner Beobachtungen und Versuchsergebnisse über diejenigen Bewegungen des Körpers und der Extremitäten dieser Stabheuschrecke voraus, welche reflektorisch auf Lichtreize auftreten. Es schien mir eine Untersuchung dieser Lebensäußerungen auch von Wichtigkeit für die Frage nach dem Farbenwechsel und seinen Ursachen zu sein, weil der Wechsel zwischen Ruhe und Bewegung bei *Dixippus* unter natürlichen Beleuchtungsverhältnissen eine ähnliche Periodizität zeigt wie der Farbenwechsel. Es mußte also festgestellt werden, ob diese Periodizität beider Lebenserscheinungen in einem ursächlichen Zusammenhang stehen. Wenn ich nebenbei auf einige andere, mit dieser Frage nicht enger verknüpfte Lebensäußerungen meines Untersuchungsobjektes eingehe, so geschieht das deshalb, weil die Biologie der Stabheuschrecken, so einfach sie auch erscheinen mag, doch bei weitem nicht so vollkommen bekannt ist, wie es ihre Bedeutung für die Theorie der Schutzanpassung wünschenswert macht.

1. Die typischen Stellungen von *Dixippus*.

a) Der Unterschied von „Ruhestellung“ und „Schutzstellung“.

Die charakteristische Haltung der Stabheuschrecken in der Ruhe, welche im Verein mit der Form des Körpers und der Extremitäten die Ähnlichkeit der Tiere mit einem Zweigchen hervorruft, ist mehr-

fach geschildert worden, so von MEISSNER (1909) für unsere Art und von STOCKARD (1908) für *Aplopus mayeri*. Man muß aber bei *Dicippus* zwei verschiedene Ruhestellungen unterscheiden; die Tiere pflegen sich nämlich nicht nur am Tage, sondern zeitweise auch im Dunkeln ruhig zu verhalten, und zwar im letztern Falle ebenfalls oft recht lange. Die Haltung während der Ruhe ist aber im Dunkeln, von seltenen Ausnahmen abgesehen, eine ganz andere, und der Unterschied ist sehr auffallend, namentlich wenn man daraufhin größere Mengen von Tieren gleichzeitig ins Auge faßt. Während die Tiere im Hellen eine Haltung einnehmen, welche ich kurz als „Schutzstellung“ bezeichnen will, sind sie nachts entweder in lebhafter Bewegung oder sie bewegen sich nicht und verharren in einer Haltung, welche „Ruhestellung“ genannt werden möge.

Die Schutzstellung ist vor allem dadurch ausgezeichnet, daß wie der übrige Körperstamm auch das Abdomen vollkommen geradegestreckt oder nur dann umgebogen ist, wenn irgendein Gegenstand das Geradestrecken verhindert. Zweitens sind in der Schutzstellung die Vorderbeine in der oft beschriebenen Weise nach vorn in der Verlängerung des Körpers ausgestreckt und zusammengelegt, wobei, wie besonders STOCKARD (1909) hervorgehoben hat, eine verdünnte Stelle an der Basis der beiden Oberschenkel das vollständige Zusammenlegen trotz des dazwischen befindlichen Kopfes ermöglicht. Die Haltung der Mittel- und Hinterbeine während der Schutzstellung ist ganz verschieden und hängt vor allem davon ab, ob und wie sich das Tier gerade an seiner Unterlage festhält. Wenn es auf dem Boden liegt, so legt es die beiden letzten Beinpaare dem Körper an, die Mittelbeine nach vorn, die Hinterbeine nach hinten gerichtet. Dasselbe ist der Fall, wenn die Tiere, freihängend, sich entweder mit den Krallen der Vorderbeine oder den der Hinterbeine an einem Zweigchen oder dergleichen festhalten. Es ist das ferner die typische Haltung des Sichtotstellens, wenn man die Tiere berührt oder von ihrer Unterlage wegnimmt. Wenn aber die Tiere nicht auf dem Boden liegen, sondern auf ihren Beinen stehen oder nicht frei an einem Gegenstand hängen, sondern oben, unten, oder seitlich an einem solchen, etwa an einem Blatt, einem Zweig usw., sitzen, dann ist die Haltung der Mittel- und Hinterbeine derart, wie es zur Anheftung zweckmäßig erscheint. Dabei läßt sich aber fast immer die Beobachtung machen, daß die beiden letzten Beinpaare, wenn sie auch zum Zwecke des Anklammerns an die Unterlage gespreizt werden, doch so wenig als möglich gespreizt werden,

so daß auch in dieser Stellung die Ähnlichkeit der Tiere mit einem Stäbchen nicht verloren geht, und stets wird der Körper der Unterlage angeschmiegt. Das Typische der Schutzstellung ist also nur: Zusammengelegte und nach vorn gestreckte Vorderbeine, vollkommen geradegestreckter Körper.

Ganz anders halten sich die Tiere, wenn man sie in der Nacht mit der Beleuchtung überrascht oder auch im Dunkeln selbst, das heißt bei möglichst schwacher Beleuchtung, beobachtet: In der „Ruhestellung“, die sie dann einnehmen, ist das Abdomen mehr oder weniger stark dorsalwärts gekrümmt. Diese Krümmung ist aber bei geschlechtsreifen Individuen, wohl wegen der Schwere des mit Eiern strotzend gefüllten Abdomens, oft nur angedeutet oder fehlt ganz. Außerdem sind in der „Ruhestellung“ stets alle drei Beinpaare gespreizt, und der Körper wird von der Unterlage entfernt. Sowohl die jungen als die halb und ganz erwachsenen Tiere zeigen den Unterschied zwischen der Schutz- und der Ruhestellung deutlich. Allerdings ist die Schutzstellung der Lärvchen, die noch vor der ersten Häutung stehen, niemals so vollkommen, wie das bei den Imagines der Fall ist und diese einem Zweigchen so ähnlich macht.

Die Schutzstellung wird also unter natürlichen Bedingungen am Tage eingenommen, während die Tiere nachts sich bewegen oder bewegungslos in Ruhestellung verharren. Ausnahmen von dieser Regel sind nur bei Lärvchen vor der ersten Häutung häufiger, die oft auch am Tage die Ruhestellung zeigen. Wenn solche Ausnahmen bei halb oder ganz erwachsenen Individuen zu beobachten sind, dann läßt sich als Grund dafür mindestens sehr häufig der Umstand als Ursache erkennen, daß das Tier durch die Form des Gegenstandes, an dem es sitzt, gezwungen ist, auch die Vorderbeine zu spreizen, um sich festzuhalten. Bei Tieren nach der ersten Häutung ist das Abdomen am Tage niemals gekrümmt. Andererseits nehmen einzelne wenige Tiere unter einer größeren Anzahl auch nachts die Schutzstellung an, aber ihre Zahl beträgt wohl kaum ein Prozent.

Wie die Tiere schreiten oder klettern, beschreibe ich nicht; es genügt zu wissen, daß sie normalerweise nur nachts sich bewegen.

b) Die Orientierung der Tiere zur Umgebung während der Schutzstellung.

Während des Tages, also in der Schutzstellung, sitzen die Tiere meistens mehr oder weniger parallel zu länglichen Gegenständen,

wie Zweigen, Holzkanten des Zuchtkäfigs etc., sofern sie nicht freihängen oder am Boden liegen. Das muß man als die Folge der länglichen Gestalt der Tiere selbst ansehen; da nämlich die Mittel- und Hinterbeine möglichst nahe an den Körper angelegt werden, die erstern nach vorn, die letztern nach hinten gerichtet, so sind die Tarsen des mittlern und hintern Beinpaares, mit denen sich die Tiere anheften, weit voneinander entfernt, die ein und desselben Beinpaares aber nahe beisammen. Daraus folgt, wie man leicht einsehen wird, daß die Tiere an länglichen Gegenständen stets parallel zu diesen sitzen müssen. Ganz junge Larven, denen als Futter kleine Rosenstöckchen gegeben wurden, saßen oft derart auf Rosenblättern geeigneter Größe, daß sie sich mit den Tarsen der Mittel- und Hinterbeine an beiden Blatträndern festhielten. Infolgedessen lagen sie mit ihrem Körper gerade der Länge nach über der Mittelrippe des Blattes, an dessen Ober- oder Unterseite, während die beiden hintern Beinpaare seitlich wie die Nebenrippen, allerdings meist in andrer Richtung als diese, von ihrem Körper abstanden. Die Larven waren in dieser Stellung leicht zu übersehen. Das erweckt natürlich zunächst den Eindruck, als ob sie die schützende Stellung „instinktmäßig“ einnehmen. Sie ist aber nur die Folge davon, daß die Tiere sich mit ihren Krallen besser an den Blatträndern als an der Blattfläche anklammern können, und so müssen sie, wenn die Blättchen gerade die Größe haben, daß das an beiden Blatträndern geschehen kann, oft jene vorteilhafte Stellung zeigen. Auf größern Blättern wäre ja die Orientierung der Länge nach über der Mittelrippe ebenso vorteilhaft, aber so sieht man sie selten oder nie, vielmehr sitzen sie dann immer an einem Rande des Blattes, so daß sie wenigstens mit den Tarsen der einen Seite sich an diesem anklammern können.

Es kam mir darauf an, zu zeigen, daß es nicht nötig ist, einen besondern „Instinkt“ anzunehmen, der die Tiere veranlaßt, sich parallel zu Zweigen und dgl. zu orientieren, damit sie dadurch und infolge ihrer eignen stäbchenähnlichen Gestalt geschützt sind. Diese Orientierung, die zweifellos den Tieren Schutz vor ihren Feinden verleiht, beruht vielmehr nur auf ihrer Körpergestalt und auf ihrer Eigenschaft, am Tage den Körper geradzustrecken und nicht nur die Vorderbeine, sondern möglichst auch die andern Beine dem Körper anzulegen. Diese Auffassung wird auch durch die Beobachtung gestützt, daß sich ein Tier auch quer zu einem Zweigchen orientieren kann, nämlich dann, wenn es mit den Mittel-

beinen sich an einem, mit den Hinterbeinen an einem andern, in geeigneter Weise verlaufenden Zweigchen anklammern kann. In diesem Fall ist das Tierchen auch leichter zu erkennen.

Im Käfig sitzen wenigstens die Larven tagsüber größtenteils an der dem Licht zugewandten Glaswand, und wenn sie schon ein wenig herangewachsen sind und dadurch eine beträchtlichere Länge erreicht haben, so kann man beobachten, daß alle mehr oder weniger parallel und zwar annähernd senkrecht orientiert sind, abgesehen natürlich von einigen Ausnahmefällen. Auch diese Orientierung läßt sich aus der Körpergestalt und den Reflexbewegungen ableiten. Wenn nämlich die Stabheuschrecken in größerer Anzahl an einer Glasscheibe sitzen und mit ihrer Längsachse ganz verschieden orientiert sind, so beunruhigen sie sich gegenseitig; wenigstens morgens, während sie ihre Schutzstellung einnehmen, und werden dadurch zum Ausweichen veranlaßt, was um so mehr wegfällt, je mehr die Tiere parallel zueinander sitzen. Die parallele Anordnung beruht also darauf, daß sie in dieser Stellung einander durch Berührung nicht mehr zur Bewegung reizen. Die senkrechte Stellung hat dabei eine andere Ursache, nämlich den negativen Geotropismus, den viele der Stabheuschrecken zu besitzen scheinen. Ich will nicht näher darauf eingehen, da er schon von MEISSNER und STOCKARD beschrieben wurde; er nimmt mit dem Alter ab und scheint sich vor allem morgens zu äußern, wenn die Tiere aus der Bewegung zur Ruhe übergehen. Sehr viele klettern dann senkrecht an der Glaswand empor und veranlassen aus den oben beschriebenen Gründen die andern, sich ihrer Richtung anzupassen. Schon dieser negative Geotropismus genügt eigentlich als Grund dafür, daß die Tiere an der Glasscheibe parallel orientiert sind: denn wenn man auf den Boden eines leeren Zuchtkäfigs eine größere Anzahl von Tieren bringt und sie durch Anblasen zur Bewegung veranlaßt, so kriechen die meisten an der Glaswand senkrecht ein Stück aufwärts und kommen dann schließlich in dieser Lage zur Ruhe.

c) Biologische Bedeutung der Schutz- und der Ruhestellung.

Daß *Dixippus* und andere Stabheuschrecken in der Schutzstellung Zweigchen täuschend ähnlich sehen und daß die Schutzform in Verbindung mit der Schutzfärbung für die Erhaltung ihres Lebens von Vorteil sein muß, darüber kann bei vorurteilsloser Betrachtung kein Zweifel sein. Dazu kommt der schon vorhin erwähnte Vorteil, daß

die Tiere, wenn sie an Zweigen oder dgl. sitzen, fast stets parallel zu diesen orientiert sind. Die Schutzstellung bietet ihnen aber auch noch einen andern Vorteil, der schon von mehreren Beobachtern hervorgehoben wurde. Wenn nämlich die Tiere gerade gestreckt sind und die Beine dem Körper angelegt haben, so können sie leichter in dem Pflanzengewirr zu Boden gleiten, als wenn sie die „Ruhestellung“ einnehmen. Diesen Vorteil nützen sie bekanntlich auch häufig aus, wenn sie durch Berührung dazu veranlaßt werden. Sie lassen sich allerdings oft nicht ganz zu Boden fallen; der getäuschte Beobachter sucht sie dort zwar, unterwegs haben sie sich aber irgendwo festgehalten und sind auf diese Weise wie verschwunden.

Die biologische Bedeutung der in der „Ruhestellung“ vorhandenen Krümmung des Abdomens ist viel weniger klar. MEISSNER (1909) glaubt, daß es sich um eine Drohbewegung handelt. Das könnte man annehmen, wenn sie besonders auf eine Beunruhigung hin entstände; sie ist aber nachts immer vorhanden, abgesehen von den schweren, geschlechtsreifen Individuen, und sie dürfte außerdem nachts nicht viel Sinn haben. Man könnte daran denken, daß die Tiere bei gekrümmtem Hinterleib, wenn sie etwa durch den Wind von ihrer Futterpflanze herabgeschüttelt werden, nicht so leicht bis auf den Boden fallen. Aber sie sind nachts überhaupt nicht leicht von ihrer Unterlage hinwegzunehmen, da sie sich fest daran anheften, und wenn es gelingt, dann nehmen sie häufig wenigstens gleich die Schutzstellung an und fallen dann natürlich leicht herab.

2. Das Verhalten von *Dixippus* bei dem natürlichen Wechsel zwischen Nacht und Tag hinsichtlich seiner Bewegungen.

Wie aus Vorstehendem hervorgeht und wie auch schon länger bekannt ist, sind die Stabheuschrecken tagsüber bewegungslos, und nur nachts klettern sie umher und fressen. Wenn sie am Tage durch Berührung zur Bewegung veranlaßt werden, so machen sie meistens, namentlich wenn sie schon erwachsen sind, nur wenige Schritte und kommen dann unter ebenfalls schon beschriebenen eigentümlichen Schaukelbewegungen in kurzer Zeit wieder zur Ruhe. MEISSNER (1909) und STOCKARD (1908) geben übereinstimmend an, daß die von ihnen untersuchte Art am Abend schon vor eingetretener vollständiger Dunkelheit sich zu bewegen beginnt, morgens aber noch bei vollkommener Dunkelheit, also vor Beginn der Dämmerung

zur Ruhe kommt. Ersteres kann ich bestätigen, doch fand ich die Tiere während der Morgendämmerung noch nicht bewegungslos. Es scheint, daß nicht alle Individuen gleichzeitig auf das eintretende Tageslicht mit Bewegungslosigkeit reagieren.

3. Versuche über die Wirkung der Lichtreize auf die Bewegung von *Dixippus*.

a) Versuche mit normalen Tieren und weißem Licht.

Es ist nun die Frage zu untersuchen, ob der Wechsel zwischen Schutzstellung am Tage und der Bewegung bzw. der Ruhestellung in der Nacht ein von innern Faktoren bestimmter periodischer Prozeß ist oder ob er unmittelbar von dem Wechsel der Beleuchtung abhängt. Diese Frage hat schon STOCKARD (1908) bei *Aplopus* entschieden. Durch eine Reihe von Versuchen stellt er fest, daß *Aplopus* auf jeden Wechsel zwischen Helligkeit und Dunkelheit reagiert. Seine Tiere gingen bei Verdunklung nach vorherigem Aufenthalt im Hellen binnen 10—20 Minuten zur Bewegung über, zuweilen auch schon in kürzerer Zeit, während sie beim Übergang von Dunkelheit zur Helligkeit schon nach einer halben oder wenigen Minuten bewegungslos werden.

Dixippus morosus verhält sich nach meinen Beobachtungen im wesentlichen ebenso. Trotzdem will ich auch über meine Ergebnisse kurz berichten, da sie die Angaben von STOCKARD in manchen Punkten ergänzen können.

Wenn man die Tiere aus dem Hellen ins Dunkle bringt, so antworten sie darauf in den meisten Fällen mit dem Übergang zur Beweglichkeit; die Zeit, innerhalb welcher diese Reaktion erfolgt, ist aber so verschieden, daß sich keine bestimmten Angaben machen lassen. Sie hängt auch von vorausgegangenen Umständen ab. An einem Tage wurden die Versuchstiere mehrmals ins Dunkle gebracht, und da eine lange Winternacht folgte, so waren sie während 24 Stunden etwa 19—20 Stunden im Dunkeln. Als sie am darauffolgenden Morgen, nachdem sie nur kurz im Hellen geweilt hatten, wieder verdunkelt wurden, reagierten viele Tiere darauf überhaupt nicht oder nur sehr schwach. Da die gleiche Beobachtung noch öfters gemacht wurde, so geht daraus hervor, daß bei dieser Reaktion noch ein innerer Faktor, die Disposition der Tiere, eine Rolle spielt. Man kann sich das so vorstellen, daß Tiere, die sehr lang im

Dunkeln gehalten wurden, ihren Hunger vollständig gestillt hatten und durch die Bewegung ermüdet sind, so daß sie auf eine bald nachfolgende neue Verdunklung schwerer reagieren. Wenn aber Tiere umgekehrt längere Zeit im Hellen waren, dadurch daß der Tag durch künstliche Beleuchtung bis Mitternacht oder gar bis zum folgenden Morgen fortgesetzt wurde, dann reagierten die Tiere auf den Eintritt der Verdunklung rascher als gewöhnlich.

Die Einwirkung von Licht nach vorausgegangener Dunkelheit bewirkt wie bei *Aplopus*, daß die Versuchstiere ihre Bewegungen einstellen, und zwar geschieht das fast immer augenblicklich, indem sie in der Stellung unbeweglich verharren, welche sie im Moment der Belichtung gerade innehaben. Erst nach längerer Zeit, oft erst nach 1—2 Stunden, gehen sie dann allmählich zur Schutzstellung über; ich werde unten näher beschreiben, in welcher Weise das geschieht. Der Eintritt von Beleuchtung nach Dunkelheit veranlaßt die Tiere stets zur Bewegungslosigkeit, einerlei ob die Tiere nach einer langen Nacht oder einer längern Periode künstlicher Verdunklung beleuchtet werden oder ob dies nach einer kurzen Verdunklung geschieht. Solange die Beleuchtung anhält, ebensolange sind die Tiere auch zu vollkommener Bewegungslosigkeit und damit auch zum Hungern gezwungen. Ich habe einen Zuchtkasten mit über 200 Tieren eine ganze Nacht hindurch bis morgens 4 Uhr im Auge behalten und fand, daß sich wohl alle paar Minuten ein Individuum etwas bewegte, aber ebenso kurz, wie das normalerweise am Tage auch geschieht: nur 3 oder 4 Tiere liefen kurze Zeit umher und fraßen, als ob sie sich im Dunkeln befänden. Wenn allerdings die künstliche Beleuchtung tage- und wochenlang fortgesetzt wird, dann ändert sich das Verhalten von *Dixippus*; ich werde weiter unten darauf zurückkommen. Es folgt also, daß Beleuchtung nach vorheriger Dunkelheit ein Reiz für die Tiere ist, auf den sie mit sofortiger Bewegungslosigkeit reagieren, und daß innere Dispositionen diesen Reflex nur sehr wenig hemmen können. Andererseits können aber auch offenbar solche innern Ursachen allein die Tiere veranlassen, unbeweglich zu werden und die Schutzstellung einzunehmen. Denn man findet mitten in der Nacht oder auch während längerer Perioden künstlicher Dunkelheit zuweilen, allerdings selten, einige Tiere in Schutzstellung.

Es ist noch zu erwähnen, daß nach vorausgegangener Dunkelheit manchmal schon eine sehr schwache Beleuchtung genügt, um als Reflex Bewegungslosigkeit hervorzurufen, nämlich dann, wenn

sie plötzlich eintritt; nach vorheriger intensiver Beleuchtung ist aber das Überführen der Versuchstiere in schwächere Beleuchtung noch nicht ausreichend, um den entgegengesetzten Reflex zu erzielen, man muß die Tiere schon in ziemlich ausgesprochene Dunkelheit bringen.

Der Übergang von der infolge der Beleuchtung sofort eingenommenen Ruhestellung zu der typischen Schutzstellung ist nicht uninteressant. Nur in wenigen Fällen geschieht das rasch, meistens vergeht darüber eine halbe oder ganze Stunde oder sogar noch längere Zeit. Sowie die Bewegungslosigkeit eingetreten ist, wird das Abdomen allmählich und unmerklich innerhalb weniger Minuten geradegestreckt, die Beine aber verharren zunächst in der Stellung, die sie im Augenblick der Beleuchtung gerade hatten. Dann machen die Tiere im Laufe der nächsten Stunde ab und zu jene so eigentümlichen Schaukelbewegungen, bei denen der Körper durch abwechselndes Beugen und Strecken der Beine der einen und der andern Seite parallel zu seiner Längsachse hin und her bewegt wird. Die Schaukelbewegung verläuft dabei meist ziemlich rasch, aber wenig ausgiebig; es werden mehrere Schwingungen in einer Sekunde gemacht. Ein äußerer Reiz ist als Ursache dafür nicht zu erkennen, wenn es nicht die fortdauernde Beleuchtung ist. Bei einer dieser Schaukelbewegungen legen sie dann ein Vorderbein nach vorn ausgestreckt dem Kopfe an, nach einiger Zeit bei einer zweiten das andere, seltner geschieht es mit beiden zugleich. Ferner suchen sie bei einer solchen Gelegenheit auch die übrigen Beine dem Körper anzulegen, soweit das ohne herabzufallen möglich ist, und so kommt allmählich die charakteristische Schutzstellung heraus. Geradeso geschieht das offenbar auch während der Morgendämmerung beim natürlichen Wechsel zwischen Nacht und Tag. Wenn die Tiere in der beschriebenen Weise hin und her schwingen, so erhält man allerdings oft den Eindruck, als ob ein dünnes Zweigchen von einem Luftzug bewegt wird. Vielleicht ist das also eine Schutzanpassung, wodurch die Tiere befähigt sind, ohne aufzufallen ihre Stellung zu wechseln, und man hat ja schon mehrfach die Schaukelbewegung in diesem Sinne gedeutet. Die Beobachtung der Tiere in der Gefangenschaft ist dieser Auffassung aber deshalb nicht günstig, weil *Dixippus* sich tagsüber öfters in dieser Weise bewegt, ohne daß dabei die Stellung verändert wird und ohne daß die Futterpflanze sich bewegt. Solche schaukelnden Tiere fallen dann viel mehr auf als die bewegungslos verharrenden. Ob unter natürlichen Bedingungen eine

Schutzanpassung vorliegt, kann ich nicht beurteilen. Wenn die Tiere nachts umherkriechen und dabei hin und her schwingen, so mögen sie dadurch auf den vom Wind bewegten Pflanzen tatsächlich weniger leicht zu erkennen sein, so daß man diese Bewegungen mit STOCKARD (1909) dann mit Recht als Schutzanpassung auffassen kann. Aber *Dixippus* macht, wie erwähnt, die Schaukelbewegung auch in der Ruhe, sowohl am Tage wie in der Nacht, sowohl wenn die Futterpflanze bewegt wird, als wenn sie unbeweglich ist und keine erkennbare Veranlassung für die Schaukelbewegung vorliegt. Und stets fielen mir wenigstens die hin und her schwingenden Tiere viel mehr auf als die unbeweglichen, selbst dann, wenn die Futterpflanze, an der sie saßen, sich bewegte. WERNER (1909) hat die Anschauung geäußert, daß die Schaukelbewegung der Phasmiden, die auch sonst noch bei einigen Insectenfamilien beobachtet wird, ebenso wie einige andere Bewegungserscheinungen in der übrigen Tierwelt phylogenetische, jetzt nutzlose Reminiszenzen sind. Dieser Auffassung kann ich mich nicht anschließen, denn die Schaukelbewegung ist bei *Dixippus* so ungemein stark, während doch im übrigen alle Bewegungen, die nicht absolut nötig erscheinen, zur Erzielung eines größeren Schutzes unterdrückt sind. Jedenfalls ist die Frage nach der Bedeutung der Schaukelbewegung, so geringfügig sie dem Fernerstehenden erscheinen mag, sehr interessant, ist aber wohl nur durch Beobachtung der Stabheuschrecken an ihrem natürlichen Wohnort zu lösen, so wie das STOCKARD durch seine Untersuchungen begonnen hat.

Um nach dieser Abschweifung zu den durch Lichtreize hervorgerufenen Reflexbewegungen zurückzukehren, so ist es noch nötig, festzustellen, wie die Tiere sich verhalten, wenn sie keinem Beleuchtungswechsel mehr unterworfen sind, also sich dauernd im Hellen oder dauernd in Dunkelheit aufhalten. Diese Frage wurde an den Tieren untersucht, welche sich zur Beobachtung des Farbenwechsels unter den genannten abnormen Bedingungen befanden. Solche Tiere, welche — abgesehen von den kurzen Momenten, während welcher sie kontrolliert wurden — mehrere Wochen dauernd in Dunkelheit weilten, fand ich im Augenblick des Aufdeckens stets bewegungslos, zu welcher Stunde auch sie beobachtet wurden. Sie reagierten also offenbar noch sicher auf den Eintritt der Beleuchtung mit Aufhören der Bewegung. Ich konnte keine Anzeichen dafür finden, daß sie während dieser Zeit wie früher nur nachts fressen. Die große Mehrzahl der Tiere befand sich, als sie aufgedeckt

wurden, in „Ruhestellung“ und nur wenige in „Schutzstellung“. So fand ich einmal mittags unter 9 Tieren, die $2\frac{1}{2}$ Monate lang in vollkommener Dunkelheit waren, 1, ein anderes Mal nachmittags 3 in der Schutzstellung. Unter 25 andern Tieren, die nicht ganz einen Monat im Dunkeln waren, befanden sich bei einer Kontrolle nachmittags 9 in Schutzstellung. Interessanter sind in dieser Beziehung die Tiere, welche einer Dauerbeleuchtung unterworfen wurden. Während der ersten Tage der dauernden Beleuchtung (mit einer Metallfadenlampe) fraßen sie merkbar weniger als die unter normalen Bedingungen oder auch bei einem umgekehrten Beleuchtungswechsel (s. u.) gehaltenen Versuchstiere. Es prägt sich darin die Erscheinung aus, die wir schon kennen, daß nämlich *Dixippus* durch Lichteinwirkung reflektorisch an der Bewegung und damit der Nahrungsaufnahme gehindert wird. Später ändert sich die Sache allerdings, die Tiere fraßen ebenso wie die andern und zwar zu jeder Zeit. Sie hatten dann auch trotz der Beleuchtung meistens die Ruhestellung. So fand ich unter 8 Tieren, die etwas über 2 Monate dauernd beleuchtet wurden, einmal 2, ein anderes Mal nur 1 in der Schutzstellung, beide Male war diese auch nicht so vollkommen wie unter normalen Verhältnissen.

Es ergibt sich also, daß die in Dauerbeleuchtung gehaltenen Tiere den Reflex, bei Beleuchtung die Schutzstellung einzunehmen, offenbar eingeübt haben, oder er ist wenigstens unterdrückt durch die Wirkung von im Organismus liegenden Ursachen; denn die Zahl der in Schutzstellung befindlichen Individuen ist bei den dauernd beleuchteten nicht größer als bei den dauernd verdunkelten. Ob die letztern die Fähigkeit verloren haben, nach längerer Einwirkung von Beleuchtung in Schutzstellung überzugehen, kann ich zurzeit noch nicht entscheiden, da ich die Tiere anderer Versuche halber noch weiter im Dunkeln halten muß. Jedenfalls haben sie noch nicht den Reflex eingeübt, bei Beleuchtung sofort bewegungslos zu verharren.

b) Mit welchen Organen empfindet *Dixippus*
das Licht?

STOCKARD (1908) suchte dann weiter die Frage zu entscheiden, ob *Aplopus* das Licht nur mit Hilfe der Komplex- und Punktaugen empfindet. Wenn nur die Komplexaugen mit einer undurchsichtigen Schicht bedeckt waren, reagierten die Tiere noch deutlich auf den Wechsel der Beleuchtung, aber langsamer als die normalen. Wenn

außer den Komplexaugen auch noch die Ocellen verdeckt waren, trat der Reflex noch später ein. Die so geblendeten Tiere wurden abends früher munter und morgens später unbeweglich als die Kontrolltiere.

Ich habe die Versuche mit *Dixippus* wiederholt, indem ich einigen Tieren nur die Komplexaugen, andern die ganze Oberseite des Kopfes und seine Seitenflächen mit samt den Komplexaugen mit schwarzem Bernsteinlack bedeckte, dem außerdem zuweilen noch Kienruß beigemischt wurde. Bei noch andern schaltete ich die Komplexaugen dadurch aus, daß ich jederseits die Lobi optici mit einem Messerchen durchtrennte. Punktaugen sind bei äußerlicher Betrachtung des Kopfes nicht zu erkennen. Meine Ergebnisse bestätigen durchaus die Angaben von STOCKARD, nur finde ich zwischen normalen und geblendeten Tieren keinen ganz konstanten Unterschied hinsichtlich der Zeit, binnen welcher die Reflexe erfolgen. Auch der positive Phototropismus, der bei Tieren jüngern und mittlern Alters vorhanden ist (MEISSNER), scheint nach meinen Versuchen bei geblendeten Tieren erhalten zu sein.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß verschiedene Stabheuschrecken außer mit ihren Augen auch mit Teilen der übrigen Körperoberfläche Lichtintensitäten unterscheiden können. Daß es die Körperoberfläche, d. h. die Hypodermis, ist und nicht ein Organ, das im Innern der Tiere liegt, scheint mir daraus hervorzugehen, daß bei einigen Varietäten von *Dixippus* die Hypodermis so dunkel pigmentiert ist, daß Lichtstrahlen kaum durchdringen dürften. Es ist bekannt, daß auch andere Tiere Lichtreize durch die gesamte Haut aufnehmen; UEXKÜLL (1897 und 1890) hat es bei einigen Seeigeln nachgewiesen. Welche Teile der Hypodermis von *Dixippus* die Lichtreize aufnehmen und in Nervenreize transformieren, ist eine offene Frage.

c) Versuche mit farbigem Licht.

STOCKARD (1908) fand ferner, daß es nicht die ultravioletten Strahlen sind, welche als Reize in Frage kommen, und daß sehr wahrscheinlich die von ihm untersuchte Art sich Licht von verschiedener Farbe gegenüber ebenso verhält wie weißem gegenüber. Letztere Angaben prüfte ich bei *Dixippus* nach und suchte vor allem festzustellen, ob wenigstens solche Tiere, denen die Augen geblendet waren und die daher Lichtreize mit der übrigen Körperbedeckung perzipieren müssen, auf verschiedene Lichtqualitäten ver-

schieden reagieren. Ich brachte sowohl normale als auch solche Tiere, denen die Oberseite und die Seitenflächen des Kopfes mit samt den Augen vollständig mit Lack verdeckt waren, auf ihren Futterpflanzen unter doppelwandige Glasglocken, welche mit den von NAGEL (1898) angegebenen flüssigen Lichtfiltern für blaue, grüne oder rote Strahlen gefüllt waren. Eine spektroskopische Bestimmung der drei benutzten Lichtsorten habe ich in Anbetracht des negativen Ergebnisses unterlassen. Sowohl beim natürlichen Wechsel zwischen Nacht und Tag wie bei künstlicher Beleuchtung oder Verdunklung ergab sich stets dasselbe Resultat: normale und geblendete Tiere verhielten sich hinsichtlich ihrer Bewegungsreflexe auf Beleuchtungsänderung in farbigem Licht ebenso wie in weißem. Einige Male schien es, als ob die Versuchstiere bei Beleuchtung mit blauen Strahlen nicht so rasch bewegungslos werden wie in rotem oder grünem Licht; aber andere Versuche ergaben wieder das Gegenteil. Das gleiche berichtet auch STOCKARD.

d) Einige Versuche über Abänderung der Reflexbewegungen auf Lichtreize nach Verletzungen des Zentralnervensystems.

Anhangsweise soll kurz über einige Versuche berichtet werden, die allerdings nicht den Anspruch erheben können, ganz exakt durchgeführt zu sein. Mehrere halb oder ganz erwachsene Tiere wurden in der Weise enthirnt, daß mit einer Nadel von oben in die Kopfhöhle eingestochen wurde und dann durch Bewegung der Nadel oder eines eingeführten Häkchens das Gehirn vollständig zerstört wurde. Ich muß aber bemerken, daß ich nur bei einem Tier durch Anfertigen von Paraffinschnitten durch seinen Kopf später feststellte, daß das Gehirn tatsächlich zerstört war. Die Operation erfolgte meist in Kältestarre und wird von *Dixippus* trotz des beträchtlichen Blutverlustes leicht überstanden. Die Wunde wurde nicht künstlich verschlossen und heilte in kurzer Zeit zu. Alle Tiere zeigten unmittelbar nach dem Eingriff das gleiche Bild: sie machen einige krampfhaft, zuckende Bewegungen mit dem Abdomen, indem sie dasselbe dorsalwärts krümmen, auch zitternde Bewegungen mit allen Beinen. Darauf schreiten sie eilig vorwärts und kommen schwer wieder zur Ruhe. Entweder bringt sie rein mechanisch ein Hindernis dazu, so wenn sie z. B. an einem Stab aufwärts kletternd an dessen Ende angelangt sind, oder auch innere Ursachen, die vielleicht in einer Ermüdung bestehen. Sie konnten

zwar noch die Mundteile bewegen, aber die meisten nahmen keine Nahrung auf. Aber trotzdem blieben sie eine Woche und länger am Leben und zeigten während dieser Zeit stets das gleiche Verhalten: Sie können nun durch eine Berührung niemals zur Annahme der Schutzstellung veranlaßt werden, während das bei normalen Tieren sehr häufig gelingt. Kommen sie in Bewegung, wozu sie durch Berührung oder durch nicht bekannte innere Faktoren gebracht werden, so laufen sie sehr lang; eins habe ich am hellen Tag über eine Stunde lange laufen sehen. Häufig war dabei zu beobachten, daß sie dauernd rechts oder links herum im Kreise sich bewegten, was in vielen Fällen wenigstens sicher darauf beruhte, daß eins der beiden Vorderbeine verletzt, etwas gelähmt oder zu kurz regeneriert war. Die Schaukelbewegung wurde zeitweise von allen noch ausgeführt, manchmal sogar in gesteigertem Grade. Uns interessiert hier vor allem das Verhalten solcher enthirnter Tiere Lichtreizen gegenüber. Sie zeigten weder am Tage noch in der Nacht jemals die Schutzstellung. Wurden sie nach vorausgegangenem Aufenthalt im Dunkeln stark beleuchtet, so änderten sie dadurch ihr Verhalten nicht, sie verharrten entweder in Ruhestellung oder marschierten weiter, wenn sie schon vorher in Bewegung waren. Kamen sie aus dem Hellen ins Dunkle, so reagierten sie darauf ebensowenig. Die Versuche waren besonders anschaulich, wenn man ein enthirntes Tier zusammen mit mehreren normalen den Versuchen unterwarf; dabei reagierte stets nur eins auf die Beleuchtungsänderung nicht, und bei näherem Zusehen ergab sich stets, daß es das operierte Individuum war.

Von etwa 12 auf die beschriebene Weise enthirnten Tieren erhielt ich nur eins, das sicher Nahrung aufnahm und welches ich 22 Tage lang beobachten konnte. Leider ging es dann zufällig zugrunde, und ich konnte auch nicht mehr feststellen, ob sein Oberschlundganglion auch wirklich vollständig zerstört war. Es benahm sich anfangs ebenso wie alle andern operierten Exemplare. Während seiner 3 letzten Lebenstage nahm es aber tagsüber zuweilen die Schutzstellung an, doch gab es diese im Gegensatz zu normalen Tieren bei Berührung auf. Leider verhinderte sein Tod auch die Beantwortung der Frage, ob es nun auch wieder fähig war auf Lichtreize zu reagieren. — Tiere, denen das Bauchmark einmal zwischen zwei Beinpaaren durchschnitten wurde, zeigten anfangs eine Lähmung der hinter der Schnittfläche gelegenen Beine, wodurch neben dem Laufen und Klettern auch die Annahme der

Schutzstellung gestört war. Viele derselben unterschieden sich aber später von normalen Tieren nicht mehr.

Die Versuchsergebnisse kann man vielleicht so deuten, daß durch Zerstörung des Oberschlundganglions Hemmungen in Wegfall kommen, so daß die Tiere auf Lichtreize wie auf Berührungsreize nicht mehr bewegungslos werden, und daß diese Störungen sich später wieder ganz oder teilweise ausgleichen. Ähnlich verhält es sich wohl mit den hinter der durchtrennten Stelle des Bauchmarks gelegenen Extremitäten. Auf die diesbezügliche Literatur einzugehen würde mich zu weit führen.

III. Beschreibung der Färbungsvarietäten von *Dixippus morosus* und ihres Farbenwechsels.

1. Literatur und Untersuchungsmethoden.

Die Variabilität der Färbung des Integuments bei den Phasmiden ist bekannt. DE SINÉTY (1901) berichtet, daß bei *Leptynia attenuata* und *hispanica* ebenso wie bei *Bacillus gallicus* seine meist im Freien gefangenen Exemplare grün, aschgrau, rostfarben oder strohgelb waren, wozu bei den Weibchen der erstern Art noch eine variable Bänderzeichnung kommt; außerdem bestehen noch Färbungsunterschiede zwischen den Geschlechtern. Auch bei *Bacillus rossii* kommen bekanntlich heller und dunkler braune, sowie grüne Individuen vor (vgl. DAIBER, 1904), und schließlich hat besonders MEISSNER (1909) Angaben über die Variabilität des Farbenkleides der hier zu besprechenden Art gemacht; er beobachtete bei *Dixippus* grüne, grünbraune, braune, aschgraue, schokoladenbraune und neutralschwarze Individuen. Nun wissen wir aber noch nicht, ob zwischen den verschiedenen Farbenvarietäten von *Dixippus morosus* Übergänge vorhanden sind oder ob jene mehr oder weniger scharf getrennte Rassen darstellen. Die Beschreibung aller beobachteten Farbenvariationen soll daher die erste Aufgabe sein. Die den Farben zugrunde liegenden Pigmente finden im 4. Kapitel ihre Besprechung.

Es wurde eingangs schon erwähnt, daß DE SINÉTY (1901) und andere nachgewiesen haben, daß *Dixippus morosus* seine Farbe in kurzer Zeit ändern kann; so fand der genannte Autor, daß 2 Tiere, die er in einer schlecht verschlossenen Holzkiste hielt, tagsüber hellbraun, nachts schokoladenbraun waren. Ähnliche plötzliche und vorübergehende Farbenänderungen von *Dixippus* hat dann auch

MEISSNER beschrieben. Abgesehen davon, daß über die den Farbenwechsel veranlassenden Reize fast nichts und über seine Mechanik gar nichts bekannt ist, haben die bisherigen Mitteilungen auch nicht darüber aufgeklärt, wie sich der Farbenwechsel bei den einzelnen Varietäten verhält. Wenn ein und dasselbe Individuum beim Farbenwechsel alle möglichen Farben annehmen kann, so ist es natürlich nicht angängig, von Farbenvarietäten zu sprechen. Anders ist es aber, wenn jede Varietät einen ganz bestimmten, für sie charakteristischen Farbenwechsel besitzt. Daher muß in diesem Kapitel gleichzeitig mit der Beschreibung der Farbenvarietäten natürlich auch eine solche ihrer möglichen vorübergehenden Farbenänderungen gegeben werden.

Es besteht aber noch eine dritte Kategorie von Farbenunterschieden bei *Dixippus*. Denn MEISSNER (1909) beschreibt, daß die Larven zuerst braun, dann grün sind, worauf dann einige im Laufe der Entwicklung wieder eine bräunliche Färbung erhalten. Eine solche Farbenänderung während der Ontogenese, die auch von andern Phasmiden beschrieben wurde, muß natürlich auch in Rechnung gezogen werden, wenn verschiedene Farbenvarietäten festgestellt werden sollen. Daher beziehen sich alle Angaben in dieser Mitteilung nur auf ganz oder beinahe erwachsene Tiere; diese verändern, wie mir eine monatelange Kontrolle einer größeren Zahl isoliert gehaltener Tiere zeigte, dauernd ihre Farbe nicht. Die Ontogenese des Farbenkleides der einzelnen Varietäten soll in einer spätern Mitteilung behandelt werden.

Die Untersuchung wurde an einem Material von 500 bis 600 Individuen angestellt. Ich isolierte zunächst etwa 100 Tiere und kontrollierte deren Färbung dann während eines Tages in Zwischenräumen von wenigen Stunden; natürlich geschah das nicht gleichzeitig bei allen 100 Tieren; außerdem blieben sie dann noch längere Zeit, einige Monate hindurch, in Kontrolle. Um einen sichern Maßstab zur Vergleichung der Färbung zu besitzen, machte ich mir für jedes Tier mittels Aquarellfarben ein Muster, das den Grundton seiner Färbung, allerdings aber nicht die verschiedenen Flecken darauf, angab. Änderte ein Individuum seine Farbe, so wurde das angegeben mit „heller“ oder „dunkler“ als das Muster; gewöhnlich fertigte ich ein Muster für die hellste Färbung und eins für die dunkelste eines Tieres an. Das sicherste wäre

allerdings gewesen, ein jedes Tier im hellsten und im dunkelsten Zustande vollständig farbig zu skizzieren, aber das war unmöglich im Hinblick auf die Zahl der Varietäten und die Zahl der Beobachtungen, die im Laufe eines Tages angestellt werden mußten. Auf Grund der Untersuchung dieser isoliert gehaltenen Exemplare sortierte ich dann die Individuen meiner Zucht und brachte die der gleichen Varietät angehörenden im gleichen Zuchtkasten unter. Dadurch war es dann möglich, bei einer größern Zahl von Versuchstieren den Farbenwechsel wenigstens oberflächlich zu kontrollieren und festzustellen, ob jede Varietät, abgesehen von ihrem Farbenwechsel, dauernd ihre Färbung beibehält. Während der ganzen Beobachtungszeit standen alle unter den gleichen äußern Bedingungen: in Zuchtkästen mit Glaswänden oder in kleinern mit Glasdeckel verschlossenen Glasgefäßen, bei Zimmertemperatur, deren Schwankungen alle Individuen gleich betrafen, und gefüttert fast ausschließlich mit Epheu. Es möge auch noch bemerkt werden, daß die untersuchten Tiere auch während ihrer ganzen Entwicklung unter gleichen äußern Bedingungen sich befunden hatten.

Die Farbenskizzen (Taf. 1, Fig. 1—7) sind von Herrn Universitätszeichner SCHILLING angefertigt; es wurde dabei kein Wert darauf gelegt, daß die morphologischen Merkmale von *Dixippus* exakt in der Zeichnung wiedergegeben sind, sondern es sollte nur der Charakter des Färbungszustandes zur Darstellung kommen. In der folgenden Beschreibung bin ich auf einige Einzelheiten der Färbung eingegangen, welche von dem Zeichner in die Skizzen wegen ihrer geringen Größe (sie sind in natürlicher Größe gezeichnet) nicht eingetragen werden konnten.

2. Beschreibung.

a) Rein grüne Varietät.

Die rein grüne Varietät ist am leichtesten abzugrenzen; über die Hälfte aller Tiere gehören ihr an. Alle diese sind, abgesehen von einigen gleich zu besprechenden Stellen, gleichmäßig grün gefärbt (Fig. 1a). Die Farbe ist niemals jenes brillante Smaragdgrün, wie man es an den grünen Exemplaren von *Bacillus rossii* beobachtet, sondern sie ist viel matter und nähert sich bei einigen Tieren durch fahles Grün an Grünbraun. Da es aber nur wenige Tiere gibt, welche diese Übergangsfarben besitzen, so ist die Abgrenzung der

rein grünen Varietät von den andern praktisch nicht schwer durchzuführen. Auf der Unterseite sind stets einige fahlgrüne, hellere Stellen vorhanden, nämlich die Kehle, die Unterseite des Pro- und Mesothorax mit Ausnahme der Mittellinie des letztern, wenigstens in ihrem hintern Drittel, ferner die Unterseite des Abdomens mit Ausnahme der Mittellinie und der Unterseite der Subgenitalplatte (Fig 1b, bezüglich der gelben Farbentöne vgl. weiter unten). Diese heller gefärbten Stellen werden in der Schutzstellung des Tieres, wenn dieses also alle Beine in der oben beschriebenen Weise an den Körper anlegt, von den Beinen gerade verdeckt (abgesehen von der Subgenitalplatte). Die Beine selbst haben die Farbe der durch sie nicht verdeckten Körperoberfläche, so daß das Tier trotz seiner hellern Bauchseite ringsum gleichmäßig einem grünen Pflanzstengel ähnlich sieht.

Zu der grünen Grundfarbe kommt dann noch eine bei allen Varietäten konstante Zeichnung. Die Oberfläche des ganzen Rumpfes trägt nämlich, besonders auf der Dorsalseite des Thorax, kleine warzenförmige Erhebungen, welche meistens etwas heller als die Umgebung gefärbt sind. Einige von diesen auf dem Thorax stehenden Wärzchen sind entweder ganz schwarz gefärbt oder hell mit einem dunklen Hof. Ihre Zahl und Anordnung variiert. Ferner finden sich dorsal am Hinterende jedes Abdominalringes vier schwarze Fleckchen; von diesen stehen zwei meist größere neben der Mittellinie, zwei kleinere, manchmal kaum hervortretend, selten ganz fehlend, seitlich. Auf der Ventralseite sind ebenfalls schwarze Punkte vorhanden, nämlich in der Mittellinie am Abdomen am Hinterrande jedes Segments, meist in Form eines längsgerichteten Striches; außerdem ein gleicher an der Unterseite des Metathorax im hintern Drittel der Mittellinie. Und schließlich sind gleiche schwarze Punkte auf Beinen und Antennen vorhanden. Alle mit Ausnahme der auf der Ventralseite des Körpers gelegenen beruhen auf der Färbung des Chitins. Diese schwarze Punktzeichnung kommt, wie gesagt, allen Farbenvarietäten zu, tritt aber um so un- deutlicher hervor, je dunkler die betreffende Varietät gefärbt ist. Die Punktzeichnung fehlt am Körperstamm also gerade an den Stellen, die in der Schutzstellung von den Beinen verdeckt werden; sie gleicht den schwarzen Pünktchen verschiedener Herkunft, die auf grünen Pflanzenteilen zuweilen sichtbar sind.

Ich habe erwähnt, daß die Unterseite der grünen Tiere heller gefärbt ist; bei manchen hat dieselbe Region einen gelblich-braunen

Ton (Fig. 1b). Wo das der Fall ist, da kommt ein wenn auch wenig auffallender Farbenwechsel vor, indem die erwähnte Stelle tagsüber gelblich-braun, nachts aber dunkler, bis gelbrot, wird. Die Intensität der Farbenänderung wechselt individuell. Sonst aber behalten die grünen Tiere ihre Farbe dauernd unverändert bei.

Ein ausnahmslos allen Varietäten stets in gleicher Ausbildung zukommendes Merkmal ist die auffallende karmoisinrote Färbung der Basis des 1. Beinpaares, aber nur der Innenseite, so daß dieser rote Fleck in der Schutzstellung, wenn die Vorderbeine dem Kopfe anliegen, vollkommen verdeckt ist. Mir fehlt jede Vermutung über die Bedeutung dieses auffallenden Färbungsmerkmals. Außerdem kommen, wenn auch nur ganz selten (bei 10—15 Tieren unter 5—600), ebenso rote Flecken an andern Stellen vor, nämlich in Form von Strichen und breitem Feldern namentlich auf der Unterseite des Metathorax.

b) Grüne Varietät mit Flecken verschiedener Farbe.

Unter dieser Varietät sollen alle diejenigen Individuen zusammengefaßt werden, welche das gemeinsam haben, daß die grüne Grundfarbe noch deutlich vorhanden ist, aber in verschiedenem Grade verdeckt durch orangefarbene oder verschiedenartig braune Flecken. Etwa der vierte Teil aller meiner Tiere ist zu dieser Varietät zu zählen (Fig. 2). Die orangefarbenen oder gelbroten Flecken sind ziemlich ausgedehnt, aber nicht scharf umschrieben; zwischen ihnen ist noch reichlich grün vorhanden. Ungemein häufig findet man bei sonst rein grünen Tieren auf den Extremitäten, abgesehen von der stets vorhandenen schwarzen Punktzeichnung, unregelmäßig begrenzte und verteilte Flecken von hell- bis dunkelbrauner Farbe. Solche Tiere wurden noch zur ersten Varietät gerechnet. Es führen nun alle erdenkbaren Übergänge zu dem andern Extrem, bei dem nicht nur die Extremitäten, sondern auch der ganze Körperstamm gleichmäßig dicht mit braunen Flecken versehen ist. Die Übergänge bestehen hauptsächlich darin, daß bei einigen Tieren außer den Extremitäten noch die Unterseite des Körpers, soweit sie nicht von den erstern bedeckt ist, gefleckt erscheint, bei andern außerdem noch die Seiten des Körpers, bei noch andern schließlich auch der ganze Rücken. Ferner stehen die braunen Flecken bald dünner, bald dichter gesät. Dazu kommt dann noch bei vielen Tieren eine mehr oder weniger starke Verbreitung der oben erwähnten orangefarbenen oder gelbroten Flecken. Und schließlich kann die grüne

Grundfarbe sich selbst mehr oder weniger stark in der Richtung nach braun hin verändern.

Der Farbenwechsel bei dieser Varietät verläuft, kurz zusammengefaßt, in folgender Weise: Beim Übergang vom Hellzustande zum Dunkelzustande werden die braunen und orangefarbenen Flecken mit allen ihren Zwischenstufen dunkler und nehmen an Ausdehnung zu, und gleichzeitig kann bei manchen Tieren die grüne Grundfarbe sich mehr einer bräunlichen nähern. Es dominiert also im Dunkelzustande das Braun. Beim umgekehrten Farbenwechsel tritt dann die grüne Farbe wieder mehr hervor.

Bei allen diesen Tieren ist die Färbung vorn wie hinten ziemlich gleich; unter meinen sämtlichen Tieren habe ich aber eins gefunden, das, abgesehen von der Färbung des Kopfes, der Vorderbeine und der Antennen, zu der rein grünen Varietät zu stellen wäre. Die genannten Körperteile dagegen waren tief rotbraun. Dieses Individuum verhält sich also wie ein Mosaikbastard zwischen einer grünen und einer braunen Stammform; natürlich kann von einer solchen Bastardnatur tatsächlich keine Rede sein, da Männchen bei *Dixippus* in der Gefangenschaft bisher nicht beobachtet wurden.

c) Braune Varietäten.

Alle hierher gehörenden Formen besitzen eine mehr oder weniger bräunliche Färbung, und grüne Stellen fehlen ihnen entweder vollständig oder sind nur so unscheinbar, daß sie bei makroskopischer Betrachtung nicht auffallen. Die Mannigfaltigkeit ist im übrigen bei diesen braunen Varietäten ungemein groß. Man kann aber einige ziemlich scharf abgrenzbare Formen feststellen, von denen wir bei der Beschreibung ausgehen wollen.

Hellgelbbraune — gelbrote Tiere (Fig. 3a u. 3b).

Diese zeigen einen sehr charakteristischen Farbenwechsel. Im hellen Zustand sind sie hellbraun mit einem Stich ins gelbliche (Fig. 3a); dabei haben die von den Extremitäten bedeckten Bezirke der Ventralfläche des Körperstammes ebenso wie bei der oben beschriebenen grünen Varietät eine hellere Färbung als die übrige Körperoberfläche. Deutlich tritt ferner die ebenfalls oben beschriebene schwarze Punktzeichnung hervor. Im Dunkelzustande sind die Tiere bedeutend dunkler und zwar gelbrot geworden (Fig. 3b). Diese Varietät ist ziemlich deutlich abzugrenzen, unter 5—600 Exemplaren habe ich etwa 30—40 Stück gefunden. Viele der

hierher zu rechnenden Individuen haben übrigens braun gefleckte Extremitäten. Eine Anzahl der unter Kontrolle gehaltenen Individuen behielt dauernd die gelbrote Färbung bei, wurde also niemals hell-gelbbraun; es ist schwer zu entscheiden, ob sie tatsächlich nicht die Fähigkeit des Farbenwechsels besitzen oder ob letzterer zeitweise nicht eintritt. Manche von ihnen, die tagelang unveränderlich schienen, zeigten auf einmal die typische Farbenänderung.

Für diese Varietät bildet also das Kennzeichen eine ziemlich einfarbige Körperoberfläche, hellgelbbraun oder gelbrot. Es schließen sich an sie andere, seltene Formen an, die ebenfalls einfarbig, aber dunkler sind. So kommen gelbrotbraune, rote und braunrote Individuen und daneben alle Übergänge vor. Viele von ihnen besitzen einen sehr auffallenden Farbenwechsel; so können rote Tiere im Hellzustand hellbraun werden. Fig. 4a u. 4b zeigen ein Tier, das im Hellzustand rötlich-hellbraun ist, im Dunkelzustande braunrot. Der Unterschied ist ziemlich beträchtlich. Bei andern war die Färbung anscheinend konstant.

Hellbraun—dunkelbraun gefleckte Tiere.

Der von diesen gebildete Formenkreis ist sehr variabel und umfaßt wieder gegen ein Viertel aller untersuchten Individuen. Allen ist das gemeinsam, daß auf einem heller braunen Grund dunkler braune Flecken sich befinden. Im allgemeinen dominiert im Hellzustande die hellere Grundfarbe (Fig. 5a), und die dunklern Flecken erscheinen dann nur als ganz kleine Stippchen. Im Dunkelzustande hat sich die Färbung auf doppelte Weise geändert. Erstens breitet sich die dunkle Fleckzeichnung in verschieden hohem Grade über die Grundfarbe aus, so daß der größere Teil der Körperoberfläche nun die dunklere Farbe der Zeichnung trägt (Fig. 5b). Es bleiben zuletzt stets nur auf dem Rücken noch hellere Stellen übrig, nämlich auf dem zweiten bis fünften Hinterleibsring je ein etwa rautenförmiger Fleck. Dehnt sich die dunkle Zeichnung noch mehr aus, so verschwinden diese Flecke von vorn her, so daß schließlich nur noch der letzte mehr oder weniger deutlich übrig bleibt. Es muß noch bemerkt werden, daß bei vielen Tieren auch im Hellzustande diese rautenförmigen Flecke sichtbar sind, oder wenigstens der letzte von ihnen, weil sie noch heller als ihre Umgebung werden. Zweitens trägt zur Verdunklung auch noch die Grundfarbe selbst bei, indem sie von hellbraun in mittelbraun übergeht: das ist namentlich im Bereich der rautenförmigen Flecke sichtbar, soweit

sie von der dunklern Zeichnung nicht überdeckt werden. Auch hier ist der von den Extremitäten bedeckte Teil der Ventralseite stets mehr oder weniger heller als die übrige Körperoberfläche. Sehr selten sind auch hier an der Unterseite des Meso- oder Metathorax karmoisinrote Streifen vorhanden; der rote Fleck an der Innenseite der Basis der Vorderschenkel fehlt hier natürlich ebensowenig wie bei allen andern Varietäten.

Die Variabilität dieses Grundtypus bewegt sich nach verschiedenen Richtungen hin: Erstens variiert der Farbenton; denn bei einigen Tieren ist Grundfarbe und Zeichnung hell- bzw. dunkelgrau, bei andern hellsepiabzw. dunkelsepia, bei noch andern rötlich-braun bzw. dunkelrotbraun; viele haben auch auf einer hellsepiabraunen Grundfarbe rotbraune Flecken. Fig. 6a u. 6b zeigen ein Tier, daß im Hellzustande sepiabraun, im Dunkelzustande braunrot ist; der Farbenwechsel ist hier wenig auffallend; er ergibt sich aus dem eben Gesagten, da im Hellzustand die Grundfarbe, im Dunkelzustande die Fleckung dominiert. Zweitens variiert noch die Deutlichkeit der Zeichnung. Denn einige zeigen die Scheckung nicht nur im hellen, sondern auch im dunklen Zustande, andere werden aber in letzterm ganz einfarbig. Außerdem kann die dunklere Fleckung entweder so spärlich oder so dicht sein, daß die Tiere beinahe einfarbig aussehen.

Ich möchte dann noch besonders auf die dunkelste Varietät von *Dixippus* hinweisen, welche ebenfalls in diesen Formenkreis hineingehört (Fig. 7a u. 7b). Bei ihr ist die Fleckung von rein schwarzem Ton und bedeckt im Dunkelzustande wenigstens die ganze Grundfarbe, so daß von dieser nur noch der eine rautenförmige Fleck auf dem 5. Hinterleibsring hervortritt. Die von den Beinen bedeckten Stellen der Unterseite sind aber heller. Solche Tiere sehen vollkommen schwarz aus. Hinsichtlich des Farbenwechsels verhalten sie sich merkwürdigerweise sehr verschieden: einige scheinen nur ein wenig dunkler werden zu können, indem die Grundfarbe im rautenförmigen Flecke, die im Hellzustande grau ist, rotbraun wird. Andere können außerdem sehr hell werden, so daß die graue Grundfarbe dominiert und nur kleine schwarze Stippchen sichtbar sind. Ich habe mit voller Sicherheit konstatieren können, daß ein solches Tier mehrere Tage lang vollkommen unveränderlich schwarz war und dann auf einmal den zuletzt beschriebenen auffallenden Farbenwechsel sehr regelmäßig zeigte.

3. Allgemeines.

Die genaue Beobachtung zahlreicher, isoliert gehaltener Tiere führte also zu der Feststellung, daß bei *Dixippus morosus* im erwachsenen Zustande eine Anzahl von Varietäten zu unterscheiden sind, welche durch ihre Färbung charakterisiert werden. Jede derselben behält entweder dauernd ein und dieselbe Farbe bei (die grüne Varietät), oder sie vermag ihre Färbung zu ändern, aber innerhalb ganz bestimmter, für sie charakteristischer Grenzen. So kann ein gleichförmig hell-gelbbraunes Tier durch alle Nuancen hindurch eine gleichmäßige gelbrote Farbe annehmen, aber niemals eine schwarze oder braun gescheckte, oder ein Exemplar der dunkelsten Sorte kann einmal tiefschwarz mit rotbraunem, rautenförmigem Fleck. das andere Mal ziemlich hellgrau sein, aber niemals kann es gelbrot oder grün werden usf. Allerdings glaube ich, daß durch gewisse äußere Bedingungen *Dixippus* im erwachsenen Zustande zwar sehr geringfügige, aber wahrscheinlich dauernde Abänderungen seiner Färbung erleiden kann (vgl. unten S. 112).

Vergegenwärtigen wir uns nochmals alle Farbenvarietäten von *Dixippus*:

a) Rein grüne Varietät.

Variabel in der Färbung bestimmter Stellen der Ventralseite; ferner im Ton der grünen Farbe (Annäherung an Braun) und in der Scheckung mit Braun auf den Extremitäten (Annäherung an folgende Varietät).

b) Grüne Varietät mit andersfarbenen Flecken.

Orangefarbene Stellen spärlich bis reichlich, im letztern Falle Annäherung an gelbrote Tiere. Wenig oder sehr viele Flecken verschiedener brauner Farben; wenn zugleich grüne Grundfarbe sich an Braun annähert, leiten solche Exemplare zu der braunen Varietät über.

c) Braune Varietäten.

Alle Übergänge von einfarbig gelbroten zu einfarbig rotbraunen Exemplaren; ebenso von hell und dunkel gescheckten Tieren aller erwähnten braunen oder grauen Farbtöne zu mehr oder weniger einfarbigen.

Alle diese Übergänge sind vorhanden, auch wenn wir die Tiere nur in ihrem hellen oder in ihrem dunklen Zustande vergleichen.

Wir werden im folgenden Kapitel sehen, daß alle Färbungen bestimmt sind durch vier Pigmente, ein grünes, ein graues, ein gelbrotes und ein braunes. Die Variabilität der Färbung von *Dixippus* beruht auf der wechselnden Menge, in welcher jedes Pigment vertreten ist, und außerdem auf der Anordnung jedes Pigments.

Es ist nun eine offene Frage, ob diese Varietäten auf ererbten Eigenschaften (eben der Menge und Verteilung des Pigments) beruhen oder nicht. Im letztern Falle müßten dann alle Individuen der Anlage nach hinsichtlich ihrer Färbung gleich sein und nur äußere Faktoren die Färbung verschieden machen, so wie nach POULTON (s. o.) unter dem Einfluß verschiedenfarbiger Umgebung die Puppen mancher Schmetterlingsarten verschieden werden. Dann besäße voraussichtlich unsere Stabheuschrecke nicht nur die Fähigkeit des öfter eintretenden, raschen Farbenwechsels, sondern auch die der langsamen, einmaligen Anpassung an die Farbe der Umgebung. Oder aber es beruhen die Farbenunterschiede der Varietäten auf ererbten Anlagen. Dann bliebe aber noch zu entscheiden, ob hier eine Art mit sehr auffallender fluktuierender Variabilität vorliegt im Sinne DARWIN'S und WEISMANN'S, wobei jede dieser Variationen erblich und von der Selektion beeinflussbar ist, oder ob innerhalb dieses ganzen geschilderten Formenkreises eine Anzahl scharf geschiedener Biotypen oder elementarer Arten (JOHANNSEN, 1909) vorhanden sind, die durch Selektion isoliert werden können, die aber in der Gesamtpopulation infolge der transgressiven, fluktuierenden, nicht erblichen Variation ihrer Färbungsmerkmale voneinander nicht zu unterscheiden sind.

Über meine Untersuchungen dieser Probleme werde ich in einer spätern Mitteilung berichten.

Eine andere Frage, die in verschiedener Hinsicht von Interesse ist, läßt sich bei unserer geringen Kenntnis von den an ihrem natürlichen Wohnort lebenden Individuen von *Dixippus* noch nicht entscheiden. Kommen die beschriebenen Färbungsvarietäten auch in der Natur vor? BRUNNER v. WATTENWYL u. REDTENBACHER (1908) geben an, daß das Männchen blaß olivengrün, das Weibchen schwarz ist. Wenn in freier Natur wirklich nur schwarze weibliche Individuen vorkommen, so liegt die Vermutung nahe, daß *Dixippus* in der Gefangenschaft und zwar unter der Wirkung der dabei als einzige Fortpflanzungsart vorkommenden Parthenogenese sich veränderte.

Die verschiedenen hellern Färbungen traten vielleicht auf, weil die das schwarze Aussehen verursachenden Pigmente unter den veränderten Bedingungen mehr oder weniger an Menge abnahmen.

Ich möchte noch ganz kurz darauf hinweisen, daß die Größenunterschiede bei *Dixippus morosus* eine gewisse Beziehung zu den Färbungsunterschieden aufweisen. Die durchschnittliche Körperlänge von 10 wahllos herausgegriffenen grünen Imagines betrug 7,63 cm, von 10 gelbroten 7,46 cm und von 10 ganz dunklen (rotbraunen oder schwarzen) nur 6,93 cm. Die dunklern Tiere sind also durchschnittlich kleiner. BRUNNER v. WATTENWYL u. REDTENBACHER geben allerdings für die schwarz gefärbten, in Indien gesammelten Weibchen eine Körperlänge von 8,3 cm an. MEISSNER fand eine durchschnittliche Länge von 7—8 cm. Es scheint also, daß *Dixippus* in der Gefangenschaft nicht die gleiche Größe wie unter natürlichen Verhältnissen erreicht.

IV. Das Pigment.

1. Literatur.

Bei allen Tieren, welche die Fähigkeit besitzen, ihre Färbung rasch und oft zu wechseln, ist, soweit bis jetzt bekannt, dieses Vermögen an das Vorhandensein von formveränderlichen, in der Cutis gelegenen Pigmentzellen — Chromatophoren — gebunden. Indem diese bald kuglig zusammengezogen, bald flächenartig ausgebreitet sind oder nach bestimmten Richtungen hin Fortsätze ausgestreckt haben, kommt das in ihnen enthaltene Pigment zu manchen Zeiten zur Geltung, zu andern nicht, und darauf beruht eben der Farbenwechsel, wobei noch opake Lichtschirme sowie beim metallischen Schimmer eine opalisierende Flitterschicht eine Rolle spielen können. So verhält es sich, in Einzelheiten aber sehr variierend, bei Crustaceen, Mollusken und Wirbeltieren. Ich brauche darauf nicht näher einzugehen.

Solche Chromatophoren sind bei Insecten anscheinend sehr selten; POUCHET (1876) erwähnt sie von *Anopheles*-Larven. Aber es ist nichts darüber bekannt, daß durch solche Chromatophoren ein Farbenwechsel bei Insecten entstände. Die Färbung derselben wird bekanntlich durch verschiedene Ursachen hervorgerufen: Man unterscheidet bei ihnen physikalische oder Strukturfarben und chemische oder Pigmentfarben; außerdem können beide kombiniert sein. Auf

die erstern, die auf der Interferenz des weißen Lichtes infolge besonderer Strukturen des Chitins beruhen, haben wir hier nicht einzugehen, da sie bei *Dixippus* nicht vorkommen. Die Pigmentfarben haben ihre Ursache in dem Vorhandensein gefärbter Substanzen. Es kann das Chitin gefärbt sein, durch eingelagerte feinste Körnchen, wie HAGEN (1882) angab, oder diffus, wie im Gegensatz dazu TOWER (1906) feststellte; letzterer nennt die auf Pigmentierung des Chitins beruhenden Farben „dermal colors“. In andern Fällen liegt das Pigment, meist in Form deutlich erkennbarer Körnchen, in den Hypodermiszellen („hypodermal colors“ nach TOWER). Und schließlich haben dann POULTON (1890) u. A. gezeigt, daß auch die Pigmentierung weiter im Innern gelegener Teile, nämlich des Fettkörpers und des Blutes, das Farbenkleid der Insecten bestimmen kann („subhypodermal colors“ nach TOWER). Übrigens ist bekannt, daß auch die Farbe der im Darmkanal vorhandenen Nahrung äußerlich zum Ausdruck kommen kann. Es ist sehr verschieden bei den einzelnen Insecten-Ordnungen, welche dieser Farben die Hauptrolle spielt. Bei der hier untersuchten Phasmiden-Art sind es die in der Hypodermis gelegenen Pigmente, welche hauptsächlich die Färbung bestimmen.

Auf die chemische Natur derselben gehe ich in dieser Mitteilung nicht ein, da sie für das Problem des raschen Farbenwechsels bei *Dixippus* keine größere Bedeutung hat. Ich beschränke mich vielmehr nur darauf, festzustellen, wie das Pigment aussieht, wo es liegt und wie durch dasselbe der Farbenwechsel zustande kommt.

Zuvor möchte ich aber kurz darauf zurückkommen, daß, wie schon eingangs erwähnt, manche Insecten die Fähigkeit besitzen, wenigstens einmal oder wenige Male ihre Farbe langsam zu wechseln. POULTON'S (1890) eingehende Untersuchungen haben gezeigt, daß dieser langsame Farbenwechsel mancher Schmetterlingsraupen und -puppen darauf beruht, daß je nach der verschiedenen Einwirkung der Umgebung die Menge des Pigments in der Haut sich ändert, daß dadurch auch die Farbe des Blutes stärker oder weniger stark als vorher zur Geltung kommen kann und daß in gewissen Fällen die letztere auch selbst verändert werden kann. Wichtig für die weiter unten zu behandelnde Physiologie des raschen Farbenwechsels von *Dixippus* ist der durch POULTON erbrachte Nachweis, daß die von der Umgebung ausgehenden, die besprochenen Farbenänderungen hervorrufenden Lichtreize unmittelbar von der Haut empfunden werden.

2. Pigmentierung des Chitins.

Die Chitincuticula von *Dixippus* ist im allgemeinen vollkommen farblos, wie aus den bei der Häutung abgestreiften Exuvien hervorgeht oder wie man aus Chitinstückchen ersehen kann, die von der daran haftenden Hypodermis befreit und unter dem Mikroskop betrachtet werden. Auch besitzt sie auf ihrer Oberfläche keine Struktur, welche auf die Färbung von Einfluß ist. Doch ist an einigen Stellen das Chitin gefärbt; denn die oben erwähnten schwarzen Flecke an dem Hinterrande der Abdominalsegmente sind durch eine schwarze Pigmentierung des Chitins verursacht. Ferner beruht die schwarze Färbung der auf dem Rücken sich findenden warzenförmigen Erhebungen auf der gleichen Ursache. Beides ist auch in den gefärbten Schnitten noch deutlich zu erkennen. Außerdem entstehen die karmoisinroten Streifen und Flecken mancher Tiere durch eine rote Pigmentierung des Chitins, und dasselbe ist der Fall bei der leuchtend roten Stelle an der Innenseite der Basis der Vorderschenkel.

3. Bau der Hypodermis.

Der Bau der Hypodermis wurde an Schnittpräparaten untersucht; zur Fixierung wurde konzentrierte wässrige Sublimatlösung mit einem Zusatz von 0,75% Kochsalz und 3% Essigsäure verwandt, entweder in warmem oder in kaltem Zustande; gefärbt wurde mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin und Pikrokarmin.

Schon DE SINÉTY (1901) gibt eine kurze Beschreibung der Hypodermis der Phasmiden, und zwar bezieht sie sich auf *Leptynia attenuata*. Er findet in ihr wie bei andern Orthopteren zwei Zellarten. Die eine, Hypodermiszellen im engern Sinne, stellt die chitinbildende Matrix der Cuticula dar und schließt Pigmentkörnchen ein. Die andere Art sind Oenocyten, welche gleichsam ein subhypodermales Lager an mehreren Stellen bilden, tatsächlich aber von den gewöhnlichen Hypodermiszellen umschlossen werden. Ihr Protoplasma ist nach DE SINÉTY körnig und enthält zahlreiche Vacuolen, besonders sind sie aber durch die Größe ihres Kernes ausgezeichnet. DE SINÉTY vermutet, daß die im Vorstehenden beschriebenen Zellen, welche in dieser Form nur in der Hypodermis sich finden, excretorische Funktion haben.

Ich beschränke mich zunächst darauf, die Hypodermis von

Dixippus genau zu beschreiben, aber ohne auf das in ihr enthaltene Pigment einzugehen, das dann im folgenden Abschnitt besprochen werden soll.

In meinen Präparaten ist nicht die geringste Andeutung von Zellgrenzen in der Hypodermis zu sehen, allerdings dürfen dabei nur ganz gut fixierte Stellen in Betracht gezogen werden (Fig. 8—10). Wo Schrumpfungen eingetreten sind, was sehr häufig der Fall ist, klaffen oft breite, mehr oder weniger senkrecht zur Chitinoberfläche verlaufende Spalten zwischen cylinderförmigen Plasmaportionen, die je einen Kern enthalten. Es gibt sich dadurch die zwar nicht sichtbare, tatsächlich aber doch vorhandene Scheidung der Hypodermis in einzelne Zellbezirke kund. DE SINÉTY (1901) zeichnet allerdings in seinen figg. 2 und 3, tab. 1, die Zellgrenzen sehr deutlich ein, ohne daß dabei Schrumpfungen erkennbar sind; es mag sich die Hypodermis in dieser Beziehung wohl auch bei Phasmiden-Arten verschieden verhalten.

Bei *Dixippus* besteht das Plasma der Hypodermis aus zwei scharf gesonderten Schichten. Eine äußere wird von dunkler färbbarem Plasma gebildet, das sehr häufig deutlich faserig, vielleicht auch lamellös gebaut ist. Besonders auffallend ist das oft an der Grenze zwischen dieser und der nächsten Schicht (Fig. 8 u. 9). Ferner ist zu bemerken, daß die äußere Schicht bei der angewandten Färbungsmethode stellenweise nicht blau, sondern eigentümlich graugrün erscheint. Auf einer unrichtigen Behandlung beim Färben beruht das, wie ich glaube, nicht, da sonst im Präparat die Färbung überall tadellos ist. Vielleicht ist die Ursache davon der Umstand, daß das grüne Pigment (s. u.) stellenweise während der Vorbereitung des Präparats nicht ganz verschwunden ist. Die innere Schicht des Protoplasmas sieht entweder ganz homogen oder nur ganz fein granuliert aus; sie unterscheidet sich ferner von der äußern in den Präparaten noch auffällig dadurch, daß sie sich rötlich färbt. Sie bildet aber keine zusammenhängende Schicht, sondern ist durch Scheidewände, die vom äußern Plasma zwischen sie eindringen, in einzelne Klumpen gesondert (Fig. 8). An vielen Stellen fehlt sie vollständig. Unter der Hypodermis liegt stets eine deutliche Basalmembran.

Zweierlei Kerne kann man unterscheiden. Als die gewöhnlichen Hypodermiskerne sind diejenigen aufzufassen, welche innerhalb der äußern Plasmaschicht liegen. Ein Nucleolus fehlt ihnen oder ist wenigstens von den unregelmäßig geformten und verschieden großen

Chromatinklumpen nicht zu unterscheiden. Die andern Kerne liegen basal in der Hypodermis und sind nur da vorhanden, wo auch die untere Plasmaschicht sich findet, in welcher sie gewöhnlich ganz eingeschlossen sind (Fig. 9 und 8 links), während sie in seltnern Fällen an der Grenze zwischen beiden Schichten liegen (Fig. 8 rechts). Diese Kerne sind stets größer als die andern, zuweilen geradezu Riesenkerne, wobei sie dann meist eine wurstförmige Gestalt besitzen und natürlich parallel zur Oberfläche der Hypodermis liegen (Fig. 9). Sie sind etwas anders gebaut als die gewöhnlichen Hypodermiskerne; denn ihr Chromatin besteht aus zahlreichen, ungefähr gleichgroßen und gleichmäßig verteilten Körnchen mit verbindenden Fäden; ein Nucleolus fehlt ihnen anscheinend ebenfalls. Zuweilen liegen mehrere solcher Kerne dicht beisammen in einem Klumpen des oben beschriebenen rötlich gefärbten Plasmas (Fig. 10). Für die Vermutung, daß solche Klumpen durch direkte Teilung entstanden sind, fand ich keine Anhaltspunkte.

Die Dicke der Hypodermis wechselt ungemein: an manchen Stellen ist sie sehr gering, an den Segmentgrenzen, den Rändern des Rücken- und Bauchteils der Hinterleibsringe, unter den warzenförmigen Erhebungen usw. dagegen sehr beträchtlich (vgl. Fig. 27). Wo die Hypodermis niedrig ist, stehen die Kerne weit auseinander und sind mit ihrer längern Achse parallel zur Oberfläche orientiert, während sich das an den hohen Stellen umgekehrt verhält.

Es fragt sich nun, ob die Hypodermis aus zwei Zellschichten besteht, einer obern, von den gewöhnlichen Hypodermiszellen gebildet, und einer untern, dargestellt durch das rötlicher gefärbte Plasma mit den großen Kernen. Man kann das tatsächlich auch so auffassen, muß dabei aber beachten, daß, wie erwähnt, Zellgrenzen nicht vorhanden sind und daß an vielen Stellen die untere Schicht ganz fehlt. An andern ist sie, wie DE SINÉTY schon beschrieben hat, von der äußern eingeschlossen (Fig. 10). Ich kann nicht sagen, was für eine Funktion diese „untere Zellschicht“ besitzt, vielleicht darf man mit DE SINÉTY eine excretorische, vielleicht auch eine secretorische annehmen, jedenfalls sprechen große Vacuolen, die sich zuweilen in dem rötlichen Plasma finden, dafür, daß eine Substanz zur Ausscheidung vorgebildet wird. Mit dem Farbenwechsel bzw. mit dem diesen hervorrufenden Pigment haben die untern Zellen nichts zu tun; denn das Pigment verhält sich an den Stellen, wo jene fehlen, ebenso wie da, wo sie vorhanden sind.

Sehr reichlich ist die Hypodermis mit Tracheen versorgt. Dagegen ist es im Hinblick auf das Vorkommen eines Farbenwechsels äußerst auffallend, daß offenbar die Innervierung der Hypodermis eine sehr spärliche ist. Ich konnte sogar in keinem einzigen Falle mit Sicherheit nachweisen, daß zu den gewöhnlichen, keine Sinnesorgane tragenden Hautstellen Nerven hinziehen. Allerdings will ich nicht in Abrede stellen, daß bei einer eingehendern, gerade auf diesen Punkt gerichteten Untersuchung sich vielleicht doch ein anderes Resultat ergeben könnte.

Wenn nun, wie oben in Übereinstimmung mit STOCKARD (1908) gezeigt wurde, die Haut von *Dixippus* fähig ist, Lichtreize zu percipieren, so muß die Frage auftauchen, welche morphologischen Grundlagen dieser Eigenschaft erkennbar sind. Spielt das Pigment dabei eine Rolle oder die Hautsinnesorgane, welche in Form von Sinneshaaren weit verbreitet sind? Ich kann an dieser Stelle auf die bezeichneten offenen Fragen nicht eingehen, da sie eine ausführlichere Behandlung erfordern.

4. Das Pigment der Hypodermis und seine Wanderung.

a) Untersuchungsmethode.

Um das Pigment in unverändertem Zustande untersuchen und einwandsfrei feststellen zu können, wie es sich beim Farbenwechsel verhält, mußte ich mich leider einer etwas grausamen Methode bedienen. Ich legte nämlich einem Tier, das mittags seine hellste Farbe angenommen hatte, etwa in der Mitte seines Abdomens einen Faden fest herum und schnitt dann den hinter der Unterbindungsstelle gelegenen Teil des Tieres ab. Von diesem wurde dann sofort ein Stück der Rückendecke des Abdomens entnommen, in physiologischer Kochsalzlösung vorsichtig von den daran haftenden Lappen des Fettkörpers und Tracheen möglichst gereinigt, mit dem Chitin nach unten auf einen Objektträger gelegt und schließlich in physiologischer Kochsalzlösung mittels eines Deckglases und Wachsrandes eingeschlossen. Das Präparat war dann zur Untersuchung fertig und konnte selbst mit starken Immersionssystemen betrachtet werden. Das seines Hinterendes beraubte Tier ertrug die Operation sehr gut, oft ohne jede Reflexbewegung, indem es ruhig in der Stellung verharrte, in welcher es sich gerade befand. In seinen Behälter zurückgebracht, benahm es sich wie ein normales Tier, war nachts

lebhaft, tagsüber bewegungslos. Ein derart operiertes Tier habe ich einmal 2 Tage lang beobachtet, es fraß auch, obwohl natürlich der Kot nicht entleert werden konnte. Ein anderes, halberwachsenes Individuum, dem allerdings nur etwa 2 Segmente vom Hinterende abgeschnitten waren und bei welchem außerdem die Wunde nicht unterbunden wurde, lebte sogar mehrere Wochen; ein Anzeichen, daß Regeneration des Hinterendes eintreten würde, war, wie zu erwarten stand, nicht zu beobachten. Die operierten Tiere nahmen abends wie gewöhnlich die dunkle Farbe an, und in diesem Zustande wurden sie dann getötet und die Hypodermis der Rückendecke des Hinterleibes auf gleiche Weise untersucht. Auch Zwischenstadien der Farbenänderung konnten auf diese Weise beobachtet werden, da die Phasmiden ja so langgestreckt sind, daß leicht dem Abdomen zweimal ein Stück entnommen werden konnte. Eine andere, etwas weniger grausame Methode, nämlich aus der Haut der Tiere einfach kleine Stückchen herauszuschneiden, war nicht brauchbar, weil die Tiere infolge der großen Wunde an Blutverlust bald zugrunde gingen.

Es könnte nun noch fraglich sein, ob die so hergestellten Präparate die Hypodermis wirklich in noch unverändertem, überlebendem Zustande zeigen. Ich bin überzeugt, daß das so ist; denn kleine Muskelchen, die an solchen Hautstückchen anhaften, kontrahierten sich oft noch nach 1—2 Stunden; es wird also wohl auch die Hypodermis kurz nach der Präparation nicht sehr gelitten haben. Andererseits könnte noch eingeworfen werden, daß infolge der intensiven Beleuchtung durch den Kondensor des Mikroskops die Pigmentverteilung bald sich ändert. Das ist aber nicht der Fall, denn Präparate, die eben hergestellt und sofort untersucht wurden, zeigten nach mehreren Stunden, nachdem sie dauernd über dem beleuchteten Kondensor gelegen hatten, dieselbe Pigmentverteilung. Auch unter natürlichen Verhältnissen verläuft ja der Farbenwechsel ziemlich langsam, und nach dem Zeitraum, in dem die Änderung der Pigmentverteilung im Präparat eintreten könnte, hat die in physiologischer Kochsalzlösung liegende Hypodermis offenbar doch so gelitten, daß der Farbenwechsel nun nicht mehr vor sich gehen kann.

Sollte bei einem Tier das Pigment in gefärbten Schnitten studiert werden, so wurde im hellen wie im dunkeln Färbungszustande desselben je ein Stückchen der Hypodermis auf die oben beschriebene Weise zur Kontrolle untersucht, ein anderes aber fixiert (vgl. oben S. 75).

b) Das Verhalten des Pigments in der überlebenden Hypodermis.

Rein grüne Varietät. Am einfachsten verhält sich die Pigmentierung bei rein grünen Tieren. Bei starker Vergrößerung sieht man in der Hypodermis in durchfallendem Licht feinste grüne Pigmentkörnchen, welche äußerst dicht gelagert sind; in den Figg. 11 u. 12 sind sie viel zu groß angegeben. Außerdem sieht man stets hellere, rundliche oder ovale Flecken, in denen die Pigmentkörnchen fehlen oder spärlich sind; es sind das die Hypodermiskerne, wie aus einem Blick auf einen gefärbten Flächenschnitt durch die Hypodermis hervorgeht (Fig. 21 u. 22). Zellgrenzen sind auch in der überlebenden Hypodermis nicht zu erkennen. Ich habe nun niemals beobachtet, daß diese grünen Körnchen zu einer Tageszeit anders angeordnet waren als zu einer andern, wie auch bei den grünen Tieren kein Farbenwechsel vorhanden ist. Es sei kurz bemerkt, daß bei längerem Liegen in Alkohol die grüne Farbe der Hypodermis sich löst, und dann sieht man in ihr statt der grünen Körnchen graue oder graugrüne. Daher ist auch nicht zu erwarten, daß in den Dauerpräparaten das grüne Pigment noch erhalten ist. — Jedes grüne Individuum enthält aber außer dem grünen Pigment noch gelbrotes oder braunes oder vielmehr stets beide zugleich, aber diese sind so spärlich vertreten, daß sie auf die Färbung des Tieres keinen Einfluß ausüben. Ein Stückchen Hypodermis eines grünen Tieres mit verhältnismäßig viel braunem Pigment zeigt Fig. 12; die braunen Körnchen sind zu kleinen Klumpen zusammengeballt, die, wie mittelst der Mikrometerschraube sich feststellen läßt, etwa 10μ unter der Schicht der grünen Pigmentkörnchen liegen. Dabei soll hier wie auch im Folgenden „unten“ stets so viel wie „entfernter von dem Chitin“ heißen; im Präparat liegen die braunen Klümpchen infolge der oben beschriebenen Lagerung desselben natürlich tatsächlich über den grünen Körnchen. Dieses braune Pigment macht nun nachts bei grünen Tieren Lageveränderungen durch, ich will aber darauf ebenso wie auf das ähnlich sich verhaltende gelbrote Pigment hier nicht eingehen, sondern erst bei den braunen Tieren, da bei diesen alles geradeso, aber viel deutlicher verläuft.

Braune Varietäten. Bei den verschiedenen braunen Varietäten spielt das grüne Pigment meist nur eine untergeordnete Rolle, und dafür tritt das gelbrote und braune mehr hervor. Hier ist dann auch die verschiedene Verteilung des Pigments im hellen

bzw. dunklen Zustände besonders auffallend. Das gelbrote Pigment besteht aus Körnchen von ziemlich wechselnder Größe und sehr verschiedener, oft eckiger Form. Einzelne besonders große Körnchen sehen beinahe rot aus, im übrigen ist ihre Farbe im durchfallenden wie im auffallenden Licht gleich. Bei längerem Liegen in Alkohol verschwindet das gelbrote Pigment, ohne daß Spuren davon zurückbleiben. Das braune Pigment besteht aus Körnchen von mehr gleichartiger Größe und annähernd kugliger Form; es hat dunkelsepiabranne Farbe. An manchen Stellen ist dann ferner das oben beschriebene grüne Pigment vorhanden, doch wird seine Stelle meistens durch eine graue oder grau-grüne körnige Masse eingenommen, die überall eine Grundlage für die andern Pigmente abgibt. Vielleicht ist diese graue körnige Substanz nur das Protoplasma, nämlich das der oben genauer beschriebenen äußern Schicht der Hypodermis. Wahrscheinlicher ist es mir, obwohl ich es nicht sicher entscheiden konnte, daß die grauen Körnchen darauf beruhen, daß bei den braunen Varietäten die grünen Pigmentkörnchen zwar noch vorhanden sind, aber ihre grüne Farbe verloren haben. Dafür spricht auch, daß, wie schon erwähnt, nach Alkoholbehandlung die grünen Pigmentkörnchen grau werden. Es bleibt also gewissermaßen von ihnen bei den braunen Varietäten nur ihre ungefärbte Grundsubstanz übrig. Es wäre eine Entscheidung dieser Frage im Hinblick auf die ALTMANN'sche Granulattheorie nicht uninteressant, doch kann ich hier nicht weiter darauf eingehen (s. HEIDENHAIN, 1907, p. 405 ff.). Das gelbrote und das braune Pigment ebenso wie die graue körnige Masse bleiben beim Farbenwechsel, was ihre eigne Farbe anlangt, unverändert. Die grauen Körnchen, die überall und zwar in der äußern Hypodermissschicht, eine dichte Lage bilden, stellen eine Art von Lichtschirm oder ein trübes Medium dar, für Lichtstrahlen nur sehr unvollkommen durchlässig. Das ist von Bedeutung für das Zustandekommen der Farben durch die Pigmente.

Als Beispiel soll das Verhalten des Pigments bei einem Individuum betrachtet werden, das im hellen Zustande hellbraun bis mittelbraun war und auf dem 5. Hinterleibsring einen sehr deutlichen hellen Fleck trug; im allgemeinen war es sonst ziemlich gleichförmig gefärbt. Nachts hatte es eine sehr viel dunklere Farbe und zwar dunkelsepia, wobei hellere und dunklere Stellen miteinander abwechselten. Fig. 13 zeigt die nach dem Leben gezeichnete, für den hellen Zustand typische Pigmentverteilung. Man erkennt einen grauen, körnigen Grund mit hellern Stellen, den Kernen, welche

allerdings oft von dem braunen Pigment verdeckt sind. In derselben Schicht finden sich ferner sehr reichlich gelbrote Pigmentkörner, die ziemlich ausgedehnte Felder von unregelmäßiger Begrenzung bilden. Schließlich sind noch Klumpen brauner Körner vorhanden, ebenso unregelmäßig in Größe und Form. Dieselben sind, wie man durch Gebrauch der Mikrometerschraube feststellen kann, ziemlich dick und liegen etwa 10—20 μ unter dem gelbroten Pigment bzw. der Schicht der grauen Körner, auch deutlich noch unter der Schicht der Kerne. Außer diesen ziemlich scharf begrenzten Klumpen sieht man dazwischen noch lockrere Ansammlungen brauner Körnchen, sogar auch ganz vereinzelt. An andern Stellen sind die braunen Pigmentklümpchen kleiner, so daß der graue Grund und mit ihm das gelbrote Pigment mehr hervortritt. Umgekehrt ist in manchen Bezirken der Hypodermis das braune Pigment viel reichlicher vorhanden, die Klumpen sind größer und zahlreicher. Dadurch werden dann die bei der Beschreibung der Färbungsvarietäten erwähnten schwarzen Flecke verursacht, soweit sie nicht auf einer Färbung des Chitins beruhen. Besonders regelmäßig findet sich ein Kranz dicht gelagerter Pigmentansammlungen um die warzenförmigen Höcker herum, während diese selbst weniger stark pigmentiert sind.

Als das Tier nun allmählich dunkler wurde, sah man an den zur Kontrolle entnommenen Hautstückchen, wie die Pigmentklumpen sich mehr und mehr ausbreiteten. Meistens zeigten sie aber zunächst eine andere Gestalt, sie umgriffen nämlich halbmondförmig die als helle Stellen sichtbaren Kerne (Fig. 14). Dabei lagen sie zwar noch deutlich unter dem gelbroten Pigment, aber etwa auf gleicher Höhe mit den Kernen. Als das untersuchte Exemplar dann ganz dunkel geworden war, hatten sich die vorher kompakten Pigmentklumpen zu Flächen von größerer Ausdehnung ausgebreitet, und die Körnchen lagen dann in einer Schicht mit dem gelbroten Pigment bzw. der grauen Grundlage (Fig. 16). Da nicht alle diese Stadien der Pigmentwanderung — denn um eine solche handelt es sich — überall gleichzeitig durchlaufen werden, so findet man in einem Gesichtsfeld unter dem Mikroskop oft alle oder eine Anzahl der Wanderungsetappen (Fig. 15), wenigstens wenn man die Hypodermis eines solchen Tieres mustert, das noch nicht vollkommen hell oder vollkommen dunkel geworden ist. An einzelnen Stellen war das bisher besprochene Tier heller und besaß hier weniger braunes Pigment. Im Dunkelzustande trat letzteres an diesen Stellen dann weniger hervor,

wenigstens an den im durchfallenden Licht untersuchten Präparaten, was darauf zurückzuführen ist, daß die einzelnen Körnchen weiter auseinander und außerdem in der grauen, wenig durchsichtigen Grundsubstanz eingeschlossen liegen. Die braunen Körnchen umgeben dann gewöhnlich die Felder gelbroten Pigments ringförmig, was wahrscheinlich darauf beruht, daß letztere über den Kernen liegen und das braune Pigment einen Ring um die Kerne bildend nach oben gewandert ist. — Zwei Stadien der Wanderung des braunen Pigments zeigen auch noch Fig. 21 u. 22, gezeichnet nach Flächenschnitten durch die Hypodermis eines ähnlich gefärbten Tieres wie das eben beschriebene. Das gelbrote Pigment ist in diesem Präparat nicht erhalten, wie nach dem auf S. 81 Gesagten zu erwarten stand. — Das gelbrote Pigment zeigte in der im überlebenden Zustande betrachteten Hypodermis des braunen Tieres keine auffallende Lageveränderung beim Übergang vom hellen zum dunklen Zustande, nur eine schwache Ausdehnung der von ihm gebildeten Felder war an manchen Stellen zu bemerken.

Eine sehr charakteristische Farbenänderung machen, wie oben beschrieben wurde, die im Hellzustande hellgelb-braunen Tiere durch, indem sie eine gelbrote Farbe annehmen, ungefähr dieselbe, welche auch das gelbrote Pigment besitzt. Das Verhalten ihrer Pigmente während des Farbenwechsels möge als ein zweites Beispiel ausführlicher geschildert werden. In der lebenden Hypodermis bildet die Grundlage der andern beiden Pigmente die uns bekannte graue, körnige Schicht, welche an manchen Stellen durch grünes Pigment vertreten sein kann, doch soll darauf nicht weiter Bezug genommen werden. Das braune Pigment verhält sich ebenso wie bei der oben beschriebenen Varietät, indem es im Hellzustande Klümpchen bildet, die etwa 20μ unter dem gelbroten Pigment in einer Schicht angeordnet sind. Das braune Pigment ist hier viel spärlicher, die Klümpchen sind kleiner und weniger zahlreich (Fig. 17 u. 18). Dagegen treten die Felder aus gelbroten Körnchen bei dieser Varietät viel stärker hervor, so daß sie an manchen Stellen sogar im Hellzustande als Flächen von großer Ausdehnung ausgebildet sind. Das gelbrote Pigment liegt auch hier zusammen mit der grauen, körnigen Schicht dicht unter dem Chitin. Haben solche Tiere dann ihre dunkelste Farbe angenommen, so ist im durchfallenden Licht das braune Pigment anscheinend verschwunden, doch sieht man die braunen Körnchen bei genauerer Betrachtung namentlich im Umkreis der gelbroten Flecken und in einer Schicht

mit diesen liegend (Fig. 20). Sie befinden sich daher in der trüben, grauen Lage und sind aus diesem Grunde weniger gut sichtbar. Fig. 19 zeigt Zwischenstadien der Wanderung des braunen Pigments von der untern in die obere Schicht der Hypodermis; die Körnchen umfassen bei dieser vertikalen Wanderung, ebenso wie das oben ausführlicher beschrieben wurde, halbmondförmig die Kerne. Gerade über den letztern liegen aber oft die gelbroten Pigmentflecke, so daß die Kerne von diesen oft verdeckt werden. Die Lageveränderung des gelbroten Pigments ist bei dieser Varietät recht deutlich; sie besteht in einer horizontalen Wanderung. Man erkennt aus Fig. 18 und 20 klar, wie dadurch im Dunkelzustande die gelbroten Flecke größer geworden sind.

An diesen beiden Beispielen haben wir das Pigment und sein Verhalten während des Farbenwechsels, soweit die Betrachtung der überlebenden Hypodermis dazu ausreicht, im wesentlichen kennen gelernt. Ich will deshalb auf die übrigen Varietäten von *Dixippus* nicht eingehen, da ich doch nur schon beschriebenes wiederholen müßte. Es sei deshalb nur kurz bemerkt, daß die ganz dunkle, beinahe schwarze Varietät durch sehr reichliches braunes Pigment zustande kommt, während in der Hypodermis der braunroten und roten Varietäten neben reichlich vorhandenem braunem auch sehr viel gelbrotes Pigment sich findet. Überall, wo überhaupt Farbenwechsel beobachtet wurde, sah man die beschriebene Wanderung der braunen und gelbroten Pigmentkörnchen.

c) Das Verhalten des Pigments nach Untersuchung von Schnittpräparaten.

Noch deutlicher als durch die Untersuchung der lebenden Hypodermis ist die Wanderung des braunen Pigments, das die Hauptrolle beim Farbenwechsel spielt, an gefärbten Querschnitten durch die Hypodermis zu erkennen. Dagegen ist in solchen Präparaten infolge des bei ihrer Herstellung verwendeten Alkohols das gelbrote Pigment gar nicht mehr erhalten, von dem grünen sind möglicherweise nur graue Granula übrig geblieben, wie oben besprochen wurde. Doch hat das nicht allzu viel zu bedeuten, da schon festgestellt werden konnte, daß das grüne Pigment seine Lage nicht verändert und das gelbrote nur eine Wanderung in horizontaler Richtung durchmacht, indem die einzelnen Ansammlungen sich bald flächenhaft ausdehnen, bald zusammenziehen.

Als Beispiel sollen Querschnitte durch die Haut eines braunen

Tieres betrachtet werden. Dieses war zu der Zeit, als das zunächst zu besprechende Hautstück von ihm abgetrennt und fixiert wurde, ganz hellbraun; außer den dunklen Punkten, welche auf der Färbung des Chitins beruhen, waren noch andere dunkle Stellen sichtbar. In der lebenden Hypodermis war außer den grauen Granula und spärlichem gelbrotem Pigment noch braunes in der für den Hellzustand charakteristischen Anordnung vorhanden. Fig. 23 zeigt einen stark vergrößerten Querschnitt durch dieses Hautstück; von dem Chitin, das mehr als doppelt so dick wie die Hypodermis ist, wurde nur der unterste Teil angegeben. Basal in der Hypodermis liegen Anhäufungen der rundlichen braunen Pigmentkörnchen; erstere haben, körperlich vorgestellt, etwa linsenförmige Gestalt. An andern Stellen allerdings haben die Pigmentklümpchen wieder eine ganz andere Form (vgl. unten). Über jeder Pigmentanhäufung liegt ein Kern. Die einzelnen Körnchen in der obern Schicht der Hypodermis sind möglicherweise beim Schneiden vom Mikrotommesser dahin verschoben worden, es kann aber auch ihre Lage die natürliche sein, da einzelne Pigmentkörnchen so auch in der lebenden Hypodermis angetroffen wurden. Fig. 24 ist nach einer andern Stelle desselben Präparats gezeichnet, zeigt also ebenfalls die Tagstellung des Pigments. Es ist hier aber offenbar einer der dunklern Flecke getroffen, denn es ist so ziemlich die reichstpigmentierte Stelle, die ich in diesem Präparat finden konnte. Auch hier entspricht jedem Kern eine Pigmentanhäufung, und jede derselben besteht erstens aus einem dichten Klumpen unterhalb des Kernes und zweitens aus mehr zerstreut um den letztern herum liegenden Körnchen; zuweilen findet sich sogar über dem Kern eine dichtere Ansammlung. Es ist leicht ersichtlich, daß eine solche starke Pigmentanhäufung bei Oberflächenansicht der Hypodermis sich als dunkler Fleck geltend machen muß. Im allgemeinen genommen kommt reichlicher Gehalt an braunem Pigment in zweifacher Weise zustande: entweder liegen die Kerne in der Hypodermis dichter und daher auch die ihnen entsprechenden Pigmentklumpen, oder die einzelnen Ansammlungen von braunen Körnchen sind größer, so wie in dem eben besprochenen Fall; dann findet ein Teil der letztern auch keinen Platz in der untern Hypodermissschicht. Es ist leicht verständlich und auch aus Fig. 24 abzulesen, daß an diesen Stellen die Körnchen wenigstens zum Teil ring- oder halbmondförmig um den Kern angeordnet sein müssen. So wie das an den besonders

pigmentreichen Stellen dauernd der Fall ist, findet man es an den andern während der Wanderung des Pigments an die Oberfläche.

Der Rest des Tieres wurde fixiert, als dasselbe sich im Dunkelzustande befand und ganz dunkelbraun war mit einigen hellern Stellen. Die mikroskopische Untersuchung der lebenden Hypodermis ergab das zu erwartende Bild: die Körnchen hatten sich über die Kerne begeben und bildeten nun flächenhaft ausgebreitete Ansammlungen. Die Querschnittsbilder (Fig. 25) entsprachen dem auch vollkommen. Nur ausnahmsweise sieht man in den untern Teilen der Hypodermis einzelne Körnchen, die große Mehrzahl derselben liegt nun dicht unter dem Chitin. Sie bilden keine gleichmäßige Schicht, sondern es wechseln Stellen, an denen sich ganze Pigmentklümpchen befinden, mit solchen ab, an denen die Körnchen weniger dicht liegen oder sogar ganz fehlen; daß es so sein muß, war wieder nach der Untersuchung der überlebenden Hypodermis zu erwarten. Auch in diesem Zustande der Pigmentverteilung fehlt da, wo keine Schrumpfung eingetreten ist, jede Andeutung von Zellgrenzen.

Wie verhält sich nun die Wanderung des braunen Pigments während des Häutungsprozesses? Es ist fraglos, daß die Hypodermiszellen, da sie die Fähigkeit der Chitinbildung besitzen, hochgradig differenziert sind. Verträgt sich nun mit der Funktion, die Chitincuticula abzuscheiden, auch die andere, die Pigmentwanderung?

Fig. 26 ist nach einem Querschnitt durch die Haut eines *Dixippus* angefertigt, welcher sich gerade im Häutungsprozeß befand. Äußerlich war das schon daran zu erkennen, daß die Färbung an vielen Stellen etwas weißlich aussah, wohl deswegen, weil das Pigment nicht mehr durch die teilweise abgehobene alte Cuticula hindurchschimmern konnte. Von außen nach innen folgt zuerst die alte, schon abgehobene Cuticula, die deutlich aus zwei, durch die Färbung voneinander unterschiedenen Schichten besteht. Auf der äußern Fläche trägt sie dicht gestellte, kleine, buckelförmige Erhöhungen, die übrigens auch in Flächenansichten hervortreten. Nach innen ist sie abgeschlossen durch eine mit Hämatoxylin färbbare dünne Schicht einer Substanz, die sich auch in Form von Fäden und Lamellen im Zwischenraum zwischen altem und neuem Chitin findet. Es handelt sich dabei wohl um die mehrfach beschriebene Häutungsflüssigkeit. Weiter folgt dann die neue Cuticula, die im Präparat etwas von der Hypodermis abgehoben, in der Zeichnung aber der Raumersparnis und Übersichtlichkeit halber dieser anliegend ge-

zeichnet wurde. Auch sie läßt schon eine äußere und eine innere Schicht erkennen; die erstere trägt auch schon die Buckel. Die innere Schicht ist noch beträchtlich dünner als die äußere, während das an der alten Cuticula umgekehrt sich verhält. Schon daraus ist zu ersehen, daß der Prozeß der Chitinbildung noch nicht beendet ist. Darunter folgt dann die Hypodermis, die hier geradeso aussieht wie bei Tieren, die sich nicht in Häutung befinden. Im genauern habe ich auf den Häutungsprozeß hier nicht einzugehen.

Zweifellos ist also die Hypodermis dieses Tieres gerade im Begriff gewesen Chitin zu bilden, und trotzdem verlief die den Farbenwechsel hervorrufende Pigmentwanderung in ihr geradeso wie zu andern Zeiten. Denn das geht aus einer Vergleichung der Fig. 27 mit Fig. 26 hervor, die nach Querschnitten durch das beschriebene Tier, einmal im Hellzustande, das andere Mal im Dunkelzustande fixiert, angefertigt waren. In Fig. 27 wurde der Raumerparnis halber die alte Cuticula nicht eingezeichnet, die neue hat sich an der abgebildeten Stelle noch nicht in die beiden Schichten differenziert. In dieser Abbildung ist die Tagesstellung des Pigments zu sehen; es befindet sich basalwärts, aber nicht in so niedrigen linsenförmigen Ansammlungen, wie das oben beschrieben wurde, sondern in längliche Stränge angehäuft. Das ist aber überall der Fall, wo die Hypodermiszellen hoch sind. Fig. 26 zeigt dagegen die braunen Pigmentkörnchen in Nachtstellung, d. h. dicht unter der eben sich neubildenden Chitindecke. Nur eine ganz dünne Schicht von Plasma unmittelbar unter derselben ist pigmentfrei. Die Stränge von zerstreuter liegenden Körnchen zeigen zweifellos die Bahnen an, auf welchen das Pigment wandert. (An diesem Tier war natürlich trotz der Häutung auch äußerlich der Farbenwechsel sichtbar; Dunkelzustand: fast schwarz mit einigen braunroten Stellen; Hellzustand: braun von mittlerer Dunkelheit mit noch dunklern Flecken. Im Leben war außer dem braunen noch gelbrotes Pigment vorhanden.)

5. Das Zustandekommen der Färbung und des Farbenwechsels durch das Pigment und seine Wanderung.

Zusammenfassung der Lagerung und Wanderung der Pigmente. Das grüne Pigment bleibt unveränderlich in dem obern (äußern) Teil der Hypodermis liegen, d. h. über den Kernen und zum Teil auch auf gleicher Höhe mit diesen. Wo es fehlt, wird es ersetzt durch eine ebenso gelagerte graue, körnige Schicht. Das gelbrote Pigment liegt ebenfalls in dem obern Teil der Hypo-

dermis, als flächenhafte Ansammlungen von Körnchen. Diese besitzen die Fähigkeit einer Wanderung im horizontalen Sinne, so daß also die Ansammlungen sich weiter der Fläche nach ausdehnen können. Es ist nicht klar, ob die einzelnen Gruppen gelbroten Pigments zu bestimmten Kernen gehören. Die braunen Pigmentkörner machen die ausgiebigste Wanderung durch. Während des Hellzustandes der Tiere befinden sie sich in Tagstellung im untersten Teil der Hypodermis und bilden dort Klumpen verschiedener Form. Meist läßt sich nachweisen, daß je ein solcher Haufen brauner Körner einem Kern entspricht. Wenn die Tiere in den Dunkelzustand übergehen, wandert das braune Pigment in seine „Nachtstellung“. Da die Pigmenthaufen mehr oder weniger gerade unter einem Kern liegen, so geschieht das in der Weise, daß die Körnchen eines Haufens dicht an der Oberfläche des über ihnen liegenden Kernes in die Höhe wandern; zu gewissen Zeiten umfassen sie daher denselben ring- oder halbringförmig. Sind sie in den oberen Teil der Hypodermis gelangt, so breiten sich die zu einer Ansammlung gehörigen Körnchen flächenartig in gleicher Höhe mit den grünen bzw. grauen und gelbroten Körnchen aus, wobei aber die einzelnen Ansammlungen mehr oder weniger deutlich getrennt bleiben. Beim Hellwerden der Tiere machen sie die gleiche Wanderung wieder rückläufig durch. Diese Anordnung des braunen Pigments scheint nur da eine Änderung zu erfahren, wo es sehr reichlich vorhanden ist und daher einzelne oder ganze Ansammlungen von Körnchen sich auch während des Hellzustandes des Tieres über den Kernen befinden.

Grüne Varietät. Rein grüne Tiere verdanken ihre Farbe dem Vorhandensein von grünem Pigment, das, unmittelbar unter dem Chitin liegend, durch dasselbe hindurch grüne Lichtstrahlen diffus zurückwirft. Es scheint auf den ersten Blick nicht unmöglich, daß auch das Blut bei der Färbung dieser Varietät eine Rolle spielt, da es ebenfalls sehr intensiv grün gefärbt ist. Das ist aber nicht der Fall, denn ein herausgeschnittenes Hautstück eines solchen Tieres sieht noch ebenso grün aus wie vorher, als seine Innenfläche von Blut umspült war. Damit ein Tier wirklich rein grün erscheint, darf dann das braune und gelbrote Pigment nur in ganz geringen Mengen vorhanden sein, so daß es nicht zur Geltung kommen kann; denn vollkommen fehlt es auch bei den ganz rein grünen Tieren nicht. Da das grüne Pigment die Fähigkeit der Lageveränderung nicht besitzt und die beiden andern Pigment-

sorten weder in ihrer Tages-, noch in ihrer Nachtstellung äußerlich zur Wirkung gelangen, so behalten, wie auch schon oben erwähnt, die grünen Tiere stets die gleiche Farbe bei. Wenn aber ein grünes Tier braune Flecken besitzt oder z. B. eine gelbbraune Unterseite des Thorax, so machen diese Stellen einen Farbenwechsel durch, der auf den gleichen Ursachen, der Wanderung des hier vorhandenen gelbroten oder braunen Pigments, beruht wie die Farbenänderung bei den nun zu besprechenden braunen Varietäten.

Braune Varietäten. Die verschiedenen braunen Varietäten bekommen ihre Färbung alle hauptsächlich durch gelbrotes und braunes Pigment; daneben kann aber stellenweise grünes noch so reichlich vorhanden sein, daß auch dieses noch zur Geltung kommt. Außerdem spielt die graue, körnige Schicht eine wichtige Rolle beim Mechanismus des Farbenwechsels. Je nach dem Mengenverhältnis von braunem, gelbrotem und grünem Pigment variiert die Färbung.

Die von hell- oder mittelbraun zu dunkelbraun (eventuell mit rötlichem Ton) abändernden Tiere verdanken ihre Farbe vor allem dem braunen Pigment. Ist dasselbe basal in der Hypodermis in Klumpen zusammengeballt, so kommt es nur wenig oder gar nicht zur Geltung, da die über ihm liegende graue Körnerschicht einen Lichtschirm bildet, der das Licht diffus zurückwirft. Daher gelangt bis zu dem braunen Pigment nur wenig Licht, und die von ihm zurückgeworfenen Strahlen können auch nur zum kleinern Teil den Lichtschirm ein zweites Mal durchsetzen. Ist aber das braune Pigment in Nachtstellung dicht unter der Cuticula gelagert, also zum Teil über, zum Teil auf gleicher Höhe mit den grauen Körnern, so wird das Tier braun erscheinen müssen, und zwar verschieden dunkel je nach der Menge des braunen Pigments. Außerdem wirkt aber bei den braunen Varietäten das gelbrote Pigment mehr oder weniger stark mit, und zwar in Tagstellung wie in Nachtstellung, da es dauernd vor dem Lichtschirm liegt. Es wird aber in letzterer Stellung, sobald es sich flächenhaft ausgedehnt hat, mehr zur Geltung kommen müssen. Bei den hell gelbbraunen Tieren, die nachts gelbrot werden, verhält es sich genau ebenso, nur ist das braune Pigment so spärlich, daß es das gelbrote mit seiner Farbe, wenn es in die Höhe gewandert ist, nicht überdeckt.

Im Prinzip ist der Mechanismus des Farbenwechsels bei *Dixippus* nicht so sehr verschieden von dem, wie er von andern Tieren mit Farbenwechsel, z. B. vom Chamäleon, bekannt geworden

ist. Hier haben vor allem die Arbeiten von BRÜCKE (1851) und POUCHET (1876) Aufklärung gebracht. Halten wir uns an die spätere, die BRÜCKE'schen Untersuchungen ergänzenden Ergebnisse von POUCHET, so können wir die morphologischen Grundlagen des Farbenwechsels beim Chamäleon kurz zusammenfassen als ein gelbliches und ein farbloses Pigment über und ein schwarzes und ein rotes Pigment unter einem weißen Lichtschirm. Hauptsächlich die Lageveränderung des schwarzen ist es, die den Farbenwechsel beim Chamäleon bedingt, denn es kann vom Lichtschirm ganz verdeckt sein oder durch diesen und die gelblichen und farblosen Pigmente hindurchschimmern oder, wenn es ganz weit vorgedrungen ist, diese überdecken. Also hier wie dort ein Lichtschirm, der weißes oder graues Licht reflektiert, ferner ein gelbliches Pigment, vor oder wenigstens in gleicher Höhe mit dem Lichtschirm, und ein dunkles Pigment, das zeitweise vom Lichtschirm ganz verdeckt ist, zu andern Zeiten mehr oder weniger stark zur Geltung kommt, nämlich dann, wenn es über den Lichtschirm wandert. Beim Chamäleon spielt sich aber das alles in der Cutis ab, es kommen mehrere übereinander liegende Zellschichten in Betracht, während bei *Dixippus* dasselbe von einer einzigen Zellenlage erreicht wird. Allerdings ist auch das Farbenspiel des Chamäleons ungleich reicher als das unseres Objekts.

„Unveränderliche“ Varietäten und Zeichnung. Es ist oben ausgeführt worden, daß bei *Dixippus* außer der grünen auch noch andere Varietäten vorkommen, welche keinen oder richtiger nur einen wenig auffallenden Farbenwechsel zeigen oder bei denen er längere Zeit ganz unterbleibt. Es gehören hierher einmal die gelbroten oder braungelben Tiere, welche am Tag und in der Nacht ziemlich gleichgefärbt sind; deren Unveränderlichkeit beruht darauf, daß ihr gelbrotes Pigment so reichlich vorhanden ist, daß es in der Tagstellung nicht viel weniger wirksam ist als in der Nachtstellung und daß das braune Pigment gleichzeitig verhältnismäßig spärlich ist, so daß es neben dem rotgelben auch in Tagstellung nicht hervortritt. Die unveränderlichen ganz dunklen Varietäten besitzen so reichlich dunkles Pigment, daß es auch am Tage sich nicht vollständig von dem Chitin zurückziehen kann; in andern Fällen hat die Unveränderlichkeit ihrer Farbe, wie ich annehmen muß, einen physiologischen Grund, in dem eben die Wanderung des braunen Pigments einmal längere Zeit unterbleibt. Denn anders ist es nicht zu erklären, daß manche Tiere, nachdem sie einige Tage hindurch un-

verändert schwarz waren, dann auf einmal tags heller als vorher sind. Ähnlich verhält es sich mit dem Zustandekommen der dunklern, nicht auf Färbung des Chitins beruhenden Flecken, welche namentlich im Hellzustande als „Zeichnung“ auf einem hellern Grund hervortreten. Zum Teil ist auch der Reichtum des Pigments an den betreffenden Stellen die Ursache ihres Vorhandenseins, während sie in andern Fällen aber hauptsächlich darauf zu beruhen scheinen, daß an bestimmten Stellen das dunkle Pigment sich nicht vollständig von dem Chitin zurückzieht.

6. Allgemeines über die Pigmentwanderung.

Dixippus morosus ist, soviel mir bekannt, das einzige Tier, bei dem der rasche Farbenwechsel auf einer Wanderung des Pigments innerhalb der einzelnen Zellen der Hypodermis, also des ectodermalen Körperepithels, verläuft. Doch scheint mir eine Beobachtung von DE SINÉTY (1901) dafür zu sprechen, daß eine solche Pigmentwanderung auch sonst noch vorkommt. Er beschreibt nämlich (seine Figuren beziehen sich auf *Leptynia attenuata*), daß bei den Phasmiden die in den Hypodermiszellen eingeschlossenen Pigmentkörnchen an dem der Basalmembran zugekehrten Zellende liegen und sich in Form schlanker Stränge gegen die Cuticula hinstrecken. Bei der ganz jungen Larve fand DE SINÉTY aber gerade die umgekehrte Lage, die Körnchen befinden sich unmittelbar unter dem Chitin. Wie schon aus seiner hier mitgeteilten Beschreibung hervorgeht, bringt DE SINÉTY diese Verlagerung des Pigments mit einem raschen, öfters eintretenden Farbenwechsel nicht in Zusammenhang. Ich halte es durchaus für möglich, daß eine solche Pigmentverlagerung, dadurch, daß sie wenigstens einige Male und langsam im Leben eines Insects eintreten kann, diesem gestattet sich an die Farbe der Umgebung anzupassen, in welcher es gerade sein Leben verbringen muß. Ich bin aber auch überzeugt, daß noch mehr Fälle von raschem, öfters eintretendem Farbenwechsel bei Insecten bekannt werden, insbesondere voraussichtlich bei den Orthopteren, bei denen Schutzfärbung eine so allgemein verbreitete Eigenschaft ist, und dann wird sich der bei *Dixippus* vorkommende Mechanismus des Farbenwechsels wohl noch öfters verwirklicht finden. Denn die Fähigkeit des Farbenwechsels muß sich erst entwickeln und natürlicherweise aus den Eigenschaften, die schon vorher vorhanden sind. Da bei den Insecten das Pigment nun, abgesehen von dem Chitin, hauptsächlich an die Hypodermis gebunden

ist, wird diese der Ort werden, an welchem die Fähigkeit der Pigmentwanderung sich entwickeln wird. Bei andern Tieren, z. B. den Vertebraten, sind es dagegen die allgemein verbreiteten, in der Cutis gelegenen Pigmentzellen, die zur Herstellung eines Farbenwechsels beim Entwicklungsprozeß der Art verwendet werden.

Eine sehr wichtige Frage gilt es noch zu entscheiden: wie kommt die Verlagerung der Pigmentkörnchen in den Hypodermiszellen von *Dixippus* zustande? Auf einer Kontraktion der Zelle kann das nicht beruhen, sondern es sind nur zwei Möglichkeiten vorhanden. Entweder findet in ihrem Plasma eine Strömung statt, welche die sich passiv verhaltenden braunen Körnchen am Tage im basalen Teil der Hypodermis zusammenballt, in der Nacht aber unter dem Chitin in einer flächenhaften Anordnung ausbreitet. Zu gleicher Zeit müßte dann diese Plasmaströmung das gelbrote Pigment in einer andern, der oben beschriebenen Weise verlagern und außerdem das grüne Pigment bzw. die grauen Körnchen an ihrem Platze lassen. Daß das so ist, erscheint wenig wahrscheinlich. Oder die braunen Pigmentkörnchen müßten selbst die Fähigkeit zur Wanderung besitzen, ebenso wie die gelbroten. Es dürfte sich kaum eine Untersuchungsmethode finden lassen, die eine sichere Entscheidung über diese Frage bringen könnte. Ist ja doch dieselbe Frage auch mit der Verlagerung des Pigments in den verzweigten Chromatophoren verknüpft, und obwohl diese sich viel besser im Leben untersuchen lassen als die Hypodermiszellen, ist diese Frage auch hier noch nicht von allen Autoren gleich beantwortet worden. Die Untersuchungen von SOLGER (1889, 1890), BALLOWITZ (1893) und ZIMMERMANN (1893) an den Chromatophoren der Fische scheinen allerdings bestimmt zu zeigen, daß die Pigmentkörnchen derselben in dem unverändert liegen bleibenden Protoplasma aus- und wieder zurückströmen. Eine große Ähnlichkeit mit der Wanderung des braunen Pigments in der Hypodermis von *Dixippus* hat die Pigmentwanderung im Auge vieler Tiere, doch würde es mich zu weit führen, wenn ich auch darauf einginge.

V. Physiologie des Farbenwechsels.

1. Literatur.

Im ersten Kapitel dieser Arbeit habe ich beschrieben, daß *Dixippus morosus* tagsüber in Schutzstellung unbeweglich verharret

und nur nachts sich bewegt; in Übereinstimmung mit den Angaben von STOCKARD habe ich ferner nachgewiesen, daß dieser Wechsel zwischen Ruhe und Beweglichkeit kein von innern Ursachen abhängiger periodischer Prozeß ist, sondern vom Wechsel der Beleuchtung reguliert wird; Dunkelheit oder Beleuchtung veranlassen die Tiere sich zu bewegen oder Schutzstellung einzunehmen, einerlei zu welcher Tageszeit sie eintreten. Ich hatte deshalb von vornherein erwartet, daß auch der Farbenwechsel in der gleichen Weise unmittelbar von Lichtreizen reguliert wird. Die Autoren, welche sich mit *Dixippus* befaßt haben, scheinen das ebenfalls angenommen zu haben; allerdings hat weder DE SINÉTY noch MEISSNER sich klar darüber ausgesprochen, und beide sind der Frage auch gar nicht näher getreten. Die vorgefaßte Meinung, daß die Lichtreize den Farbenwechsel von *Dixippus* regulieren, gründete sich auch auf das, was wir über die ursächlichen Momente des Farbenwechsels von andern Tieren wissen. Bei den Krebsen, Cephalopoden und Vertebraten spielen bekanntlich verschiedene Reizarten die Rolle des auslösenden Faktors; Licht-, Tast- und thermische Reize sind die wichtigsten derselben. Deren Angriffspunkte sind entweder die Chromatophoren selbst, die darauf direkt oder durch Vermittlung eines Reflexbogens reagieren, oder andere Stellen, für die Lichtreize die Augen, für die Tastreize z. B. der Cephalopoden die Saugnapfe. Abgesehen von gewissen Ausnahmen, die wir später eingehend besprechen müssen, wird der Farbenwechsel dieser Tiere also nur von den genannten oder andern von außen einwirkenden Reizen ausgelöst. Es kann vorkommen, daß ein bestimmter Reiz nicht die von ihm gewöhnlich ausgeübte Wirkung hat; das beruht dann aber darauf, daß die gleichzeitige Wirkung eines andern Reizes stärker ist als jene. Ich darf mir ersparen, an dieser Stelle eingehender auf die Literatur über die Physiologie des Farbenwechsels bei den Tieren einzugehen; denn soweit sich in ihr Vergleichspunkte mit meinen Ergebnissen finden, werde ich die bisherigen Angaben weiter unten berücksichtigen.

Zunächst soll beschrieben werden, wie der Farbenwechsel bei *Dixippus* unter natürlichen Bedingungen verläuft. Daran schließt sich die Behandlung der einzelnen Reizarten, welche vermutungsweise dabei wirksam sein können. Alle oben beschriebenen Farbenvarietäten wurden daraufhin geprüft, wobei sich ergab, daß sie sich alle gleich verhalten. Das ist ja auch verständlich; denn bei allen beruht der Farbenwechsel auf denselben Vorgängen, der hori-

zontalen Wanderung des gelbroten, und der mit einer horizontalen verbundenen vertikalen Wanderung des braunen Pigments, und ihre Verschiedenheit ist nur durch verschiedene Menge und Anordnung der 3 Pigmentarten sowie der grauen als Lichtschirm dienenden körnigen Masse bedingt.

2. Beschreibung des zeitlichen Verlaufes des Farbenwechsels unter natürlichen Bedingungen.

Unter „natürlichen Bedingungen“ verstehe ich hier, daß die auf ihren Farbenwechsel untersuchten Individuen sich in ihren Behältern (zylinderförmigen, mit einer Glasplatte bedeckten Gläsern), in denen sich einige Efeublätter befanden, dem natürlichen Wechsel von Tageslicht und nächtlicher Dunkelheit ausgesetzt waren; es wurde vermieden, daß sie in direktem Sonnenlicht standen. Die Temperatur wechselte dabei beträchtlich, der Feuchtigkeitsgrad war aber in der Regel wohl ziemlich konstant und zwar hoch, weil die Gläser gut bedeckt waren und frischer Efeu sich in ihnen befand. Da sich die Beobachtung über eine längere Zeit erstreckte — von Ende Dezember bis Anfang April — so waren die Tage anfangs kürzer, später länger als die Nächte. Wie schon oben erwähnt, wurde die Färbung mit Hilfe von Farbenmustern kontrolliert. Als „dunkel“ bezeichne ich im Folgenden die dunkelsten Töne, die ein Tier annahm, als „hell“ die hellsten, und wenn ein Individuum weder ausgesprochen dunkel, noch deutlich hell gefärbt war, wird das durch die Bezeichnung „mittel“ ausgedrückt.

Zur Orientierung soll zunächst das Verhalten eines einzelnen Tieres geschildert werden; das als Beispiel gewählte war im hellsten Zustande hell gelbbraun, im dunkelsten gelbrot (genau wie Fig. 3 a u. 3 b). Der helle Zustand war z. B. am 26. Dezember morgens 10¹/₂ Uhr zu beobachten und dauerte, wie mehrere Kontrollen zeigten, den ganzen Tag durch an. Um 5¹/₄ Uhr war die Dämmerung soweit eingetreten, daß gewöhnliche Druckschrift gerade noch gelesen werden konnte; zu dieser Zeit hatte das Tier schon die dunkelste Färbung angenommen. Gegen 7 Uhr abends war es noch ebenso dunkel, dagegen nachts um 11 Uhr etwas, aber nicht viel, heller geworden. Es muß bemerkt werden, daß einige Zeit vorher Mondschein eingetreten war, der bis morgens etwa um 6 Uhr dauerte. Dann wurde das Individuum wieder ganz dunkel, und behielt diese Farbe während der Morgendämmerung und ersten Stunden des Tages bei; erst um 10¹/₂ Uhr, also etwa 2¹/₂ Stunden nach Be-

ginn des hellen Tages, war es wieder ebenso hell geworden wie am Tage zuvor. Am 29. Januar war dasselbe Tier morgens gegen 9 Uhr schon ziemlich hell, ebenso den ganzen Tag hindurch; es wurde um 6 Uhr gelbrot und behielt diese Farbe die ganze Nacht hindurch, am folgenden Morgen begann es sich schon bald nach 7 Uhr, als es noch beinahe Nacht war, aufzuhellen, und war um 9 Uhr und den ganzen Tag hindurch hell, und zwar heller als am vorhergehenden Tage. Am 20. Februar wurde es den ganzen Tag (von 12 Uhr mittags ab) hindurch hell befunden, nahm nun erst zwischen 7 und 8 Uhr abends die dunkle Farbe an, die es die Nacht hindurch behielt. Noch morgens um 7³/₄ Uhr am folgenden Tag, als das Tageslicht längst angebrochen war, war es noch mitteldunkel und hellte sich dann allmählich auf. Ein anderes Exemplar der gleichen Varietät, das sich ganz ebenso verhielt, soweit es beobachtet wurde, war am 21. März den ganzen Tag (von Mittag an kontrolliert) hell, wurde erst nach 8 Uhr ganz dunkel und hellte sich am folgenden Morgen von 6 Uhr an bis 9 Uhr allmählich wieder auf. Die ganze Nacht hindurch war es gleichmäßig dunkel gewesen, relativ viel andere, unter gleichen Bedingungen weilende Exemplare waren aber mittel oder hell; dabei ist zu bemerken, daß das Zimmer, in dem die Tiere standen, diesmal anderer Versuche halber schwach erleuchtet war.

Es möge jetzt zur Ergänzung der zeitliche Verlauf des Farbenwechsels von 12 Individuen verschiedener Varietäten geschildert werden; sie wurden einen ganzen Tag hindurch alle drei Stunden, morgens und abends aber noch einmal dazwischen kontrolliert (Tabelle 1).

Über die im Folgenden mitgeteilten Tabellen sei bemerkt, daß „hell“, „mittel“ und „dunkel“ die oben näher angegebene Bedeutung haben. Es ist nur die Gesamtzahl der Individuen angegeben, welche sich im gleichen Färbungszustand befanden, während in den ursprünglichen Tabellen der Farbenwechsel jedes einzelnen Tieres notiert wurde. Von den 3 Zahlen, welche die Menge der zu einer bestimmten Zeit hell, mittel oder dunkel gefärbten Tiere angeben, ist die größte fettgedruckt, so daß schon aus der von diesen Zahlen gebildeten Kurve der Verlauf des Farbenwechsels zu ersehen ist. Um die Dauer des Tages und der Nacht kurz in den Tabellen anzugeben, sind die Minutenzahlen der Angaben für diejenigen Beobachtungszeiten, während welcher vollständige Nacht herrschte, unterstrichen (falls nichts anderes dabei bemerkt ist).

Tabelle 1.

16. Januar	hell	mittel	dunkel
12 ⁰⁰ Mittag	10	1	1
3 ⁰⁰ p. m.	7	4	1
6 ⁰⁰ p. m.	—	4	8
7 ⁰⁰ p. m.	—	—	12
9 ⁰⁰ p. m.	—	5	7
12 ⁰⁰ Mitternacht	1	3	8
3 ⁰⁰ a. m.	—	6	6
6 ⁰⁰ a. m.	—	3	9
8 ⁰⁰ a. m.	3	8	1
9 ⁰⁰ a. m.	7	4	1
12 ⁰⁰ Mittag	8	3	1
3 ⁰⁰ p. m.	10	2	—

Die folgende Tabelle zeigt das Verhalten derselben Tiere (5 waren ausgeschaltet oder gestorben) etwa 2 Monate später.

Tabelle 2.

21. März	hell	mittel	dunkel
12 ⁰⁰ Mittag	7	—	—
3 ⁰⁰ p. m.	7	—	—
6 ⁰⁰ p. m.	4	2	1
9 ⁰⁰ p. m.	—	—	7
12 ⁰⁰ Mitternacht	—	—	7
3 ⁰⁰ a. m.	2	3	2
6 ⁰⁰ a. m. *)	1	5	1
9 ⁰⁰ a. m.	7	—	—
12 ⁰⁰ a. m.	7	—	—

*) Dämmerung eingetreten.

Es muß bemerkt werden, daß ich natürlich weit mehr als diese 12 Tiere in der beschriebenen Weise kontrolliert habe, auch wurden alle Exemplare, die unter abgeänderten Beleuchtungs- oder andern Bedingungen gehalten wurden, zuerst bei normalen Verhältnissen auf den zeitlichen Ablauf ihres Farbenwechsels untersucht. Es ergab sich stets ein ähnliches Ergebnis.

Aus den mitgeteilten Beobachtungen geht hervor, daß der Farbenwechsel von *Dixippus* periodisch ist, und zwar verschiebt sich der Zeitpunkt des Wechsels zwischen Hell- und Dunkelzustand mit dem Zeitpunkt des Tag- und Nachtanbruches. Am 16. Januar

war die Mehrzahl schon abends um 6 Uhr dunkel, am 21. März dagegen um dieselbe Zeit noch hell; ähnlich verhielt es sich am Morgen, wenn auch hier die mitgeteilte Tabelle gerade eine Unregelmäßigkeit zeigt, die gleich besprochen werden soll. Es geht nämlich aus der Beschreibung des Verhaltens des einzelnen Tieres sowie aus den Tabellen auch hervor, daß die Periodizität des Farbenwechsels nicht ganz regelmäßig ist. Es kommen häufig Ausnahmen vor, und diese zeigen sich in verschiedener Weise. Manchmal wird ein Tier einen oder auch mehrere Tage hindurch nicht ganz so hell wie vorher oder später; ein Beispiel ist oben erwähnt. Oder es hellen sich zuweilen manche Tiere am Morgen zu spät auf oder werden am Abend zu spät dunkel oder umgekehrt. Manchmal werden einige ohne erkennbare Ursache nachts auf kurze Zeit heller oder tags dunkler, während in andern Fällen eine äußere Ursache (mondhelle Nacht) erkennbar ist; die Aufhellung relativ vieler Tiere nachts um 3 Uhr, die aus Tabelle No. 2 zu ersehen ist, beruht auf einer oben schon erwähnten schwachen künstlichen Beleuchtung des Zimmers (siehe unten). Und schließlich sind mir auch mehrfach Tiere, namentlich solche, die der hellgelbbraunen-gelbroten oder der im Dunkelzustande ganz schwarzen Varietät angehören, begegnet, welche einige Tage hindurch gar keinen Farbenwechsel zeigten, dann aber ohne erkennbare Ursache plötzlich denselben sehr regelmäßig durchliefen.

Trotz dieser Ausnahmen kann es aber nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß in der Regel der Farbenwechsel periodisch und zwar synchron mit dem Wechsel zwischen Tageslicht und Nacht erfolgt.

3. Der Einfluß der Temperatur, der Feuchtigkeit und einiger anderer äußerer Faktoren auf den Farbenwechsel.

Es ist zunächst zu untersuchen, ob die beschriebene Periodizität des Farbenwechsels davon abhängt, daß der letztere reflektorisch von äußern Reizen ausgelöst wird, welche periodisch wiederkehren. Zuerst wird man dabei an das Licht denken, dessen Wirksamkeit man sich etwa so vorstellen könnte, daß das Aufhören der Beleuchtung die Verdunklung der Tiere, das Eintreten der Beleuchtung ihr Hellwerden veranlaßt. Außerdem können aber noch einige andere Reizarten in Betracht kommen, mit welchen wir uns zuerst beschäftigen wollen.

Thermische Reize, welche auf *Dixippus* einwirken, besitzen insofern eine Periodizität, welche mit der des Farbenwechsels zusammenfällt, als nachts im allgemeinen eine niederere Temperatur als am Tage herrscht. Ein einfacher Versuch zeigte aber, daß der Temperaturwechsel jedenfalls keinen konstanten und deutlichen Einfluß auf den Farbenwechsel ausübt. 5 Tiere wurden aus einem Raum, dessen Temperatur $+20^{\circ}$ C betrug, in das Freie gebracht, wo das Thermometer nur $+1,5^{\circ}$ C zeigte. Es trat keine Änderung der Färbung ein. Nach Verlauf von mehr als einer Stunde wurden die Tiere wieder in die erste Temperatur zurückgebracht, worauf dann nach etwa einer Stunde von den 5 Individuen eines deutlich dunkler und eines ein wenig heller geworden war. Der Versuch wurde am Vormittag angestellt. Wenn es nun auch nicht ausgeschlossen ist, daß manche Tiere auf den Wechsel der Temperatur mit einer Änderung ihrer Färbung reagieren können, so kann die Temperatur doch nicht die Periodizität des Farbenwechsels bedingen. Denn letzterer trat bei allen Versuchstieren morgens so früh ein, daß die durch die Heizung des Laboratoriums verursachte Temperaturerhöhung dafür nicht in Betracht kommt, da sie erst 1—2 Stunden später sich bemerkbar machte; abends war auch die Temperatur im Laboratorium noch nicht beträchtlich gesunken, als die Tiere schon dunkel wurden. Und überdies traten häufig genug am Tage wie in der Nacht starke Temperaturschwankungen ein, ohne daß die Periodizität des Farbenwechsels dadurch beeinflußt worden wäre.

Auch die Möglichkeit eines periodischen Wechsels der Feuchtigkeit habe ich erwogen, so unwahrscheinlich sie auch war. Denn wie ich oben schon erwähnte, wurden die Versuchstiere in Gläsern gehalten, in denen sich frische Efeublätter befanden und welche mit einer Glasplatte bedeckt waren. Daher dürfte die Feuchtigkeit in denselben stets einen annähernd konstanten und zwar ziemlich hohen Grad gehabt haben. Jedenfalls ist aber nicht denkbar, zumal wenn man das über die Temperatur Bemerkte dabei in Betracht zieht, daß die Feuchtigkeit so regelmäßig schwankt, daß dadurch die Periodizität des Farbenwechsels zustande kommen könnte. Der Wechsel der Feuchtigkeit scheint überhaupt keinen Einfluß auf die Färbung zu haben: es wurden einige Tiere über 14 Stunden lang in einem nicht vollständig bedeckten Glas ohne frisches Futter bei warmer Temperatur gehalten, so daß die Luft darin sicher ziemlich trocken war. Dann wurden die Wände des

Glases und die Tiere selbst reichlich angefeuchtet, ohne daß eine Änderung der Färbung bemerkbar wurde.

Mechanische Reize können von vornherein auch nicht ausgeschlossen werden; es ist ja bekannt (STEINACH, 1901) daß die Saugnäpfe der Cephalopoden treffende Berührungsreize reflectorisch eine Änderung des Kontraktionszustandes ihrer Chromatophoren verursachen. Bei Berührung, so verschieden sie auch erfolgt, bleibt die Farbe von *Dixippus* unverändert. Man könnte sich aber vorstellen, daß sensible Nervenendigungen beim Gehen und Klettern der Tiere gereizt würden, worauf die dunkle Färbung eintritt, während die Reizung, solange die Tiere unbeweglich im Schutzzustand verharren, nicht geschieht. Da sich die Tiere nachts bewegen, am Tage nicht, so wäre dadurch eine, allerdings vom Licht abhängige Periodizität des hypothetischen Reizes vorhanden. Nun kann man aber die Tiere auch am Tage zur Bewegung veranlassen, durch wiederholte Berührung oder durch Verdunklung (s. o.); ihre Färbung ändert sich aber nicht.

Die Nahrungsaufnahme erfolgt, wie oben beschrieben, periodisch. Es scheint, daß sie nicht ohne Einfluß auf den Färbungszustand der Tiere ist. Ich ging bei dem Versuche davon aus, daß Individuen, welchen während einer längern Periode der Dunkelheit genügend Gelegenheit zur Nahrungsaufnahme gegeben worden war, am folgenden Tage bei künstlicher Verdunklung meist bewegungslos blieben (vgl. S. 55). Wenn sie aber die Nacht hindurch nichts fressen konnten, teils weil sie durch künstliche Beleuchtung reflectorisch an der Bewegung gehemmt waren, teils weil ihnen kein Futter vorgesetzt war, so werden sie am folgenden Tage bei künstlicher Verdunklung sofort lebhaft und fressen. Ich brachte 24 Individuen, welche mindestens 28 Stunden hindurch keine Nahrung aufgenommen hatten, mittags 12 Uhr in vollkommene Dunkelheit und gab ihnen zugleich frisches Futter. Während nun künstliche Verdunklung, wie wir später sehen werden, nur in seltenen Fällen eine Farbenänderung hervorruft, waren unter diesen Verhältnissen nach 4 Stunden, zu einer Zeit, wo die Kontrolltiere noch helle Farbe hatten, alle bis auf 2 oder 3 deutlich dunkler geworden. In welcher Weise die Nahrungsaufnahme auf den Farbenwechsel von Einfluß ist, kann ich nicht angeben; man könnte daran denken, daß der Stoffwechsel dadurch verändert wird und daß darin die auslösenden Reize gegeben sind. Doch glaube ich nicht, daß der periodische Charakter der Nahrungsaufnahme die Periodizität des Farben-

wechsels bedingt, aber beweisen kann ich die Ansicht nicht. (Der Grund ist, daß die periodische Nahrungsaufnahme parallel geht dem periodischen Wechsel von Helligkeit und Dunkelheit; und wenn trotz experimentell hervorgerufener unregelmäßiger Nahrungsaufnahme [in dauernder Dunkelheit oder Beleuchtung] der Rhythmus des Farbenwechsels fort dauert, so ist die gleiche Erklärung möglich, die wir auf S. 100 ff. bezüglich der Lichtreize zu behandeln haben werden.)

Der Aufenthalt in einer CO_2 -reichen Atmosphäre beeinflußt ebenfalls den Farbenwechsel. 6 Individuen wurden mittags im Hellzustande in eine Flasche gebracht, durch welche längere Zeit CO_2 geleitet wurde; einige Minuten nach Beginn des Versuches lagen alle Tiere betäubt — in verschiedenen Stellungen, aber nie in der Schutzstellung — bewegungslos am Boden des Gefäßes. Sie wurden dann noch eine halbe Stunde darin gelassen, ohne daß ihre Farbe sich verdunkelte. Als die Tiere aber dann in frische Luft kamen, trat nach nicht ganz einer Stunde eine sehr deutliche Dunkel färbung ein, welche so lange anhielt, bis die Tiere abends auch normalerweise dunkel geworden wären. Auch dieser Versuch weist also darauf hin, daß eine Änderung des Stoffwechsels nicht ohne Einfluß auf den Farbenwechsel ist, ohne daß jedoch davon die Rede sein kann, daß ein periodisch eintretender Mangel an Sauerstoff oder Überfluß an Kohlensäure die Periodizität des Farbenwechsels verursacht.

Die bisher besprochenen äußern Faktoren haben also zum Teil gar keinen Einfluß auf den Farbenwechsel; wenn sie aber einen solchen besitzen, dann können sie seine Periodizität doch nicht verursachen. Höchstens — wenn auch nicht wahrscheinlich — könnte die periodisch eintretende Nahrungsaufnahme dafür verantwortlich gemacht werden; dann verhält sich das aber genau ebenso, wie ich es für die Lichtreize im Folgenden nachweisen werde.

4. Einfluß des Lichtes auf den Farbenwechsel.

a) Verdunklung am Tage.

Wenn das Dunkelwerden von *Dixippus* am Abend darauf beruht, daß die Nacht anbricht, d. h. die Dunkelheit, dann muß künstliche Verdunklung am Tage das gleiche Ergebnis haben. Ich brachte daher 25 Tiere, verschiedenen Varietäten angehörend, welche

aber alle einen deutlichen Farbenwechsel zeigten, von morgens 10¹/₂ Uhr bis mittags 12¹/₂ Uhr ins Dunkle, d. h. es wurde über ihre Behälter ein Kasten gestülpt, so daß jeder Lichtzutritt verhindert war. Zu Beginn des Versuches hatte nur ein Tier mittlere und eines dunkle Farbe; es wurde ja erwähnt, daß auch normalerweise solche Ausnahmen vorkommen. Nachdem die Tiere 2 Stunden im Dunkeln sich befunden hatten, waren 3 mitteldunkel und 2 ganz dunkel, alle andern so hell als zuvor. Während also zuerst 92 % der Tiere hell und 8 % mehr oder weniger dunkel gefärbt waren, hatte der Lichtabschluß zur Folge, daß nach 2 Stunden 80 % hell und 20 % verdunkelt waren. Es ist bei diesen Zahlen außerdem zu beachten, daß ja normalerweise die Zahl der nicht ganz hell gefärbten Tiere von 10¹/₂ Uhr bis 12¹/₂ Uhr noch weiter hätte abnehmen müssen. Zweifellos reagierten also einige Tiere auf die Verdunklung, aber nur wenige. In einem andern Fall gingen verhältnismäßig mehr in den Dunkelzustand über: 6 Tiere wurden mittags 12¹/₂ Uhr in Dunkelheit gebracht; nachdem sie beinahe 2 Stunden darin verweilt hatten, waren 2 Tiere deutlich etwas dunkler geworden. Nach weitem 2 Stunden war keine Änderung eingetreten. Bei einem dritten Versuch erhielt ich aber ein anderes Ergebnis: 6 Tiere kamen im Hellzustande morgens etwa um 11 Uhr in die Dunkelheit. Wie mehrere Kontrollen zeigten, veränderten sie während des ganzen Tages ihre Färbung nicht, sondern erst abends gegen 6 Uhr, als auch die unter normalen Verhältnissen gehaltenen Tiere ihre Dunkelfarbe annahmen.

Es geht aus den mitgeteilten Versuchen deutlich hervor, daß der Eintritt des Lichtmangels nicht der einzige Faktor sein kann, durch den das Dunkelwerden der Tiere ausgelöst wird.

Der Versuch wurde noch in anderer Weise angestellt, indem Tiere, welche abends dunkel geworden waren, noch in der Nacht unter eine lichtundurchlässige Hülle gebracht wurden, so daß das am Morgen anbrechende Tageslicht auf sie nicht einwirken konnte. Bei zwei solchen Versuchen waren jedesmal alle 6 Versuchstiere trotz der Dunkelheit, in welcher sie sich befanden, zu derselben Zeit wie die Kontrolltiere, nämlich etwa um 10 Uhr, ganz hell geworden. Ein etwas anderes Ergebnis wurde aber in einem dritten Fall erzielt: von 24 ebenso behandelten Individuen waren morgens gegen 11 Uhr nur 18, also gerade drei Viertel aller, hell geworden sowie die Kontrolltiere, und 6, d. h. ein Viertel, hatten die dunkle Farbe behalten. Also ist damit festgestellt, daß im allgemeinen die Tiere,

auch wenn die nächtliche Dunkelheit künstlich verlängert wird, morgens etwa zur gewöhnlichen Zeit hell werden. Aber auf einige Individuen übt die Fortsetzung der Dunkelheit doch einen Einfluß aus in dem Sinne, daß der der Dunkelheit entsprechende Färbungszustand beibehalten wird.

b) Beleuchtung während der Nacht mit weißem Licht.

Reagiert *Dixippus* im Dunkelzustande auf eintretende Beleuchtung mit weißem Licht dadurch, daß er hell wird? 6 Individuen, die ihre dunkelste Farbe schon angenommen hatten, kamen abends um 7 Uhr in eine intensive künstliche Beleuchtung, indem sie in ihren Gläsern zwischen drei nahe beieinander stehende Osramlampen gestellt wurden. Nach beinahe 2 Stunden waren 2 oder 3 wieder deutlich hell geworden. Der Effekt der Beleuchtung ist bei Tieren im Dunkelzustande also nicht konstant.

Der folgende Versuch verlief aber wesentlich anders, als die bisherigen Ergebnisse erwarten ließen: Nachmittags, noch vor Beginn der Dämmerung, wurden 6 hell gefärbte Individuen in der oben beschriebenen Weise stark beleuchtet, und sie blieben in dieser Beleuchtung, während die Nacht hereinbrach. Abends gegen 7 Uhr waren die Kontrolltiere schon vollständig dunkel geworden, die Versuchstiere dagegen hatten ihre helle Färbung unverändert beibehalten. Als dann die künstliche Beleuchtung unterbrochen wurde, begannen nach einer halben bis dreiviertel Stunde alle sich zu verdunkeln. Andere Versuchstiere wurden dagegen die ganze Nacht hindurch weiter beleuchtet und hatten morgens noch dieselbe helle Farbe.

Es geht also daraus hervor, daß die künstliche Fortsetzung des Tageslichtes die Tiere verhindert die dunkle Farbe anzunehmen. Beleuchtung ist also ein wirksamerer Reiz als Dunkelheit oder vielmehr, da letztere selbst kaum als ein Reiz aufgefaßt werden könnte, als Aufhören der Beleuchtung. Dieses Ergebnis wird noch besonders gut illustriert durch den Versuch der Dauerbeleuchtung, der weiter unten besprochen werden soll.

c) Versuche mit farbigem Licht.

Nachdem festgestellt war, daß durch Beleuchtung zwar dunkle Tiere nur individuell verschieden zur Aufhellung veranlaßt, helle Tiere dagegen durch sie stets dauernd im hellen Zustand festgehalten werden, tauchte die Frage auf, ob verschiedene Lichtqualitäten dabei von verschieden großem Einfluß sind. Je 8 Tiere,

die sich im hellen Zustande befanden, kamen mittags 12 Uhr in blaues, grünes und rotes Licht. (Über die Herstellung desselben vgl. oben S. 61.) Kein Individuum nahm die dunkle Farbe früher an, als bis die Nacht hereinbrach und damit jede Beleuchtung überhaupt aufhörte. Auch wurden mehrmals die gleichen und andere Tiere die Nacht und den folgenden Morgen hindurch unter den Lichtfiltern gelassen; trotzdem wurden sie morgens zur normalen Zeit hell. Diese Versuche zeigen nun nicht viel; denn wenn auch eine der Lichtsorten unwirksam wäre, d. h. denselben Einfluß wie die Dunkelheit auf die Tiere ausübte, so könnte doch das Resultat nicht viel anders sein, als wenn alle gleiche Wirkung haben; denn die Dunkelheit selbst ist ja, wie wir gesehen haben, ohne konstanten Effekt.

Dagegen war von folgender Versuchsanordnung ein Resultat zu erwarten: die gleichen Tiere kamen schon am Tage unter den Lichtfiltern in künstliche Beleuchtung, welche dann in die Nacht hinein fortgesetzt wurde. Dann trat im Gegensatz zu jenem Versuche, bei welchem weißes Licht verwandt wurde, bei mehreren Tieren eine Verdunklung ein, und zwar etwa bei gleichvielen in jeder der drei Lichtsorten. Das zeigt, daß diese alle von gleicher Wirkung auf den Farbenwechsel von *Dixippus* sind. Die Erscheinung, daß trotz der Beleuchtung einige Tiere dunkel wurden, beruht ohne Zweifel darauf, daß die Lichtquellen nicht so nahe an die unter den Lichtfiltern befindlichen Tiere herangestellt werden konnten und die Lichtfilter natürlich außerdem die Intensität des Lichtes verminderten.

d) Der Einfluß der Farbe des Untergrundes.

Durch die Untersuchungen von KEEBLE u. GAMBLE, 1900 und 1903, und andern ist bekannt geworden, daß bei manchen Tieren, insbesondere bei Krebsen, die Farbe des Untergrundes einen besonders großen Einfluß auf den Farbenwechsel besitzt. Daher möchte ich ausdrücklich hervorheben, daß bei *Dixippus* das nicht der Fall ist; mögen die Tiere auf einem dunkelgrünen Efeublatt oder auf dem hellen Holz des Zuchtkastens oder auf einer Glasscheibe mit hellem Hintergrunde sitzen, stets verläuft der Farbenwechsel in gleicher Weise.

Das Resultat der bisher geschilderten Versuche ist vollkommen klar: Der Hell- oder Dunkelzustand wird von *Dixippus* nicht reflec-

torisch auf den morgendlichen und abendlichen Beleuchtungswechsel hin angenommen, ebensowenig wird er reflectorisch durch andere Reizarten ausgelöst, sondern wir müssen annehmen, daß die Periodizität des Farbenwechsels auf innern Ursachen beruht. Diese Annahme soll im Folgenden durch einige Versuchsreihen auf ihre Richtigkeit geprüft werden, wobei dann weiterhin die Frage zu entscheiden sein wird, ob diese Periodizität ein autonomer, ererbter Charakter ist oder nur jedesmal im Leben des einzelnen Individuums sich neu fixiert.

e) Der Verlauf des Farbenwechsels bei Ausschluß von Beleuchtungswechsel.

Wie KEEBLE u. GAMBLE (1900), auf deren Ergebnisse ich erst zum Schlusse eingehe, es schon früher unternommen haben, stellte ich auch Versuche an, um zu ermitteln, ob der Farbenwechsel auch bei dauernder Dunkelheit oder Beleuchtung erhalten bleibt, was ja der Fall sein muß, wenn er ein auf die innern Ursachen beruhender periodischer Prozeß ist, und wie er sich dabei im genauern verhält.

Der Farbenwechsel in dauernder Dunkelheit.

Der Versuch wurde in einfacher Weise so angestellt, daß über die die Tiere beherbergenden Gläser eine vollkommen dichte Holzkiste gestülpt und durch ein zweckentsprechend um die Kiste herumgelegtes Tuch verhindert wurde, daß zwischen jener und dem Tisch Licht zu den Tieren gelangen konnte. Zur Kontrolle mußten letztere natürlich stets dem Lichte ausgesetzt werden, und wenn das auch kaum 5 Minuten dauerte, so war es doch von Einfluß, wie wir später sehen werden.

Zum ersten Versuche verwandte ich 21 Tiere verschiedener Varietäten, die aber alle nachgewiesenermaßen einen deutlichen Farbenwechsel besaßen; sie kamen am 4. Januar mittags 12 Uhr in die Dunkelheit und wurden nun die folgenden Tage öfters auf ihren Färbungszustand untersucht. Zur Kontrolle dienten 12 normale Tiere, die sich in demselben Raume befanden, aber dem natürlichen Wechsel von Tageslicht und Nacht ausgesetzt waren. Das Verhalten der Versuchstiere sowie der Kontrolltiere geht aus Tabelle 3 hervor.

Tabelle 3.

12. und 13. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
16. Januar	12 ⁰⁰ Mittag	13	5	3	10	1	1
	3 ⁰⁰ p. m.	18	1	2	7	4	1
	6 ⁰⁰ p. m.	6	7	8	—	4	8
	7 ⁰⁰ p. m.	3	2	16	—	—	12
	9 ⁰⁰ p. m.	—	—	21	—	5	7
17. Januar	12 ⁰⁰ Mitternacht	2	5	14	1	3	8
	3 ⁰⁰ a. m.	5	2	14	—	6	6
	6 ⁰⁰ a. m.	4	4	13	—	3	9
	8 ¹⁵ a. m. *)	8	5	8	3	8	1
	9 ⁰⁰ a. m.	11	5	5	7	4	1
	12 ⁰⁰ Mittag	9	8	4	8	3	1
	3 ⁰⁰ p. m.	13	4	4	10	2	—

*) Heller Tag um 8⁰⁰ a. m.

Dann wurden die Versuchstiere, ohne weiterhin zum Zwecke der Kontrolle aufgedeckt zu werden (gefüttert wurden sie nur etwa alle 8 Tage), bis zum 29. Januar im Dunkeln gelassen. Ihr Farbenwechsel zu dieser Zeit geht aus Tabelle 4 hervor.

Tabelle 4.

25. und 26. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere *)			Kontrolltiere *)		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
29. Januar	12 ⁰⁰ Mittag	6	7	4	7	2	—
	3 ⁰⁰ p. m.	2	1	14	8	1	—
	6 ⁰⁰ p. m. **)	—	—	17	1	6	2
	9 ⁰⁰ p. m.	2	3	12	—	1	8
	12 ⁰⁰ Mitternacht	—	1	16	—	4	5
	3 ⁰⁰ a. m.	—	3	14	—	1	8
	7 ¹⁵ a. m. ***)	—	11	6	—	5	4
	9 ⁰⁰ a. m.	5	11	1	5	4	—
	12 ⁰⁰ Mittag	11	4	2	8	1	—

*) Von den Versuchstieren waren seit 17. Januar 4 gestorben, von den Kontrolltieren 3. Die Verminderung der Zahl der Versuchstiere in den folgenden Tabellen beruht stets auf diesem Umstand.

**) Beinahe Nacht.

***) Noch ziemlich dunkel.

Aus den Tabellen 3 und 4 ist sehr deutlich zu ersehen, daß der Farbenwechsel und seine typische Periodizität auch bei den in dauernder Dunkelheit befindlichen Tieren bestehen bleibt. Somit ist

schon bewiesen, daß er mindestens teilweise von innern Faktoren abhängt, denn andere äußere Ursachen haben wir oben schon als unwirksam nachgewiesen. Man kann aus der letzten Tabelle aber noch ein anderes Ergebnis ablesen, nämlich daß die in Dunkelheit befindlichen Tiere am Abend früher dunkel und am Morgen früher hell werden als die Kontrolltiere.

Auch später war noch ein periodischer Farbenwechsel vorhanden, aber die Sache verhielt sich nun komplizierter:

Tabelle 5.

46.—49. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
19. Februar	3 ⁴⁵ p. m.	2	3	6	7	—	1
	6 ⁰⁰ p. m.	1	1	9	6	1	1
	9 ¹⁵ p. m.	—	1	10	0	1	7
20. Februar	6 ¹⁵ a. m.	—	1	10	1	3	4
	7 ⁴⁵ a. m.	1	1	9	5	2	1
	9 ³⁰ a. m.	1	3	7	6	1	1
	12 ⁰⁰ Mittag	3	4	4	7	1	—
	3 ⁰⁰ p. m.	1	4	6	7	1	—
	5 ³⁰ p. m.	—	1	10	6	2	—
21. Februar	8 ⁰⁰ p. m.	—	—	11	—	3	5
	12 ¹⁵ a. m.	—	1	10	—	4	4
	7 ⁴⁵ a. m.	2	1	8	2	5	1
	9 ⁴⁵ a. m.	4	6	1	6	2	—
	12 ⁰⁰ Mittag	4	7	—	7	1	—
	3 ⁰⁰ p. m.	3	4	4	7	1	—
22. Februar	6 ⁰⁰ p. m.	—	—	11	2	3	3
	10 ⁴⁵ p. m.	—	1	10	1	2	5
	7 ⁴⁵ a. m.	1	4	6	5	2	—
	10 ⁰⁰ a. m.	7	3	1	6	1	—
	12 ⁰⁰ Mittag	8	1	2	7	—	—
	3 ⁰⁰ p. m.	7	3	1	6	1	—
	6 ⁰⁰ p. m.	—	3	8	1	4	2

Die Tabelle 5 zeigt, daß noch am 46. Tag der Verdunklung Spuren eines Farbenwechselrhythmus vorhanden sind; da die Kontrolle erst nachmittags begann, so erkennt man nur, daß gegen 4 Uhr nachmittags neben der Mehrzahl von dunklen Tieren verhältnismäßig viele der Versuchstiere mittel oder hell waren. Vielleicht war an diesem Tage der Hellzustand überhaupt nicht deutlicher ausgeprägt. Am 2. Beobachtungstage (20. Februar) waren dann mittags helle und mittlere zusammen im Übergewicht über die dunklen, sonst aber überwogen stets die letztern. Am 3. Tag war

die Periode des Hellzustandes noch deutlicher und auch etwas verlängert, und am 4. endlich verhielt sich der Farbenwechselrhythmus der Versuchstiere, was Deutlichkeit der hellen Periode und deren Länge anlangt, schon beinahe ebenso wie bei den Kontrolltieren. Die Zahl von 11 Versuchstieren ist meiner Ansicht nach groß genug, um einigermaßen gesicherte Schlüsse ziehen zu können. Ich glaube nämlich, daß es nur eine Erklärung für diese merkwürdige Erscheinung gibt, nämlich die, daß die Einwirkung des Tageslichtes bzw. der künstlichen Beleuchtung während der zwar kurzen, aber doch an den Beobachtungstagen oft sich wiederholenden Zeiten der Kontrolle das Aufleben des alten Rhythmus wieder veranlaßt; allerdings kann ich nicht angeben, wie dies geschieht. Bei allen Beobachtungen wurde, wie oben erwähnt, der Farbenwechsel jedes Individuums für sich registriert; doch sei nur bemerkt, daß am 2. Beobachtungstage 4 von 11 Tieren noch dauernd dunkel blieben, am 3. und 4. machten aber alle den Farbenwechsel durch (mit Ausnahme eines Tieres am 4. Tage). Wie unter normalen Verhältnissen, so gibt es auch bei den Versuchstieren immer einige, welche mehr oder weniger stark von der Norm abweichen.

Tabelle 6.

76.—78. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
20. März	12 ⁰⁰ Mittag	—	—	9	7	—	—
	3 ⁰⁰ p. m.	—	—	9	5	2	—
	6 ⁰⁰ p. m.	—	—	9	5	1	1
	9 ⁰⁰ p. m.	—	—	9	—	—	7
21. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	—	—	9	1	2	4
	3 ⁰⁰ a. m.	—	—	9	1	4	2
	6 ⁰⁰ a. m. **)	—	—	9	2	1	4
	9 ⁰⁰ a. m.	2	—	7	5	1	1
	12 ⁰⁰ Mittag	1	1	7	7	—	—
	3 ⁰⁰ p. m.	2	7	—	7	—	—
	6 ⁰⁰ p. m.	—	1	8	4	2	1
22. März	9 ⁰⁰ p. m.	—	—	9	—	—	7
	12 ⁰⁰ Mitternacht	—	2	7	—	—	7
	3 ⁰⁰ a. m.	—	—	9	2	3	2*)
	6 ⁰⁰ a. m. **)	—	—	9	1	5	1
	9 ⁰⁰ a. m.	1	1	7	7	—	—
	12 ⁰⁰ Mittag	1	7	1	7	—	—

*) Das Laboratorium war in dieser Nacht anderer Versuche halber schwach erleuchtet, so daß die Kontrolltiere durch das Licht direkt veranlaßt wurden, heller zu werden (vgl. S. 97).

**) Dämmerung.

Bei einer Kontrolle am 64. und 65. Tage war bei den in der Dunkelheit befindlichen Tieren der Farbenwechsel aufgehoben; doch scheint es, daß er sich am 2. Beobachtungstage wieder einstellen wollte. Ich habe das aber nicht weiter verfolgt, um den Einfluß dauernder Dunkelheit nicht zu stören. Das Verhalten der Tiere am 76.—78. Tage der Verdunklung ist in der folgenden Tabelle beschrieben.

Tabelle 6 zeigt, daß am 76. Tage der Farbenwechsel vollkommen ausblieb, daß er sich aber am 77. und 78. Tage wieder einstellte, doch stark abgeschwächt, sowohl was den Grad der Aufhellung der Tiere als die Dauer des Hellzustandes anlangt. Kurz vor Abschluß der Arbeit am 13.—14. April, d. i. der 100.—101. Tag seit Beginn des Versuches, wurden die Tiere nochmals einen Tag hindurch alle 3 Stunden beobachtet, wobei sich ergab, daß alle 6 noch übrigen dauernd dunkel blieben.

Ich habe dann noch an einer größern Anzahl von Tieren die Resultate nachgeprüft und fand sie vollkommen bestätigt. Diese 2. Versuchsserie ist allerdings bisher noch nicht so lang wie die andere durchgeführt. Ich gebe auch diese Ergebnisse in Tabellenform wieder; die Versuchstiere kamen am 28. Februar in dauernde Dunkelheit.

Tabelle 7.

10. und 11. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere			Kontrolltiere
		hell	mittel	dunkel	
9. März	12 ⁰⁰ Mittag	19	2	5	wurden nicht berücksichtigt
	3 ⁰⁰ p. m.	12	3	11	
	6 ⁰⁰ p. m.	4	6	16	
	9 ⁰⁰ p. m.	2	—	24	
10. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	2	1	23	berücksichtigt
	3 ⁰⁰ a. m.	3	2	21	
	6 ⁰⁰ a. m.	6	2	18	
	9 ⁰⁰ a. m.	16	6	4	
	12 ⁰⁰ Mittag	22	1	3	

Am 10. Tag war der periodische Farbenwechsel bei den Versuchstieren also noch so erhalten, wie er sich auch bei Kontrolltieren gezeigt hätte.

Tabelle 8.

21. und 22. Tag der dauernden Dunkelheit.

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
20. März	12 ⁰⁰ Mittag	12	7	6	7	—	—
	3 ⁰⁰ p. m.	2	9	14	5	2	—
	6 ⁰⁰ p. m.	5	1	19	5	1	1
	9 ⁰⁰ p. m.	2	3	20	—	—	7
21. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	4	4	16	1	2	4
	3 ⁰⁰ a. m.	5	4	15	1	4	2
	6 ⁰⁰ a. m. *)	9	3	12	2	1	4
	9 ⁰⁰ a. m.	20	2	2	5	1	1
	12 ⁰⁰ Mittag	19	4	1	7	—	—

*) Dämmerung.

Dasselbe war am 21. und 22. Tag der Fall, aber die Periode des Hellzustandes war abgekürzt, wenigstens am Abend. Die Fortsetzung der in der obigen Tabelle gegebenen Beobachtung ergab eine Abweichung vom normalen Verhalten, insofern einige Stunden der Nacht vom 21. auf den 22. März sehr viele der Versuchstiere hell waren; nämlich um Mitternacht 12 hell, 5 mittel und 7 dunkel. Der Rhythmus war aber doch erhalten, da am folgenden Mittag die Zahl der hellen erhöht war auf 16, die mittlern waren an Zahl gleichgeblieben, und die dunklen zählten 3. Worauf diese Abweichung beruht, die ich sonst nie in diesem Maße beobachtete, weiß ich nicht.

Es hat sich also gezeigt, daß der periodische Farbenwechsel zweifellos auf innern Ursachen, wenigstens unmittelbar auf solchen beruht. Er wird aber durch dauernde Einwirkung von Dunkelheit allmählich verändert, indem zunächst die Dauer des Hellzustandes und der Grad der Aufhellung der Tiere vermindert und nach längerer Zeit der Farbenwechsel überhaupt unterdrückt wird. Er tritt dann aber rasch wieder auf, wenn auch nur kurze Zeit öfters hintereinander dem Licht gestattet wird auf die Tiere einzuwirken, ohne daß diese Einwirkung periodisch geschehen brauchte. Es ist gleichsam so, als erinnerten sich die Tiere dabei, daß es noch Licht gibt, und fangen deshalb wieder mit dem Farbenwechsel an.

Der Farbenwechsel bei dauernder Beleuchtung.

In mancher Beziehung noch interessanter gestalten sich die Verhältnisse bei Tieren, die dauernd beleuchtet wurden. Zu diesem

Zwecke kamen sie, eingeschlossen in ihren Gläsern, in einen Blechkasten, der eine Schiebetür besitzt. An der Decke derselben befand sich eine Metallfadenlampe, die Tag und Nacht brannte. Es ließ sich nicht vermeiden, daß dadurch die Temperatur im Kasten wesentlich erhöht wurde, und um dieses zu mildern, mußte ich die Schiebetür ein wenig offen lassen. Dadurch schlich sich ein Fehler in die Versuche ein, da die Beleuchtung tags eine stärkere war als nachts, weil am Tage noch ein wenig Tageslicht durch die schmale Spalte eindrang. Aus äußeren Gründen mußte ich diesen Fehler in Kauf nehmen, der allerdings keinen sehr großen Effekt haben kann. Es befanden sich also die Versuchstiere nicht dauernd in ganz gleichstarkem Licht, sondern dessen Intensität schwankte dem Wechsel von Tag und Nacht entsprechend, aber in sehr geringem Grade. Auch KEEBLE u. GAMBLE (1900) hatten bei ihren Versuchen an *Hippolyte varians* einen ähnlichen Mißstand. Infolge der dauernden hohen Temperatur war die Feuchtigkeit in den Zuchtgläsern sehr gering, das Futter trocknete rasch ein, und die Folge war, daß die Tiere leicht zugrunde gingen. Doch blieben viele so lange am Leben, daß ich sichere Resultate erzielen konnte.

Am 18. Januar abends wurden 24 Tiere verschiedener Varietäten, die alle deutlichen Farbenwechsel besaßen, in die Dauerbeleuchtung gebracht. Da schon ein früherer Versuch gezeigt hatte, daß die Beleuchtung das Dunkelwerden der Tiere hemmt, wurden sie zunächst nicht beobachtet, sondern erst am 29. Januar, zu welcher Zeit allerdings schon 6 Tiere eingegangen waren. Bei diesen Versuchen war es überflüssig, Kontrolltiere zum Vergleich heranzuziehen.

Tabelle 9.

11.—12. Tag der Dauerbeleuchtung.

		Versuchstiere		
		hell	mittel	dunkel
29. Januar	12 ⁰⁰ Mittag	15	1	2
	3 ⁰⁰ p. m.	17	—	1
	6 ⁰⁰ p. m.	16	2	—
	9 ⁰⁰ p. m.	16	2	—
30. Januar	12 ⁰⁰ Mitternacht	16	2	—
	3 ⁰⁰ a. m.	17	1	—
	7 ³⁰ a. m.	17	1	—
	9 ⁰⁰ a. m.	17	1	—
	12 ⁰⁰ Mittag	18	—	—

Also nach 10tägiger dauernder und intensiver künstlicher Beleuchtung zeigten die Tiere während fortdauernder Versuchsanordnung stets die helle Farbe, so daß der Farbenwechsel aufgehoben war. Von allen 18 Tieren machten nur 7 einen Farbenwechsel durch, doch wurden diese nur mitteldunkel und auf kurze Zeit. Diese Farbenänderung einzelner Tiere hat mit dem periodischen Farbenwechsel nichts zu tun, sondern sie ist — nur verstärkt — dieselbe Erscheinung, die auch bei normalen Tieren beobachtet wird. Nur bei einem Individuum schien der zeitliche Verlauf des Farbenwechsels auf dem ursprünglichen Rhythmus zu beruhen, da es abends 9 Uhr dunkel wurde und diese Farbe bis Mitternacht beibehielt. Da das gleiche Tier aber auch am Tage von 12 Uhr bis 6 Uhr dunkel war, so hat jene zufällige und auch nur unvollständige Übereinstimmung mit der natürlichen Periode des Dunkelzustandes wohl nicht viel zu bedeuten.

Der Versuch zeigte also, daß der periodische Farbenwechsel durch die Dauerbeleuchtung aufgehoben war und die zu beobachtenden Farbenänderungen ganz unregelmäßig verliefen. Das kann auf zwei Ursachen beruhen: Entweder ist der periodische Farbenwechsel tatsächlich verschwunden, d. h. die Fähigkeit, einen solchen zu durchlaufen, so wie es — aber nur vermutungsweise — eine sehr lang andauernde Verdunklung vielleicht auch vermag. Oder aber, die innern Ursachen, welche den periodischen Farbenwechsel auslösen, sind noch vorhanden, auch die sonstigen dazu nötigen Fähigkeiten, aber das normalerweise eintretende Dunkelwerden wird reflectorisch gehemmt durch die intensive Beleuchtung. Diese Vermutung stützte sich auf früher (S. 102) erwähnte Versuche. Es war, wenn es sich tatsächlich so verhalten sollte, zu erwarten, daß die in dauernder Beleuchtung befindlichen Tiere sofort, wenn sie in dauernde Dunkelheit kommen, wieder mit dem periodischen Farbenwechsel beginnen.

Der Anfang der Tabelle 10 zeigt sehr deutlich, daß die Versuchstiere in der Dauerbeleuchtung hell waren, sowohl abends 6 Uhr als auch morgens 7 $\frac{1}{2}$ Uhr, als der Tag gerade hereinbrach. Als dann, nach 14tägiger Dauerbeleuchtung, die Tiere ins Dunkle kamen, zeigte sich eine ausgesprochene Tendenz, in den Dunkelzustand überzugehen. Schon um die Mittagszeit kehrte sich aber diese Tendenz um, und die Tiere waren bis abends 8 Uhr vorwiegend hell, trotz der herrschenden Dunkelheit. Um 3 Uhr nachts etwa war aber die Zahl der mitteldunkeln Tiere relativ groß; viel-

leicht war das zu einer frühern Nachtzeit noch mehr der Fall, ich habe aber keine weitere Beobachtung gemacht. Von da ab waren die Tiere den ganzen folgenden Tag wieder hell, abends um 7 Uhr aber fand sich die Mehrzahl im Dunkelzustande, am andern Morgen um 9 Uhr im Hellzustande. Von allen 17 Tieren war nur eines dauernd hell geblieben im Dunkeln. Dasselbe veränderte sich anscheinend überhaupt nicht mehr und gehörte zu der ganz schwarzen Sorte, war aber etwas heller geworden unter dem Einfluß der Dauerbeleuchtung. Auch bei einigen andern Tieren war das zu bemerken gewesen. Es war ja nun in der Dunkelheit kein deutlicher periodischer Farbenwechsel vorhanden, aber die Perioden stärkster Verdunklung, die zu beobachten waren, fielen doch nie mit dem Tage, sondern nur mit der Nacht zusammen. Ich glaube daher, daß man doch auch hier noch von einem periodischen Farbenwechsel sprechen darf, nur sind die Perioden des Dunkelzustandes sehr kurz und die des Hellzustandes infolge der Dauerbeleuchtung sehr lang geworden. Am zweiten Tage waren erstere aber doch schon viel deutlicher als am ersten; vielleicht wären sie an den folgenden Tagen noch mehr hervorgetreten, aber die Tiere sollten aus andern später zu besprechenden Gründen möglichst dem Einfluß der Beleuchtung unterworfen bleiben.

Tabelle 10.

Verhalten nach 13tägiger Dauerbeleuchtung.

		Versuchstiere		
		hell	mittel	dunkel
a) bei Fortdauer der Beleuchtung				
1. Februar	3 ³⁰ p. m.	18	—	—
	6 ⁰⁰ p. m.	16	2	—
2. Februar	7 ³⁰ a. m.	16	2	—
b) nach Verbringen in dauernde Dunkelheit um 7 ³⁰ a. m.				
	8 ⁴⁵ a. m.	8	7	2
	10 ⁰⁰ a. m.	3	9	5
	12 ⁰⁰ Mittag	6	6	5
	3 ⁰⁰ p. m.	11	4	2
	6 ⁰⁰ p. m.	12	5	—
	8 ⁰⁰ p. m.	12	2	3
3. Februar	3 ¹⁵ a. m.	9	7	1
	8 ¹⁵ a. m.	12	3	2
	10 ⁰⁰ a. m.	16	1	—
	12 ³⁰ p. m.	17	—	—
	3 ¹⁵ p. m.	17	—	—
	7 ⁰⁰ p. m.	1	7	9
4. Februar	9 ⁰⁰ a. m.	12	5	—

Am 31. Tage der Dauerbeleuchtung waren die Tiere durchaus nicht mehr so ausschließlich hell wie am 10. Tage; sie schienen gleichsam gegen die intensive Beleuchtung allmählich unempfindlich geworden zu sein, denn es wechselten jetzt während der Dauerbeleuchtung von 16 Tieren 11 ihre Farbe (früher von 18 nur 7), ja aus einem Protokoll scheint sogar hervorzugehen, daß der alte periodische Farbenwechsel sich trotz der Beleuchtung wieder etabliert. Da aber ein nachfolgender Aufenthalt in dauernder Dunkelheit diesen nicht deutlich hervortreten ließ, so lege ich darauf keinen großen Wert.

47 Tage nach Beginn des Versuches waren noch 13 Tiere übrig; ihr Verhalten zu dieser Zeit zeigt Tabelle 11.

Tabelle 11.

Verhalten nach 47tägiger Dauerbeleuchtung.

(Die paar Tage, an denen verdunkelt wurde, sind bei dieser Zählung eingeschlossen).

		Versuchstiere		
		hell	mittel	dunkel
9. März	12 ⁰⁰ Mittag	9	3	1
	3 ⁰⁰ p. m.	9	3	1
	6 ⁰⁰ p. m.	8	1	4
	9 ⁰⁰ p. m.	7	4	2
10. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	7	2	4
	3 ⁰⁰ a. m.	9	2	2
	6 ⁰⁰ a. m.	6	3	4
	9 ⁰⁰ a. m.	10	1	2
	12 ⁰⁰ Mittag	9	3	1

Es war also nach dieser langen Versuchsdauer die Mehrzahl aller 13 Tiere stets hell — bei Fortdauer der Beleuchtung; doch wurde bei 8 von ihnen Farbenwechsel festgestellt. Dieser scheint ganz unregelmäßig zu verlaufen; aber es läßt sich nicht leugnen, daß die meisten mitteldunkeln und dunkeln Tiere während oder kurz vor der Nachtzeit zu beobachten sind.

Am 20.—22. März wurden die 8 übrigen Tiere während der Dauerbeleuchtung nochmals kontrolliert. Zu dieser Zeit, also mehr als 60 Tage nach Beginn des Versuches, fand ich die Tiere zu jeder Tages- und Nachtzeit hellgefärbt, Farbenwechsel einzelner Tiere, auch ein unregelmäßiger, kam fast nicht mehr vor.

Als sicheres Resultat haben wir also die Feststellung gewonnen, daß *Dixippus* in dauernder, intensiver Beleuchtung im allgemeinen hell bleibt und nur mehr unregelmäßige Schwankungen zwischen hell und dunkel zeigt. Außerdem kann als ziemlich sicher gelten, daß die Fähigkeit zum periodischen Farbenwechsel anfangs nicht verloren gegangen ist; kommen die Tiere daher in dauernde Dunkelheit, so tritt der periodische Farbenwechsel wieder auf, aber die Zeitdauer des Dunkelzustandes sowie auch seine Intensität ist vermindert. Später war das Vorhandensein dieses Rhythmus nicht mehr nachzuweisen, und auch in der Dauerbeleuchtung selbst verhielt sich *Dixippus* wechselnd; zuweilen schienen die Tiere sich an die intensive Beleuchtung „gewöhnnt“ zu haben, da sie nicht mehr ausschließlich hell waren, zuweilen war das nicht der Fall.

f) Umgekehrter Beleuchtungswechsel.

Wir haben gesehen, daß der Farbenwechsel von *Dixippus* nicht direkt von äußern Reizen hervorgerufen wird, daß er aber andererseits direkt von diesen modifiziert werden kann. Durch die Einwirkung des dauernden Lichtabschlusses geht *Dixippus* allmählich dauernd in den Dunkelzustand über, dauernde Beleuchtung führt zu dauerndem Verharren im Hellzustande. Schon eine bloße Überlegung der Tatsachen, welche durch die Beobachtung des unter natürlichen Verhältnissen sich abspielenden Farbenwechsels sich ergaben, mußte darauf hinweisen, daß die Dauer der beiden Perioden des Farbenwechsels nicht nur von innern Ursachen abhängig ist; denn *Dixippus* hat seine Heimat bekanntlich in Indien, und wenn dort jene beiden Perioden mit Tag und Nacht zusammenfallen, kann dasselbe nicht auch unter unsern Längengraden der Fall sein. Außerdem änderte sich ja auch ihre Dauer während der Beobachtungszeit, indem im gleichen Maße, wie die Länge der Tage zunahm, auch der Hellzustand auf Kosten des Dunkelzustandes sich verlängerte. Es lag also sehr nahe zu versuchen, ob nicht durch eine Änderung der Beleuchtungsverhältnisse, wenn sie nur lang genug andauerte, auch eine Änderung, etwa eine Umkehrung des normalen Farbenwechsels, zu erzielen wäre, so daß also die Tiere nachts hell und tags dunkel sind. Da bei Tieren, so viel mir bekannt ist, ähnliche Experimente noch nicht vorgenommen wurden, so beschreibe ich meine Versuche ausführlich.

Am 18. Januar abends kamen 24 Individuen in „umgekehrten Beleuchtungswechsel“, wie ich mich der Kürze halber ausdrücken

will, d. h. sie wurden in einem gleichen Kasten wie dem für die Dauerbeleuchtung verwendeten von abends 6 Uhr bis morgens 7 $\frac{1}{2}$ Uhr dauernd mittels einer Metallfadenlampe beleuchtet, die übrige Zeit aber vollständig verdunkelt. Die bezeichneten Zeitpunkte des Beleuchtungswechsels wurden deshalb gewählt, weil zu Beginn des Versuches der Wechsel zwischen Tag und Nacht auch etwa auf dieselben fiel; es wäre vielleicht besser gewesen, einen 12:12stündigen Turnus einzuführen. Dabei war es nicht auszuschließen, daß auch die Temperaturschwankungen nun eine sehr ausgesprochene Periodizität bekamen, da natürlich der Raum im Kasten während der Beleuchtung stark erwärmt wurde, tags aber beträchtlich kühler war. Da aber oben gezeigt wurde, daß die Temperatur keinen erkennbaren Einfluß auf den Farbenwechsel ausübte, so müssen wir eine durch die Versuchsbedingungen erzielte Änderung desselben auf Rechnung der Beleuchtungsverhältnisse setzen. Die erste Kontrolle erfolgte am 29. und 30. Januar.

Tabelle 12.

11.—12. Tag des umgekehrten Beleuchtungswechsels.*)

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
29. Januar	8 ⁴⁵ a. m.	6	4	12	7	2	—
	12 ⁰⁰ Mittag**)	14	4	1	7	2	—
	3 ⁰⁰ p. m.**)	17	3	1	8	1	—
	6 ⁰⁰ p. m.	16	4	2	1	6	2
	9 ⁰⁰ p. m.	21	1	—	—	1	8
	12 ⁰⁰ Mitternacht	22	—	—	—	4	5
30. Januar	3 ⁰⁰ a. m.	22	—	—	—	1	8
	7 ¹⁵ a. m.	9	3	10	—	5	4
	9 ⁰⁰ a. m.	6	7	9	5	4	—
	10 ³⁰ a. m.	13	3	6	—	—	—
	12 ⁰⁰ Mittag	14	4	4	8	1	—
	6 ⁰⁰ p. m.	17	3	2	—	—	—

*) In dieser und den folgenden Tabellen ist wie auch sonst die Zeit, während welcher natürliche Dunkelheit herrschte, durch einen Strich unter den Minutenangaben angezeigt, die Zeit, während welcher künstlich verdunkelt wurde, aber durch eine punktierte Linie, die also von „7 $\frac{1}{2}$ Uhr morgens“ bis „6 Uhr abends“ reicht, während der andern Zeit war es hell infolge künstlicher Beleuchtung.

**) 3 Tiere bzw. eines zufällig übersehen.

Die Tabelle 12 zeigt, daß ein periodischer Farbenwechsel vorhanden ist, an dem allerdings nur eine geringe Mehrheit von Individuen teilnimmt. Der Dunkelzustand dieser findet sich am Anfange der Verdunklung, sogar schon am Ende der Beleuchtung. Sonst sind

die Tiere hell und zwar während der Beleuchtungszeit nahezu alle, während der übrigen Zeit die große Mehrzahl. Die Perioden des Farbenwechsels fallen also nicht mit jenen des Beleuchtungswechsels zusammen. Vielleicht besteht aber der alte Rhythmus des Farbenwechsels noch, mit der Besonderheit, daß von der ganzen Periode des Dunkelzustandes nur das Ende übrig geblieben ist, infolge der zu dieser Zeit vorhandenen, die Verdunklung hemmenden Beleuchtung, und daß dieser Endabschnitt noch etwas hinausgeschoben ist. Wenn sich das tatsächlich so verhält, so müssen die Tiere trotz der vorangegangenen umgekehrten Beleuchtung den natürlichen Rhythmus des Farbenwechsels wieder zeigen, wenn sie in dauernde Dunkelheit kommen.

Tabelle 13.

Nach 13tägigem umgekehrten Beleuchtungswechsel.

		Versuchstiere			
		hell	mittel	dunkel	
1. Februar	3 ²⁰ p. m.	20	1	1	Beobachtung während des umgekehrten Beleuchtungswechsels.
2. Februar	6 ⁰⁰ p. m.	19	2	1	
	7 ¹⁵ a. m.	13	1	8	
3. Februar	9 ⁰⁰ a. m.	8	1	13	Beobachtung in dauernder Dunkelheit seit 7 ³⁰ a. m., 2. Febr.
	12 ⁰⁰ Mittag	8	7	7	
	3 ⁰⁰ p. m.	12	7	2	
	6 ⁰⁰ p. m.	5	4	12	
	8 ⁰⁰ p. m.	5	2	14	
	3 ⁰⁰ a. m.	5	6	10	
	8 ¹⁵ a. m.	4	8	9	
	10 ⁰⁰ a. m.	17	4	—	
	12 ³⁰ p. m.	17	3	1	
4. Februar	3 ¹⁰ p. m.	18	3	—	
	7 ¹⁵ p. m.	2	4	15	
	9 ⁰⁰ a. m.	11	9	1	
	12 ⁰⁰ Mittag	16	5	—	

Die Tiere wurden zunächst in dem umgekehrten Beleuchtungswechsel gelassen und verhielten sich, soweit die wenigen Kontrollen — vgl. Tabelle 13 — es zeigen, noch weiter so wie bisher. Am 2. Februar kamen sie dann wie gewöhnlich morgens 7^{1/2} Uhr in Dunkelheit, worauf die auch schon bisher beobachtete kurze Periode des Dunkelzustandes eintrat; über Mittag wurden dann alle Tiere wieder hell. Da nun aber die Dunkelheit die ganze Nacht hindurch

und länger andauerte, konnte der natürliche Rhythmus des Farbenwechsels sich ungehindert abspielen, und daß er das auch tat, weist die Tabelle 13, wie ich glaube, überzeugend nach. Bei der Prüfung dieser und auch anderer Tabellen möge der Leser darauf achten, daß ein Färbungszustand zuweilen nur deshalb kürzer als erwartet auszufallen scheint, weil — aus äußern Gründen — nicht genügend oft beobachtet wurde. So konnte der Dunkelzustand in der Nacht vom 3. zum 4. Februar leider nur einmal kontrolliert werden.

In gleicher Weise, zuerst in dem umgekehrten Beleuchtungswechsel, dann in dauernder Dunkelheit, wurde der Farbenwechsel auch am 32.—36. Tag des Versuches festgestellt.

Tabelle 14.

Verhalten 32 Tage nach Beginn des Versuches.

		Versuchstiere			
		hell	mittel	dunkel	
19. Februar	10 ⁰⁰ a. m.	9	4	6*)	Beobachtung während des umgekehrten Beleuchtungswechsels.
	12 ⁰⁰ Mittag	12	3	4*)	
	3 ⁰⁰ p. m.	10	5	5	
	6 ⁰⁰ p. m.	8	4	8	
	9 ²⁰ p. m.	11	8	1	
20. Februar	6 ¹⁵ a. m.	13	5	1	
	7 ³⁰ a. m.	6	8	4	
21. Februar	9 ³⁰ a. m.	9	3	6	Beobachtung während dauernder Dunkelheit. Kontrolltiere sind in Tabelle 5 zu vergleichen.
	12 ⁰⁰ Mittag	9	6	3	
	3 ⁰⁰ p. m.	11	1	6	
	5 ³⁰ p. m.	3	5	10	
	8 ⁰⁰ p. m.	4	5	9	
	12 ¹⁵ a. m.	6	1	11	
	7 ⁵⁰ a. m.	9	1	8	
	9 ¹⁵ a. m.	13	2	3	
	12 ⁰⁰ Mittag	11	5	2	
	3 ⁰⁰ p. m.	12	3	3	
22. Februar	6 ⁰⁰ p. m.	2	4	12	
	10 ⁵⁰ p. m.	6	1	11	
	8 ⁰⁰ a. m.	3	7	8	
	10 ⁰⁰ a. m.	5	8	5	
	12 ⁰⁰ Mittag	5	4	9	
	3 ⁰⁰ p. m.	3	5	10	

*) Ein Tier bei der Beobachtung übersehen.

Die Tabelle 14 gibt darüber Aufschluß. Während des umgekehrten Beleuchtungswechsels zeigte sich nichts Besonderes, nur waren einmal abends aus mir unerklärlichen Gründen sehr viele Tiere dunkel. Während der darauf folgenden dauernden Dunkel-

heit war der ursprüngliche Rhythmus drei Tage hindurch deutlich zu erkennen, nur am dritten Tage wichen relativ viele Tiere von dem normalen Verhalten der Mehrheit ab, und die Periode des Hellzustandes war nur kurz und fiel auf den Vormittag; der Hellzustand war auch bei der Mehrzahl nicht sehr ausgesprochen.

Ein ganz anderes Bild zeigte sich 13 Tage später.

Tabelle 15.

45 Tage nach Beginn des umgekehrten Beleuchtungswechsels, kontrolliert bei Fortdauer des letztern.

		Versuchstiere			Kontrolltiere		
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel
9. März	12 ⁰⁰ Mittag :	3	5	9 *)	6	1	—
	3 ⁰⁰ p. m. :	4	6	7 *)	7	—	—
	6 ⁰⁰ p. m. :	4	3	10 *)	5	1	1
	9 ⁰⁰ p. m.	10	4	4	—	2	5
10. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	11	5	2	—	1	6
	3 ⁰⁰ a. m.	13	4	1	1	1	5
	6 ⁰⁰ a. m.	11	5	2	—	4	3
	9 ⁰⁰ a. m. :	3	4	11	5	1	1
	12 ⁰⁰ Mittag :	4	3	11	7	—	—

*) Ein Tier bei der Beobachtung übersehen.

Als nämlich die Tiere am 45. Tage des Versuches während der Fortdauer der umgekehrten Beleuchtung beobachtet wurden, ergab sich — vgl. Tabelle 15 —, daß nun wieder ein Farbenwechsel entstanden war, der, was Länge der Dunkelperiode anlangt, dem ursprünglichen gleich; aber die Tiere waren nun während der Nacht hell und am Tage dunkel. Der Farbenwechsel hatte sich also unter dem Einfluß der umgekehrten Beleuchtung auch umgekehrt. Aus der Tabelle 15 geht das sehr deutlich hervor, wenn man die Kurve, welche die fettgedruckten Zahlen links bilden, mit der auf der rechten Seite vergleicht. Ich habe in der Zwischenzeit keine Beobachtungen gemacht und konnte daher leider nicht feststellen, wie der neue Rhythmus aus dem alten allmählich entstanden ist. Ich vermute, daß die kurze Verdunklung der Tiere, welche früher (s. Tabelle 12) am Morgen zu beobachten war, sich allmählich über den ganzen Tag ausdehnte und so mit der Periode künstlicher Verdunklung zur Deckung kam.

Man wird mit Recht einwenden, daß damit das Vorhandensein eines neuen, nicht direkt von äußern Ursachen abhängigen Farbenwechsel-Rhythmus nicht bewiesen ist; denn es könnte ja der ur-

sprüngliche Rhythmus nun vollkommen ausgelöscht sein und die täglichen Farbenänderungen möglicherweise jetzt nur noch direkt unter dem Einfluß des Beleuchtungswechsels erfolgen.

Da ich aber annahm, daß ein neuer Rhythmus sich wieder ausbilden werde, und den Prozeß seiner Fixierung nicht stören wollte, wartete ich mit der Beobachtung in dauernder Dunkelheit noch einige Zeit.

Tabelle 16.

Verhalten 67 Tage nach Beginn des Versuches mit umgekehrtem Beleuchtungswechsel.

		Versuchstiere			Kontrolltiere				
		hell	mittel	dunkel	hell	mittel	dunkel		
20. März	12 ⁰⁰ Mittag	:	5	4	8	7	—	—	Umgekehrter Beleuchtungswechsel.
	3 ⁰⁰ p. m.	:	4	2	11	5	2	—	
	6 ⁰⁰ p. m.	:	4	5	8	5	1	1	
	9 ⁰⁰ p. m.	:	12	1	4	—	—	7	
21. März	12 ⁰⁰ Mitternacht	:	14	1	2	1	2	4	
	3 ⁰⁰ a. m.	:	12	3	2	1	4	2	
	6 ⁰⁰ a. m.**)	:	10	4	3	2	1	4	
	9 ⁰⁰ a. m.	:	3	1	13	5	1	1	
	12 ⁰⁰ Mittag	:	4	6	7	7	—	—	
22. März	3 ⁰⁰ p. m.		6	1	10	7	—	—	
	6 ⁰⁰ p. m.		4	3	10	4	2	1	
	9 ⁰⁰ p. m.		1	1	15	—	—	7	
	12 ⁰⁰ Mitternacht		10	2	5	—	—	7	
	3 ⁰⁰ a. m.		13	2	2	2	3	2*)	
	6 ⁰⁰ a. m.**)		10	3	4	1	5	1	
	9 ⁰⁰ a. m.		12	3	2	7	—	—	
	12 ⁰⁰ Mittag		11	1	5	7	—	—	
	3 ⁰⁰ p. m.		3	2	12	—	—	—	
6 ⁰⁰ p. m.		2	2	13	—	—	—		

*) Vgl. Anmerkung zu Tabelle 6 auf Seite 107.

**) Dämmerung.

Dann wurden — 67 Tage nach Beginn des Versuches — die Tiere zunächst bei Fortdauer des umgekehrten Beleuchtungswechsels beobachtet. Wie Tabelle 16 lehrt, ergab sich ein umgekehrter Rhythmus ebenso wie früher, und zwar eher noch deutlicher ausgesprochen als der normale Rhythmus der Kontrolltiere. Im Dunkeln war dann der neue, umgekehrte Rhythmus ebenso vorhanden. Es sind zwar sowohl im dunkeln als auch im hellen Zustand der Tiere etwas mehr Ausnahmen vorhanden als beim natürlichen Farbenwechsel unter normalen Verhältnissen; doch das ändert an der

Sicherheit des Ergebnisses nichts. Aber eine Eigentümlichkeit zeigt der neue Rhythmus bei dauernder Dunkelheit gegenüber seinem Verhalten bei dem umgekehrten Beleuchtungswechsel: Die Tiere werden abends verspätet dunkel (erst um 12 Uhr Mitternacht) und morgens verspätet hell (erst um 3 Uhr mittags). Die induzierten Perioden des Färbungszustandes stimmen also, wenn die Tiere ins Dunkle kommen, nicht mehr ganz mit jenen Perioden überein, während welcher die induzierenden Reize wirksam waren. Daß das während des Beleuchtungswechsels der Fall war, muß also einem direkten, regulierenden Einfluß der Lichtreize zugeschrieben werden.

Man könnte sich die Entstehung des neuen Rhythmus so vorstellen, daß er sich allmählich — vorseilend — verschiebt; von dem Dunkelzustande ist dann nur der Teil zu beobachten, der schon in die Zeit der künstlichen Verdunklung (nach 7 $\frac{1}{2}$ Uhr morgens) hineinfällt. Wenn er sich dann noch weiter verschiebt, wird er mit den entsprechenden Perioden der künstlichen Beleuchtung und Verdunklung schließlich zusammenfallen. Aber dann müßte man auch annehmen, daß er sich, gleichsam seine Bewegung innehaltend, weiter verschiebt, als es der neuen, künstlichen Periodizität der induzierenden Reize entspricht; denn diese letztere Verschiebung haben wir ja tatsächlich gefunden.

Es ist also möglich, bei Tieren innerhalb des Lebens des Individuums eine natürliche Periodizität zu verändern und in diesem neuen Zustande zu fixieren. Auf die theoretischen Folgerungen gehe ich im Zusammenhang mit der vorliegenden Literatur über ähnliche Ergebnisse im Schlußkapitel ein.

Ich möchte nur noch darauf hinweisen, daß ich natürlich gerne feststellen möchte, ob der neue Rhythmus sich ebenso lange wie der alte in dauernder Dunkelheit erhält. Da ich aber die Tiere aus anderen Gründen auf alle Fälle längere Zeit in dem neuen Zustand erhalten möchte, muß ich die Mitteilung der Fortsetzung dieses Versuches auf spätere Zeit verschieben.

Eine weitere Aufgabe ist es, den Einfluß des Nervensystems auf den Farbenwechsel von *Dixippus* festzustellen, ferner zu untersuchen, ob die Lichtreize, die auf den Farbenwechsel von Einfluß sind, dabei mit den Augen oder an andern Stellen des Körpers perzipiert werden. Darüber liegen mir schon eine Anzahl Ergebnisse

vor, doch soll darüber erst später, wenn sie vervollständigt sind, berichtet werden.

VI. Allgemeines über den Farbenwechsel von *Dixippus*.

Auf die histologischen Grundlagen des Farbenwechsels von *Dixippus* gehe ich an dieser Stelle nicht ein, da einige allgemeine Erörterungen schon unmittelbar an die spezielle Beschreibung der Untersuchungsergebnisse angeknüpft wurden. Dagegen möchte ich noch auf den periodischen Charakter des Farbenwechsels sowie auf die biologische Bedeutung des letztern kurz eingehen.

1. Die Periodizität des Farbenwechsels.

Rhythmische Lebenserscheinungen sind bei Tieren ja wohlbekannt; ich erinnere nur an die Kontraktionen des Herzmuskels. Ferner möchte ich bei dieser Gelegenheit auf die Beobachtungen von BOHN (1903 und 1904) hinweisen, welcher bei Bewohnern der Gezeitenzone (Würmern und Mollusken) periodische Schwankungen verschiedener Lebensäußerungen feststellen konnte, die auch bei Konstanz der Außenbedingungen, d. h. nachdem die Tiere dem Wechsel von Ebbe und Flut entzogen waren, einige Tage fort-dauerten; sie wurden aber allmählich schwächer und hörten schließlich ganz auf. Insofern besitzen die Befunde BOHN's also Berührungspunkte mit meinen Ergebnissen über den Farbenwechsel von *Dixippus*.

Aber auch über periodische Schwankungen des Färbungszustandes bei Tieren liegen mehrere Angaben vor. Eine gewisse Ähnlichkeit mit diesen periodischen Vorgängen und ihrem Fortbestehen bei Änderung der äußern Bedingungen besitzt nach MINKIEWICZ (1909) das von ihm beobachtete Fortdauern einer „chromotropischen Stimmung“ bei einer Krabbe (*Maja*). MINKIEWICZ konnte nämlich nachweisen, daß *Maja*, welche sich längere Zeit in einem mit bestimmter Farbe ausgekleideten Aquarium aufgehalten hatte, dann, als ihr in einem zur Hälfte mit derselben, zur Hälfte mit einer andern Farbe ausgekleideten Aquarium die Wahl gelassen wurde, sich ihren Aufenthaltsort zu suchen, die Seite bevorzugte, welche die gewohnte Farbe besaß.

Eine wirkliche Periodizität des Farbenwechsels beobachtete VERRILL (1897) bei Fischen (*Fundulus*- und *Salvelinus*-Arten); diese waren nachts und zwar wahrscheinlich während des Schlafes dunkler

gefärbt als tags, es kann also hier eine richtige Schlafbewegung des Pigments vorliegen.

Schon früher hatte JOURDAIN (1878) bei einer Garneele, *Nicae edulis*, eine mit den Tagesperioden zusammenfallende Periodizität beobachtet. POUCHET (1876) fand diese allerdings nicht, aber die Beobachtung von JOURDAIN fand ihre Bestätigung durch die wichtigen Untersuchungen von KEEBLE u. GAMBLE (1900) an *Hippolyte varians*. Sie fanden bei diesem Krebs, der einen ganz auffallenden Farbenwechsel durchläuft, eine sehr ausgesprochene Tagesperiodizität. *Hippolyte* ist nachts ganz durchsichtig (abgesehen von einem blauen Pigment) infolge der Kontraktion der Chromatophoren (Nachtphase), während tagsüber eine im übrigen verschiedene Färbung infolge Ausdehnung der Chromatophoren auftritt (Tagesphase). Die Nachtphase beginnt mit dem Einsetzen der Dunkelheit und verschwindet mit dem anbrechenden Morgen. KEEBLE u. GAMBLE haben dann als Erste nachgewiesen, daß dieser periodische Farbenwechsel auch bei konstanten Außenbedingungen bestehen bleibt. So wurden 9 Individuen, die unter Lichtabschluß gehalten wurden, gegen Ende des Tages, allerdings viel früher als die Kontrolltiere, durchsichtig und gingen am folgenden Morgen auch wieder zur Tagesphase über; der Augen beraubte Tiere verhielten sich im wesentlichen gleich. Es bleibt also diese Periodizität auch im Dunkeln erhalten, doch schwächt sie sich ab, und nach einigen Tagen wurden die Versuchstiere zu jeder Zeit nur in gefärbtem Zustande gefunden. Mit diesen Beobachtungen stimmen meine Ergebnisse an *Dixippus* ganz überein, mit der Ausnahme, daß hier der Rhythmus viel länger anhält. Eine weitere Wirkung der dauernden Dunkelheit, welche KEEBLE u. GAMBLE beobachteten, war die, daß die Tiere hochgradig lichtempfindlich wurden und auf Beleuchtung und darauffolgende Verdunklung mit der Annahme des entsprechenden Färbungszustandes prompt reagierten. Etwas Ähnliches war auch bei *Dixippus* zu bemerken; denn wir sahen, daß die Individuen, welche unter dem Einfluß dauernder Dunkelheit den Farbenwechsel verloren hatten und dauernd im Dunkelzustande verharrten, infolge der kurzen Momente der Beleuchtung wieder zum Farbenwechsel übergingen. KEEBLE u. GAMBLE haben die Garneelen nicht sehr lange im Dunkeln gelassen, schließen aber aus Angaben anderer Autoren, welche jene bis 36 Tage in Dunkelheit hielten, daß der Dunkelzustand dadurch fixiert wurde. Andere Tiere wurden von den beiden genannten englischen Autoren in dauernde Beleuchtung (mit Gasglühlicht) gebracht.

doch war diese insofern nicht ganz konstant, als sie tagsüber durch diffuses Tageslicht verstärkt wurde; sie kamen dabei zu andern Ergebnissen, als sie in dieser Arbeit mitgeteilt wurden. Denn die Mehrzahl der Versuche zeigte, daß die Periodizität erhalten bleibt, indem die Nachtphase wie gewöhnlich eintrat, wenigstens in den beiden ersten Nächten des Versuches. Bei *Dixippus* verhinderte die dauernde Beleuchtung das Dunkelwerden in der Regel. Ein Experiment der genannten Autoren gab übrigens ein abweichendes Resultat, das also mit meinem sich deckt. Es sind also jedenfalls individuelle Verschiedenheiten in der Lichtstimmung bei *Hippolyte* vorhanden, wie wir das ja auch für *Dixippus* annehmen müssen. Der Einwurf, daß die Fortdauer des Farbenwechsels von *Hippolyte* während der Dauerbeleuchtung auf den vorhin erwähnten tatsächlichen periodischen Intensitätswechsel des Lichtes zu beziehen ist, hat nach den beiden Autoren wenig Wahrscheinlichkeit für sich, da die Intensitätsschwankung zu gering sei. Ein Versuch, den Farbenwechsel umzukehren, wurde nicht gemacht. Es scheint, daß die Periodizität des Farbenwechsels eine den meisten Krebsen zukommende Eigenschaft ist, denn KEEBLE u. GAMBLE fanden sie auch bei *Palaemon*-Arten, und von BAUER (05) wurde sie bei *Idothea tricuspidata* DESM., einer Isopode, beobachtet, ohne daß aber bekannt ist, ob sie sich auch bei Konstanz der Außenbedingungen erhält.

Ich möchte dann noch hervorheben, daß nach KEEBLE u. GAMBLE die Periodizität des Farbenwechsels bei *Hippolyte* begleitet wird von einer gleichen anderer Lebenserscheinungen, da nachts regelmäßig die nervöse Erregbarkeit und die Zahl der Herzkontraktionen erhöht ist und außerdem regelmäßige nächtliche Veränderungen im Muskelsystem und den Verdauungsdrüsen sich fanden. Bei *Dixippus* und nach STOCKARD (1908) auch bei *Aplopus* ist ja unter natürlichen Verhältnissen ebenfalls eine solche Periodizität in den Bewegungen vorhanden, aber diese ist nachgewiesenermaßen direkt abhängig von äußern Einflüssen und bleibt bei Konstanz der Außenbedingungen von Anfang an nicht bestehen.

Von allgemeiner Bedeutung ist die Frage, ob die rhythmischen Färbungsänderungen (und andere rhythmische Lebensäußerungen) rein autonom sind, d. h. nur auf ererbten Fähigkeiten beruhen, oder ob sie im individuellen Leben durch periodisch einwirkende Reize erst hervorgerufen sind und nach Ausbleiben derselben als deren Nachwirkungen noch längere oder kürzere Zeit fortbestehen; schließlich wäre auch eine dritte Möglichkeit vorhanden, daß nämlich beide

genannten Ursachen bei ihrem Zustandekommen gemeinsam einwirken.

Für eine Autonomie der Farbenwechsel-Periodizität — ob sie nun durch Selektion von Varietäten oder durch erblich gewordene Gewohnheiten zustande gekommen ist — soll nach VAN RYNBERK (1906) folgende Beobachtung von KEEBLE u. GAMBLE (1963) sprechen: 72 frisch ausgeschlüpfte Zoea-Larven von *Palaemon squilla* wurden an dem Tag nach dem Ausschlüpfen in dauernde Dunkelheit gebracht, so daß dann nur noch während der kurzen Momente der Beobachtung Licht auf sie einwirken konnte. An den beiden ersten Tagen des Aufenthaltes im Dunkeln beobachteten die genannten Autoren am Vormittage oder bald nach Mittag eine Ausdehnung der Chromatophoren, während diese sonst kontrahiert waren. Vom dritten Tage an blieb der Farbenwechsel aus. KEEBLE u. GAMBLE entscheiden mit Recht nicht darüber, ob dieser Farbenwechsel auf Vererbung beruht oder ob die jungen Tiere trotz der kurzen Einwirkung der Tagesperiode der Beleuchtung den Farbenwechsel erlernt haben.

Rhythmisch verlaufende Bewegungserscheinungen sind in Form der Schlafbewegungen bei Pflanzen seit langer Zeit bekannt. Die Frage „ob die Schlafbewegungen durch den Wechsel von hell und dunkel hervorgerufen werden, oder ob sie dadurch zustande kommen, daß eine erblich überkommene rhythmische Bewegungstätigkeit durch den Tageswechsel reguliert wird“ (PFEFFER, 1907), ist schon von einer Reihe von Botanikern untersucht worden. PFEFFER entscheidet sich für die erstere Alternative, während SEMON (1905) eine erbliche Fixierung derselben annimmt. Auch in ihren neuern Mitteilungen zu dieser Frage (SEMON, 1908; PFEFFER, 1908) behalten beide Autoren ihre Ansichten im wesentlichen bei. Die neuesten Untersuchungen auf diesem Gebiet von STOPPEL (1910)¹⁾ scheinen sichere Anhaltspunkte zu geben, daß das Öffnen und Schließen der Blüten bei manchen Pflanzen ein autonomer Vorgang ist. Falls dies auf Vererbung beruht, braucht es sich, wie STOPPEL bemerkt, nicht um Vererbung erworbener Eigenschaften zu handeln, da auch Selektionsvorgänge in Frage kommen können.

Die in dieser Arbeit mitgeteilten Ergebnisse können in dieser Frage auch keine endgültige Entscheidung bringen. Wenn der

1) Durch die Liebenswürdigkeit der Verfasserin bekam ich vor Veröffentlichung ihrer Arbeit Gelegenheit, die Resultate derselben aus den Korrekturbogen kennen zu lernen.

periodische Farbenwechsel von *Dixippus* im individuellen Leben erworben ist, durch die Einwirkung von Tag und Nacht, so ist es durchaus verständlich, daß die Periodizität in dauernder Dunkelheit allmählich verloren geht, da die Nachwirkungen der ursprünglichen Reize immer schwächer werden und schließlich ganz aufhören; ferner ist verständlich, daß sie in Dauerbeleuchtung und zwar bald aufhört, da die dauernde Beleuchtung selbst als ein Reiz wirkt, der dauernden Hellzustand hervorruft; und schließlich stimmt auch die Umkehrung des Farbenwechsels mit dieser Annahme, da allmählich die Nachwirkungen der ursprünglichen Reize durch den umgekehrten Beleuchtungswechsel, d. h. dadurch, daß der Reiz, die Beleuchtung, auf die Nachtzeit verlegt ist, überwunden werden. Die andere Annahme, daß nämlich der Farbenwechselrhythmus von *Dixippus* autonom, d. h. vererbt ist, wäre mit den beiden letzten der besprochenen Versuchsergebnisse auch zu vereinigen. Denn in der Dauerbeleuchtung könnte der autonome Rhythmus einfach unterdrückt sein durch die direkte Reaktion von *Dixippus* auf Licht, in der umgekehrten Beleuchtung könnte der autonome Rhythmus überflügelt werden durch einen individuell erworbenen und am Ende des Versuches sogar durch dessen Nachwirkungen. Eine Erscheinung, die in der Mitte des Verlaufs beider eben besprochener Versuche auftrat, könnte sogar gerade für die Annahme einer Autonomie der Periodizität in Anspruch genommen werden, nämlich die Erscheinung, daß trotz dauernden Hellzustandes in der Dauerbeleuchtung und trotz Veränderung des Farbenwechsels in umgekehrtem Beleuchtungswechsel bei Zurückbringen der Tiere in dauernde Dunkelheit der ursprüngliche Farbenwechsel wieder auftrat. Aber das änderte sich allerdings später, und daher läßt sich das ebensogut mit der gegenteiligen Ansicht vereinigen; man braucht nur anzunehmen, daß eine Zeitlang die Nachwirkungen des ursprünglichen Reizes stärker gewesen sind als die des neuen, obwohl der erstere vor viel längerer Zeit wirksam war. Die Ansicht, daß der Farbenwechsel von *Dixippus*, so wie er unter natürlichen Verhältnissen verläuft, vererbt ist, begegnet aber einer Schwierigkeit: Warum hört der autonome Farbenwechsel im Dunkeln auf? Um diese Annahme zu halten, muß man dann entweder annehmen, daß das eine pathologische Erscheinung ist, verursacht durch die Dunkelheit, oder daß die Dunkelheit selbst ein Reiz ist, der den autonomen Prozeß überwindet.

Es hat sich also ergeben, daß die Auffassung des periodischen Farbenwechsels von *Dixippus* als einer vererbten Eigenschaft —

wobei ich wieder ganz davon absehe, wie diese Eigenschaft ursprünglich entstanden ist — mehr Schwierigkeiten begegnet als die entgegengesetzte Meinung. Meine Versuche sollten aber zunächst darüber keine Entscheidung bringen, sondern es war mir für den Anfang nur darum zu tun, festzustellen, ob der Farbenwechsel von *Dixippus* ein periodischer Vorgang ist oder nicht und wie er sich, wenn ersteres der Fall ist, bei einer Änderung der Außenbedingungen verhält.

Die Frage, ob der periodische Wechsel eines Hellzustandes und eines Dunkelzustandes eine vererbte Eigentümlichkeit ist, soll durch weitere Untersuchungen sicher entschieden werden, wobei dann auch das Problem der Vererbung erworbener Eigenschaften berücksichtigt werden wird.

2. Die biologische Bedeutung des Farbenwechsels.

Im ersten Kapitel bin ich ausführlich auf die biologische Bedeutung der eigenartigen Reflexbewegungen von *Dixippus* eingegangen. Es liegt daher nahe, zu versuchen auch die Frage zu beantworten, was für eine Bedeutung die Pigmente und ihre Wanderung, bzw. die durch dieselben bedingten Färbungen und Färbungsänderungen besitzen. Die Gesichtspunkte, welche in dieser Hinsicht bisher aufgestellt wurden, und die Ansichten, die hierüber bestehen, sind von VAN RYNBERK (1906) zusammengestellt. Das, was das Studium der Stabheuschrecken in dieser Hinsicht ergibt, läßt sich aber erst dann übersehen, wenn auch die Vererbung und die Ontogenie der Pigmente und ihrer Fähigkeit zu wandern bekannt ist. So will ich deshalb nur ganz kurz auf die rein biologische Seite der Frage eingehen. Selbst der skeptischste Zoologe wird anerkennen müssen, daß *Dixippus* durch seine Färbung, und zwar durch jede, die er hat, Ähnlichkeit mit Pflanzenteilen besitzt, so daß er dadurch geschützt ist. Warum nun aber die große Variabilität der Färbung vorhanden ist, wird dadurch nicht vollständig erklärt, obwohl man das ebenfalls als „zweckmäßig“ im Sinne der Selektionstheorie nachweisen könnte. Ferner hat VAN RYNBERK hervorgehoben, daß bei allen Tieren der Farbenwechsel eine Schutzeinrichtung ist, wobei allerdings nicht behauptet sein soll, daß er daneben nicht auch noch andere Bedeutungen besitzen kann. Bei *Dixippus* ist das im allgemeinen auch der Fall; eine dunklere Färbung macht das Tier in der Nacht schwerer sichtbar, während es durch seine hellere Tagfarbe wohl in der Regel mehr an die Farbe seiner Futterpflanze

angepaßt ist. Wenn der Farbenwechsel so stark ist wie bei der in Fig. 2 abgebildeten Varietät, so läßt sich an dem Gesagten kaum zweifeln; wenn er aber so unbedeutend ist, daß man schon genau zusehen muß, um feststellen zu können, daß die Färbung sich wirklich verändert (vgl. z. B. Fig. 6), so ist schwer einzusehen, daß der Farbenwechsel ein Schutz gegen gesehen werden bedeuten soll. Ich glaube, daß diese Frage einer Beantwortung erst zugänglich sein wird, wenn man auf Grund ontogenetischer Beobachtungen und Vererbungsversuche festgestellt hat, was das Vorkommen so vieler Varietäten bei *Dixippus* bedeutet.

VII. Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse.

Dixippus morosus zeigt in seinen Bewegungen eine ausgesprochene Periodizität, indem er in der Nacht sich bewegt, frißt oder in „Ruhestellung“ verharrt, am Tage aber die „Schutzstellung“ annimmt. Diese Periodizität beruht darauf, daß der Übergang von Beleuchtung zur Dunkelheit die Tiere zur Bewegung veranlaßt, der umgekehrte Vorgang aber zur Annahme der Schutzstellung; sie beruht also auf der periodischen Wiederkehr der die Bewegungen reflectorisch hervorrufenden Reize. Sie ist mithin keine autonome Periodizität und setzt sich auch nicht bei Konstanz der Beleuchtungsbedingungen eine kürzere oder längere Zeit in Form von „Nachschwingungen“ fort.

Dixippus morosus kommt — wenigstens in der Gefangenschaft — in einer großen Zahl von Färbungsvarietäten vor; jede derselben macht einen für sie charakteristischen Farbenwechsel durch, nur die grüne Varietät ist unveränderlich.

Die Färbung von *Dixippus* beruht hauptsächlich auf Pigmentkörnchen, die in der Hypodermis gelagert sind, und zwar auf grünen, grauen, gelbroten und sepiabraunen.

Der Farbenwechsel beruht auf einer horizontalen Wanderung des gelbroten Pigments sowie auf einer horizontalen und vertikalen Wanderung des braunen Pigments innerhalb der Hypodermiszellen, wobei das letztere zu gewissen Zeiten von der Lage grauer Körner wie durch einen Lichtschirm verdeckt wird, zu ändern nicht.

Unter natürlichen Bedingungen sind alle farbenveränderlichen Varietäten von *Dixippus* nachts dunkel, tags hell gefärbt, seltne Ausnahmen kommen vor; der Farbenwechsel verläuft also periodisch.

Der Farbenwechsel wird beeinflußt von einem Aufenthalt der Tiere in CO₂, von der Zeit der Nahrungsaufnahme, besonders aber von

dem Wechsel zwischen Beleuchtung und Dunkelheit. Farbige Licht wirkt dabei nicht anders als weißes. Durch Beleuchtung während der Nacht werden die Tiere veranlaßt, hell zu werden, Verdunklung am Tage hat nur selten einen Erfolg.

Die Periodizität des Farbenwechsels beruht nicht auf der direkten Wirkung des periodischen Wechsels zwischen Tag und Nacht allein, sondern neben dieser auf einer Nachwirkung der periodisch wiederkehrenden auslösenden Reize.

Das geht daraus hervor, daß der periodische Farbenwechsel in dauernder Dunkelheit einige Wochen lang erhalten bleibt, wobei dann allmählich der Hellzustand zugunsten des Dunkelzustandes abgekürzt wird und schließlich ganz verschwindet; kurz andauernde Beleuchtung während sonst dauernd einwirkender Dunkelheit bringt den periodischen Farbenwechsel rasch wieder zum Aufleben. — Ferner ist das daraus zu schließen, daß trotz dauernder Beleuchtung Spuren des periodischen Farbenwechsels eine Zeitlang noch erhalten bleiben, was namentlich dann deutlich wird, wenn die Tiere in dauernde Dunkelheit gebracht werden. — Schließlich ergibt sich das oben angeführte Resultat auch aus der Beobachtung, daß bei Einwirkung eines umgekehrten Beleuchtungswechsels anfangs der normale periodische Farbenwechsel erhalten ist, wenn die Tiere im Dunkeln darauf geprüft werden; nach längerer Zeit richtet sich aber ein entsprechender, umgekehrter periodischer Farbenwechsel ein, der in dauernder Dunkelheit ebenfalls bestehen bleibt.

Der periodische Farbenwechsel von *Dixippus* ist auf keinen Fall rein „autonom“; es ist auch nicht wahrscheinlich, daß er ein autonomer Vorgang ist, der von den ein Individuum während seines Lebens treffenden Reizen nur modifiziert wird.

Freiburg i. Br., den 22. April 1910.

Literaturverzeichnis.

- BALBIANI, M., 1873, Mémoire sur le développement des Aranéides, in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 18 (p. 7, 2. Fußnote).
- BALLOWITZ, E., 1893, Über die Bewegungserscheinungen der Pigmentzellen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 13.
- BAUER, V., 1905, Über einen objektiven Nachweis des Simultankontrastes bei Tieren, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 19.
- BOHN, G., 1903, Sur les mouvements oscillatoires de *Convoluta roscoffensis*, in: CR. Acad. Sc. Paris.
- , 1904, Interventions des influences passées dans les mouvements actuels d'un animal, in: CR. Soc. Biol. Paris.
- BRAUER, FR., 1853, Über den . . . bei *Chrysopa vulgaris* SCHN. beobachteten Farbenwechsel . . ., in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 2.
- BRÜCKE, E., 1851, Über den Farbenwechsel der Chamaeleonen, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 7.
- BRUNNER v. WATTENWYL, K. und J. REDTENBACHER, 1908, Die Insektenfamilie der Phasmiden, Leipzig.
- DAIBER, M., 1904, Beiträge zur Kenntnis der Ovarien von *Bacillus rossii* FABR. nebst einigen biologischen Bemerkungen, in: Jena. Ztschr. Naturwiss., Vol. 39.
- HAGEN, H. A., 1882, On the color and the pattern of insects, in: Proc. amer. Acad. Arts Sc., Vol. 17 (N. S., Vol. 9).
- HEIDENHAIN, M., 1907, Plasma und Zelle, I. Abt., Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, Jena.
- JOHANNSEN, W., 1909, Elemente der exakten Erblchkeitslehre, Jena.
- JOURDAIN, S., 1878, Sur les changements de couleur de *Nika edulis*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 87.

- KEEBLE, F., and F. W. GAMBLE, 1900, Hippolyte varians, a study in colour change, in: Quart. Journ. microsc. Sc., Vol. 43.
- , 1904, The colour physiology of higher Crustacea (II), in: Philos. Trans. Roy. Soc. London (B), Vol. 196.
- MEISSNER, O., 1909, Biologische Beobachtungen an der indischen Stabhenschrecke *Dixippus morosus* BR. (Phasm., ORTH.), in: Ztschr. wiss. Insektenbiol., Vol. 5.
- MIENKIEWICZ, R., 1909, Versuch einer Analyse des Instinkts nach objektiver, vergleichender und experimenteller Methode, in: Zool. Jahrb., Vol. 28, Syst.
- NAGEL, W. A., 1898, Über flüssige Strahlenfilter, in: Biol. Ctrbl., Vol. 18.
- PFEFFER, W., 1875, Die periodischen Bewegungen der Blattorgane.
- , 1907, Untersuchungen über die Entstehung der Schlafbewegungen der Blattorgane, Leipzig.
- , 1908, Die Entstehung der Schlafbewegungen bei Pflanzen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28.
- POUCHET, G., 1876, Des changements de coloration sous l'influence des nerfs, in: Journ. Anat. Physiol., Vol. 12.
- POULTON, E. B., 1890, The colors of animals, London.
- , 1908, Essays on evolution 1889—1907, London.
- , 1909, Darwin and the origin of species, London.
- PRZIBRAM, H., 1907, Aufzucht, Farbenwechsel und Regeneration unserer europäischen Gottesanbeterin (*Mantis religiosa* L.), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23.
- VAN RYNBERK, G., 1906, Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere (sog. chromatische Hautfunktion), in: Ergebn. Physiol., Jg. 5.
- SEMON, R., 1905, Über die Erbllichkeit der Tagesperiode, in: Biol. Ctrbl., Vol. 25.
- , 1908, Hat der Rhythmus der Tageszeiten bei Pflanzen erbliche Eindrücke hinterlassen?, *ibid.*, Vol. 28.
- DE SINETY, R., 1901, Recherches sur la biologie et l'anatomie des Phasmes, in: Cellule, Vol. 19.
- SOLGER, B., 1889, Zur Struktur der Pigmentzelle, in: Zool. Anz., Jg. 12.
- , 1890, Nachtrag zum Artikel: „Zur Struktur der Pigmentzelle“, *ibid.*, Jg. 13.
- STEINACH, E., 1901, Studien über die Hautfärbung und den Farbenwechsel der Cephalopoden, nebst Versuchen über die autogene Rhythmizität der Chromatophoren-Muskeln, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 37.
- STOCKARD, CH. R., 1908, Habits, reactions and mating instincts of the „walking stick“, *Aplopus mayeri*, in: Carnegie Inst. Washington, Publ. No. 103.

- STOCKARD, CH. R., 1909, Inheritance in the „walking-stick“, *Aplopus mayeri*, in: *Biol. Bull.*, Vol. 16.
- STOPPEL, R., 1910, Über den Einfluß des Lichtes auf das Öffnen und Schließen der Blüten bei einigen Kompositen, in: *Ztschr. Bot.*, Vol. 2.
- TOWER, W. L., 1906, An investigation of evolution in Chrysomelid beetles of the genus *Leptinotarsa*, in: *Carnegie Inst. Washington*, Publ. No. 48.
- VERRILL, A. E., 1897, Nocturnal and diurnal changes in the colour of certain fishes and of the squid (*Loligo*) with notes on their sleeping habits, in: *Amer. Journ. Sc.* (4), Vol. 3.
- v. UEXKÜLL, J., 1897, Vergleichend-sinnesphysiologische Untersuchungen. II. Der Schatten als Reiz für *Centrostephanus longispinus*, in: *Ztschr. Biol.*, Vol. 34.
- , 1900, Die Wirkung von Licht und Schatten auf die Seeigel, *ibid.*, Vol. 40.
- ZIMMERMANN, K. W., 1893, Über die Kontraktion der Pigmentzellen der Knochenfische, in: *Verh. anat. Ges. (Göttingen)*.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

Fig. 1. Grüne Varietät, a) Dorsalseite, b) Ventralseite.

Fig. 1—7 sind von Herrn Universitätszeichner SCHILLING nach lebenden Tieren in natürlicher Größe gezeichnet.

Fig. 2. Grünes Tier mit braunen Flecken.

Fig. 3—7. Braune Varietäten, a) im Hellzustande, b) im Dunkelzustande.

Tafel 2.

Fig. 8—10. Querschnitte durch die Hypodermis eines rein grünen Tieres. — Vergrößerung: Apochrom. hom. Immers. 1,5; Okul. 4, Tubuslänge 16 cm, gez. auf Objektischhöhe.

Fig. 11. Ein Stück Hypodermis eines grünen Tieres, nach dem Leben gezeichnet. — Apochrom. 3 mm, Okul. 6.

Fig. 12. Dasselbe, mit wenigen, kleinen, braunen Pigmentklumpen.

Fig. 13—16. Dasselbe von einem Tier einer braunen Varietät.

Fig. 13. Tagstellung des Pigments. Fig. 14. Übergangstellung.

Fig. 15. Übergangstellung. Fig. 16. Nachtstellung des Pigments.

Fig. 17—20. Dasselbe, von einem Individuum der hell gelbbraunen Varietät. Fig. 17 u. 18. Tagstellung des Pigments. Fig. 19. Übergangstellung. Fig. 20. Nachtstellung.

Fig. 21—22. Flächenschnitte durch die Hypodermis eines braunen Tieres. Fig. 21. Pigment in Tagstellung. Fig. 22. Pigment in Nachtstellung. Vergrößerung ebenso.

Tafel 3.

Fig. 23—25. Querschnitte durch die Hypodermis eines braunen Tieres. Fig. 23. Tagstellung des Pigments. Fig. 24. Schnitt durch einen dunklern Fleck. Fig. 25. Pigment in Nachtstellung. Vergrößerung: Apochrom. 1,5 mm, Okular 12; sonst wie oben.

Fig. 26—27. Querschnitte durch die Hypodermis eines braunen Tieres, das gerade im Begriffe stand, sich zu häuten. Fig. 26. Pigment in Nachtstellung; abgehobene alte und neugebildete Cuticula sichtbar. Fig. 27. Pigment in Tagstellung; alte Cuticula nicht eingezeichnet. Vergrößerung: Apochrom. 1,5 mm, Okular 4, sonst wie oben.

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Lokalisation der Erbanlagen.

Von

Reinhard Demoll,

Privatdozent und Assistent am Zool. Institut zu Gießen.

Die Frage nach der Lokalisation etwa anzunehmender Erbanlagen scheint in letzter Zeit eher verwickelter geworden zu sein, als sie es noch vor wenigen Jahren war. Denn während man früher für die Annahme von Kern und Plasma nur Wahrscheinlichkeitsgründe ins Feld führen konnte, stehen wir heute vor der Tatsache, daß sowohl für das Monopol des Kernes wie auch für die Lokalisation der Anlagen in Kern und Plasma direkte Beweise vorzuliegen scheinen.

Dieses Dilemma zwingt unsere Anschauungen in ganz bestimmte Bahnen. Beide Gruppen von Beweisen wurden anerkannt; dem Plasma sollte das Monopol der Anlagen für die ersten Embryonalstadien zukommen, dem Kern das Monopol für alle darauffolgenden Prozesse.

Es bleibt aber noch eine zweite Möglichkeit gegenüber solchen sich widersprechenden Fakta: die Untersuchung, ob nicht die eine der Beweisgruppen eine Deutung zuläßt, die ihr die Beweiskraft raubt. Auch dies wurde schon versucht, jedoch, wie mir scheint, ohne vollständig zu überzeugen.

Bevor ich nun selbst dazu übergehe, auf diesem Wege die Möglichkeit einer Vereinigung der verschiedenen Tatsachen darzutun, ist es erforderlich, in aller Kürze die Frage etwas näher zu präzisieren, die Beweise für und wider anzuführen und auf die Punkte auf-

merksam zu machen, die eine Lösung der Frage in der oben ange-deuteten Weise unwahrscheinlich machen.

Inwieweit wir berechtigt sind, eine Anlagesubstanz in den Geschlechtszellen anzunehmen, gleichgültig, ob wir in dem Entwicklungsgeschehen einen extrem epigenetischen, präformierten oder mne-mischen Prozeß sehen, dies zu erörtern ist hier nicht der Platz. Wir gehen in unserer Betrachtung von ihrer Existenz aus, und er-innern uns nun zunächst an die Ergebnisse und Beobachtungen, die unzweideutig auf das Monopol des Kernes hinweisen.

Neben den immer wieder betonten Beziehungen, die der Kern zu den Gestaltungs- und Stoffwechselprozessen der Zellen zeigt, und neben der Tatsache, daß die Vorgänge bei der Befruchtung, der Reifung und bei der Zellteilung ganz allgemein aufs genaueste den Anforderungen entsprechen, die wir an eine Erbmasse stellen müssen, neben diesen Fakta, die noch nichts über das Monopol des Kernes, sondern nur über dessen Teilnahme an den Vererbungsvorgängen aussagen, sind es einmal die Untersuchungen von STRASBURGER (1884, 1908), die zeigen, daß eine normale Befruchtung durch den Kern allein ausgeführt werden kann. Ist dies aber auch nur für eine einzige Art erwiesen, so müssen wir dem dennoch eine prin-zipielle Bedeutung zuerkennen.

Das zweite Moment, das geeignet ist, dem Kern allein den Be-sitz von Anlagen zuzuschreiben, liegt in dem Fehlen irgendeiner Substanz außerhalb des Kernes, die den Anforderungen einer Erb-masse entspricht. Man könnte wohl annehmen, daß es der Unvoll-kommenheit der Technik zuzuschreiben sei, wenn bis heute ein solcher Nachweis ausblieb. Dies wird aber sehr unwahrscheinlich, wenn wir bedenken, wie weit uns unsere Technik bereits in der Erkenntnis der Erbträger innerhalb des Kernes gebracht hat.

Man hat ferner die Mitochondrien als Erbträger angeführt und ihr Verhalten gerade in Rücksicht auf die Erfüllung der an sie zu stellenden Forderung geprüft. Ich führe hier die Ergebnisse von MEVES (1908, p. 854, 855), einem eifrigen Vertreter dieses Stand-punktes, an. Die erste Forderung: Äquivalenz der männlichen und weiblichen Erbmasse, ist quantitativ nicht erfüllt. Wenn aber MEVES meint, daß dadurch seinen Anschauungen keine erheblichen Schwierigkeiten erwachsen, weil quantitative Ungleichheit nicht auch eine qualitative zu sein braucht, so möchte ich dagegen die Schwierig-

keit doch nicht zu gering erachten, da uns ein solches Verhalten unwahrscheinlich wird. einmal deshalb, weil wir berechtigt sind zu erwarten, daß hier in hohem Maße ökonomische Prinzipien sich äußern werden. Ist aber die Mitochondrienmenge des Spermatozoons ausreichend, so trägt das Ei für die äquivalente Funktion ein Zuviel. Dieses Zuviel ist es, was befremdet. Das zweite Moment: Nicht nur diese theoretische Erwägung läßt die quantitative Differenz als in diesem Zusammenhang beachtenswert erscheinen, sondern auch die Tatsache, daß die als Anlagen anerkannten Organellen des Kernes bei qualitativer Äquivalenz auch eine quantitative erkennen lassen. Warum aber bei den Kernanlagen diese Übereinstimmung, bei denen des Plasmas aber nicht? In demselben Sinne kann auch die Übereinstimmung qualitativer und quantitativer Differenzen bei Auftreten von geschlechtsbestimmenden Chromosomen und bei den Experimenten von HERBST verwertet werden.

Auch die zweite Forderung: „gleichwertige Teilung“, wird nicht erfüllt. Wenn MEVES dem Satze, daß von einer peinlich genauen Teilung freilich nicht die Rede sein kann, eine Betrachtung anfügt, um auch hier die Schwierigkeiten als nicht unüberwindliche hinzustellen, so läßt sich doch nicht leugnen, daß Schwierigkeiten bestehen, die um so mehr ins Gewicht fallen müssen, als auch die erste sowie die dritte und letzte Forderung in gleicher Weise mancherlei Hilfsannahmen nötig machen, zu denen wir uns schwer verstehen können.

Das dritte: ein Mechanismus zur Verhütung der Summierung der Erbmasse, könnte bei Spermatozoen nach den Untersuchungen von DUESBERG (1907) eventuell noch als existierend angenommen werden. Doch fehlt auch hier wieder die zu fordernde gleiche Teilung. Bei Eiern ist nichts davon zu beobachten. MEVES nimmt hier die Anschauungen von NÄGELI auf, wonach eine Summierung der Micellenreihen im Querschnitt, auf die es allein ankäme (?), durch die Conjugationsweise der väterlichen und mütterlichen Anlagen verhindert werden soll. Dann aber müssen wir uns wieder fragen: Warum findet bei den beiden Erbanlagen ein so grundverschiedener Reduktionsmodus statt. Ja, nicht nur, daß diese prinzipiell verschiedenen Vorgänge sich auf Anlagen des Kernes einerseits und auf die des Plasmas andererseits erstrecken. Nehmen wir die Ansicht von MEVES auf, wonach bei den Spermatozoen die Reduktion durch Teilung stattgefunden hat, so haben wir selbst für die Mitochondrien zwei ganz verschiedene Modi, und dies, obwohl bei der Bildung der

Richtungskörperchen auch den Mitochondrien im Ei Gelegenheit gegeben wäre, dem allgemein geübten Modus zu folgen. Wohl müssen wir zugeben: würden wir nur die Mitochondrien und nicht auch die Chromosomen kennen, so wären wir jedenfalls geneigt, die zu stellenden Forderungen als einigermaßen erfüllt anzusehen. Da wir aber beobachten, wie die Chromosomen sehr viel mehr leisten als die Mitochondrien, wie sie all das viel präziser und exakter ausführen und so selbst denjenigen, der die Forderungen stellt, durch die peinlich genaue Ausführung in Staunen setzen, so hat dies zur Folge, daß wir jeder postulierten Erbmasse sehr viel mehr zutrauen, daß wir nicht nur verlangen, daß wir die Vorgänge mit „wenn und aber“ in der erforderlichen Weise deuten können, sondern daß die Prozesse uns eine eindeutige Antwort geben.

Dies mag genügen, um darzutun, daß der Annahme vom Kernmonopol eine hohe Wahrscheinlichkeit aus dem Umstande erwächst, daß es bisher nicht gelungen ist, eine Substanz im Plasma zu finden, die mit einiger Gewißheit als Anlage aufzufassen ist.

Eine weitere wichtige Stütze hat diese Hypothese gewonnen durch die experimentellen Ergebnisse von BOVERI, die darin gipfeln, daß durch ungleiche Chromatinverteilung bei den Furchungsteilungen Asymmetrien des Larvenkörpers entstehen, für die, wie BOVERI (1907, p. 112) näher ausgeführt hat, weder Plasma noch Centrosom, das ebenfalls schon als Erbträger in Anspruch genommen wurde, verantwortlich gemacht werden können.

Schließlich weist auch das Auftreten rein väterlicher Larvencharaktere bei eikernlosen Seeigelbastarden auf eine Determinierung dieser Entwicklungsprozesse durch den Kern hin (BOVERI, 1889, 1895).

Es ist klar, daß nur die Mitose eine Garantie bietet für eine exakte Teilung der Anlagen. Denn wozu sonst diese komplizierten Prozesse, wenn eine Amitose dasselbe vermag? Nun wurde in neuester Zeit wieder von GODLEWSKI (1909, p. 120) darauf hingewiesen, daß bei einigen Protozoen mehrere Generationen hindurch amitotische Teilungen beobachtet wurden. Da aber angenommen werden muß, daß die Erbmasse stets nur mitotisch sich teilt, muß diese Forderung auch auf den Kern der Protozoen (eventuell nur auf den Geschlechtskern) ausgedehnt werden. Dennoch scheint mir vorderhand in diesen Befunden kein Argument gegen den Kern als Erbträger zu liegen. Denn nach den Untersuchungen von HARTMANN müßte hier erst der Beweis erbracht werden, daß es sich hier um einen einheitlichen Kern handelt. Zeigt er sich dagegen

als polyenergisch, so fällt damit die Forderung einer minutiösen Teilung, da es sich dann vermutlich nicht um Teilungen innerhalb der einzelnen Kerne, sondern nur um Verteilung ganzer Kerne handelt.

Die Beobachtungen von Amitosen in Geschlechtszellen von Metazoen können hier übergangen werden, da sie alle noch des Nachweises bedürfen, erstens, daß solche Zellen befruchtungsfähig sind, und zweitens, daß, falls dies zu bejahen, sie imstande sind, normale Individuen zu bilden.

Gehen wir nun zu den Momenten über, die neben dem Kern auch dem Plasma einen Anteil an den Vererbungserscheinungen zu sichern scheinen. Sie sind nicht zahlreich, aber, wie es den Anschein hat, unbedingt zwingend.

Wenn ein kernloses Eifragment, das von einem artfremden Spermatozoon zur Entwicklung angeregt wurde, in den ersten Stadien lediglich mütterliche Charaktere zeigt, so kann wohl nur das Plasma dafür verantwortlich gemacht werden. Gegen diese Folgerung läßt sich ebensowenig etwas vorbringen wie gegen die betreffende von GODLEWSKI u. a. beobachtete Tatsache. Dieselbe Antwort ergeben die Bastardierungsversuche, die mit normalen Seeigeleiern und artfremdem Sperma zahlreich ausgeführt wurden (GODLEWSKI, DRIESCH, BOVERI, LOEB, KUPELWIESER, HAGEDOORN, FISCHEL, HERBST u. a.). Die Angaben all dieser Autoren stimmen darin überein, daß sich auf den ersten Entwicklungsstufen lediglich der mütterliche Einfluß bemerkbar macht, und da dies auch bei kernlosen Eiern zutrifft, so folgt weiter, daß dieser Einfluß lediglich vom Plasma ausgeht. Nur über die Grenzen dieses Einflusses bestehen noch geringe Meinungsverschiedenheiten, die jedoch auch durch die erneuten Untersuchungen von BOVERI und DRIESCH immer mehr gehoben wurden. Da wir später näher hierauf einzugehen haben, sei hier nur erwähnt, daß eine die Entwicklung bestimmende Funktion der Kerne erst etwa auf dem Gastrulastadium — bei verschiedenen Organen zu etwas verschiedener Zeit — einsetzt.

Sehen wir nun, wie sich die Anhänger des Kernmonopols mit diesen Tatsachen abgefunden haben. Ich begnüge mich hier, die Auffassung von BOVERI, von STRASBURGER und von RABL anzuführen.

BOVERI (1892, 1895, 1903) erkennt unumwunden das Plasma als Träger der Erbmassen für die ersten Entwicklungsstufen an. Er unterscheidet demnach präformierte Qualitäten des Eiplasmas und vom Kern bestimmte, epigenetische Qualitäten. Während also dem

Kern die dominierende Rolle als Bildner der Individualität, der Art und event. auch der Gattung zukommt, ist „im Eiprotoplasma der Seeigel . . . in der Hauptsache nur die Bestimmung für gewisse embryonale Vorgänge gegeben . . . die für die definitive Gestaltung des neuen Individuums so indifferent sind, daß . . . ihre Specificität später wirkungslos untergeht“ (BOVERI, 1903, p. 361—362). Dieser Auffassung hat sich auch O. HERTWIG angeschlossen. Ebenso GODLEWSKI, wenn er sagt, daß „die Kernsubstanz als Träger des Bedingungskomplexes für das Manifestwerden der elterlichen Charaktere“ aufzufassen ist (1909, p. 126).

Die Einwände, die dagegen erhoben werden können, sind enthalten in den Tatsachen und theoretischen Erörterungen, die ein Kernmonopol verlangen. Prinzipieller Natur sind sie allerdings nicht; denn es läßt sich sehr wohl auf diese Weise das Kernmonopol einengen, ohne es ganz aufgeben zu müssen. Immerhin ist es etwas seltsam, daß diese Plasmaerbtträger lediglich im Ei, nicht auch im Sperma enthalten sind. Denn daß dies der Fall, zeigt einmal die reine Kernbefruchtung, wie sie von STRASBURGER beschrieben wurde, und ferner die Tatsache, daß bei den oben beschriebenen Bastardierungsversuchen mit Seeigeleiern die ersten Stadien rein mütterlich sind, obwohl doch auch Spermaplasma in das Ei eingedrungen ist. An den verschiedenen Plasmaquantitäten kann dies aber nicht liegen; dies lehrt uns schon die Äquivalenz der beiden Kernanlagen. Die Ursache muß in dem Fehlen von Plasmaanlagen im Spermatozoon gesehen werden. Die sich hieraus ergebende Folgerung, daß die Plasmaanlagen niemals an der Amphimixis teilnehmen, daß sie also durch alle Generationen hindurch mütterlich waren und bleiben werden, diese Folgerung, meine ich, hat doch etwas Bedenkliches für die ganze Auffassung.

STRASBURGER ist bestrebt, das Kernmonopol voll und ganz aufrecht zu erhalten. Er sucht die Ergebnisse von GODLEWSKI dahin zu deuten, daß es sich hier um eine Wirkung des Mediums handelt, in dem die Chromosomen aktiviert werden, und daß „bestimmte Sonderungen zu Beginn der Keimentwicklung auch durch mechanische Ursachen mitbedingt sein könnten, also eine spezifische Äußerung der im Kern vertretenen Erbfähigkeiten nicht verlangen“ (1908, p. 536).

Nun liegt aber bereits in dem Wort „mitbedingt“ die Forderung von Faktoren, die innerhalb der Zelle liegen. Da diese aber nicht im Kern lokalisiert sein können, so müssen sie in der Anisotropie

des Plasmas gegeben sein, die schließlich ihrerseits wieder auf vorhandene Anlagen zurückzuführen ist. Wie mir scheint, gelingt es demnach nicht, auf diesem Wege um die Annahme von Plasmaanlagen herumzukommen.

Schließlich sucht RABL (1906), obwohl er durchaus nicht für das Kernmonopol eintritt, eine Erklärung in dem Umstande, daß das Eiplasma während der Eireifung von dem Kern in einer Weise beeinflusst wird, die sich nach der Befruchtung noch bemerkbar macht. Die spätern Ausführungen werden zeigen, inwieweit sich diese Auffassung mit der meinigen berührt. Den Einwand GODLEWSKI's (1909, p. 176, 177), daß das Problem der Anlagen erst mit der Befruchtung auftaucht und nicht auch auf die reifenden Keimzellen ausgedehnt werden kann, halte ich nicht für berechtigt. Liegt doch gerade die Kontinuität im Wesen der Anlagen begründet.

Während wir also die experimentellen Ergebnisse als beweiskräftig für das Vorhandensein von Anlagen im Plasma auffassen müssen, können wir andererseits nicht beistimmen der vielfach vertretenen Auffassung, daß der Anteil des Plasmas als Erbträger schon durch seine Beziehungen zum Kern gewährleistet werde. Kann der Kern nicht ohne Plasma seine Anlagen zur Entfaltung bringen, so soll damit auch das Plasma als Erbträger gekennzeichnet sein. Obwohl die Bastardbefruchtung kernloser Seeigelfragmente lehrt, daß, sobald der rein mütterliche Typus in der Entwicklung schwindet, dieser weiterhin stets von einem rein väterlichen Typus vertreten wird, und obwohl hieraus im Verein mit den Ergebnissen STRASBURGER's die Konsequenz zu ziehen ist, daß das Plasma im Verlauf der spätern Entwicklung keinen die Qualität der Funktion ändernden Einfluß auf die Kernanlagen auszuüben vermag, so glaubt man sich dennoch berechtigt zur Auffassung, daß aus den oben angeführten Gründen das Plasma als Erbträger zu bezeichnen sei.

Sowohl von BOVERI als auch von O. HERTWIG wurde bereits nachdrücklich auf das Irrtümliche dieser Erwägungen hingewiesen, ohne jedoch, wie es scheint, allgemein zu überzeugen. Wenn GODLEWSKI in seiner neuesten Publikation (1909, p. 241) zu dem Schluß kommt, daß die „kontinuierlichen Wechselbeziehungen zwischen den beiden Zellbestandteilen eine so scharfe Trennung dieser beiden Zellkonstituenten in bezug auf das Vererbungsproblem nicht als zulässig erscheinen lässt“, so dürfen wir wohl annehmen, daß er diesen Standpunkt nicht deshalb vertritt, weil er der einfachen Beweisführung

seiner Gegner nicht zugänglich ist. Denn daß wir die Frage aufzustellen berechtigt sind: zieht der Maschinist oder die Maschine den Zug?, obwohl die Maschine ohne Heizer nichts zu leisten vermag, sieht man wohl ohne weiteres ein. Denn man fragt hier: wer leistet den Energieumsatz, und nicht auch: wer setzt die hierzu nötigen Bedingungen?

Die Meinungsdivergenzen zwischen VERWORN, GODLEWSKI u. a. einerseits und BOVERI, O. HERTWIG u. a. andererseits scheinen mir etwas tiefer zu liegen, nämlich an der verschiedenen praktischen Anwendung des Begriffs: Anlage.

Versuchen wir diese Differenzen scharf hervorzuheben, so knüpfen wir am besten an eine Überlegung von ROUX an. Dieser unterscheidet (1905, p. 39) erstens die spezifischen Ursachen, die die typische Art der Entwicklung bestimmen, dann die durch die Tätigkeit der spezifischen Ursachen geschaffenen expliziten Faktoren und schließlich die nötigen Ausführungsursachen.

Die verschiedenen Auffassungen der beiden Parteien basieren nun, wie mir scheint, weniger darauf, daß auf der einen Seite die Ausführungsursachen als nicht zum Begriff „Anlagen“ gehörig abgelehnt, auf der andern aber darunter subsumiert werden. Vielmehr sind sie einmal darauf zurückzuführen, daß wir heute nur wenige von den inneren Ausführungsursachen wirklich mit Sicherheit als solche diagnostizieren können. Während nun ein Teil der Forscher auf diesen Gebieten dazu neigt, solange sie sich auf dieser terra incognita bewegen, eher zuviel als zuwenig als Anlagen anzusprechen, folgen die Andern dem entgegengesetzten Prinzip, indem für sie nur die Faktoren in Betracht kommen, für die sich mit unsern Hilfsmitteln ein Substrat auffinden läßt, das den zu Anfang ausgesprochenen Forderungen entspricht.

Die Entscheidung, ob Ausführungsursache oder nicht, ist aber nicht die einzige Schwierigkeit, die einer einheitlichen Auffassung entgegensteht. Weiter kommt noch hinzu, daß es nicht immer ohne weiteres zu übersehen ist, ob eine aktivierte Anlage an Ort und Stelle auch aktiviert wurde oder ob sie in ihrem inaktivem Zustande in einem andern Plasmabezirke gelegen hatte. Denken wir uns, wir finden Anlagen im Plasma, so ist zunächst zu untersuchen, ob es sich um inaktive oder aktive handelt, und wenn letzteres der Fall, ob sie als inaktive Anlagen nicht etwa im Kern lokalisiert waren. RABL (1906) hat bereits darauf hingewiesen, doch ist es nicht immer

leicht, dies zu entscheiden, und es hat dies wohl auch zu manchen verschiedenen Deutungsversuchen und Schlußfolgerungen Anlaß gegeben.

Sind wir nun auch zurzeit noch nicht imstande, der erstgenannten Quelle von Mißverständnissen durch eine geeignete Definition des Begriffes „Anlage“ vorzubeugen, so können wir doch wenigstens auf die Beachtung des zweiten Punktes hinweisen, indem wir definieren: Anlagen sind Komplexe von inneren — inaktiven — Bedingungen, die für die Entwicklung spezifisch, d. h. qualitativ bestimmend, sind. Durch das Ausschalten der aktivierten Anlagen aus dem ganzen Lokalisationsproblem, wird die Frage wesentlich vereinfacht werden.

Sagen wir nun, das Plasma enthält keine Erbanlagen, so heißt dies: das Plasma kann Änderungen erfahren, ohne daß dadurch der Entwicklungsmodus verändert wird, vorausgesetzt, daß er überhaupt noch ungehemmt sich vollziehen kann, und abgesehen von den Defekten, die event. durch die gleichzeitig entstandene Änderung bereits aktivierter Anlagen entstehen. Es würde dies nach unsern heutigen Kenntnissen beispielsweise dadurch erläutert werden, daß ein Spermakern in artfremdem Plasma entweder überhaupt nicht in Funktion tritt, oder aber genau in derselben Weise wie in artgleichem.

Ich habe als Beispiel gesetzt, das Plasma enthalte keine Erbanlagen. Dies soll nicht zugleich eine Behauptung sein. Es kommt mir unter anderm in Nachfolgendem nur darauf an, zu zeigen, daß die Tatsachen, die man bisher gegen das unumschränkte Monopol des Kernes, das sich auch auf die ersten Embryonalstadien ausdehnen soll, ins Feld geführt hat, bei eingehender Betrachtung vielmehr für als gegen das Monopol sprechen. Inwieweit aber der Nachweis, daß kein Argument „gegen“ eine Annahme existiert, auch als Beweis „für“ angesprochen werden darf, das zu beurteilen, bleibe dem Leser überlassen. Mir selbst scheint eine solche Gleichsetzung um so voreiliger, als die Begriffe über Anlagen infolge mangelnder Kenntnis ihrer Funktionsweise noch nicht klar liegen und damit die Möglichkeit gegeben ist, daß nach heutigem Stande dieses Wissenszweiges Bedingungen für außerhalb dieses Begriffs liegend angesprochen werden, von denen spätere Forschungen vielleicht ihre Einbeziehung fordern werden.

Ich konnte mich um so eher entschließen, meine Auffassung des Lokalisationsproblems niederzuschreiben, als die Voraussetzung, von der ich hierbei ausging, so elementarer Natur ist, daß sie gewiß

von den meisten Autoren, wenn nicht von allen, die dieser Frage näher getreten sind, gemacht wurde, aber vielleicht eben deshalb, weil sie einen elementarsten Vorgang in die Betrachtung einführt, bisher nicht weiter gewürdigt und in ihren Konsequenzen beachtet wurde, wie ja die durchsichtigsten Wahrheiten immer am leichtesten übersehen werden.

DRIESCH hat mehrfach darauf hingewiesen, daß die Zellen des Embryos mit fortschreitender Entwicklung eine Beschränkung der Potenzen erfahren und daß demnach das Problem besteht: Welche Faktoren ermöglichen es, daß der Organismus wieder ein seinem Ausgangspunkt Gleiches schafft? Diese Frage fordert aber ihre Antwort nicht allein von dem, der DRIESCH auch in seinem weiteren Gedankengang folgt und daraus den Schluß zieht, daß die Annahme von Anlagen überhaupt nicht berechtigt sei. Es bestehen Beweise genug, gestützt von theoretischen Überlegungen, die die Existenz von Anlagen zeigen. Es fragt sich daher, wie läßt sich DRIESCH'S Einwand mit unsern Auffassungen der Erbsubstanz vereinigen.

Im Prinzip derselbe Einwand liegt auch in den Arbeitsergebnissen von RUBNER. Er hat gezeigt, daß das Prinzip von der Erhaltung der Energie auch auf die belebte Materie anzuwenden ist, daß hier eine Lebenseinheit nicht unbegrenzt Energie umzusetzen vermag, sondern daß ihrer Funktion Grenzen gesetzt sind. Er kommt auf Grund eingehender Untersuchungen zu dem Resultat, daß 1 Kilo Lebendgewicht der Tiere nach dem Wachstum während der Lebenszeit annähernd ähnliche Energiemengen verbraucht. „Die im ganzen Leben verbrauchte (relative) Energiesumme ist annähernd konstant. Die Lebensdauer läßt sich demnach als eine Funktion des Energieverbrauchs der Biogene und Bionten ausdrücken.“ (RUBNER, 1909, p. 143.) Dieses „energetische Gesetz der Begrenzung des Wachstums und der Lebensdauer“ (1909, p. 720) besagt aber für unser Problem, daß auch Anlagen nicht unbegrenzt aktiv wachsen und sich teilen können. Da aber im Wesen der Anlagen die Fähigkeit liegen muß, sich unverändert durch Generationen hindurch zu erhalten, ohne eine Einbuße ihrer energetischen Funktionsmöglichkeiten zu erleiden, so werden wir notwendig zu dem Schluß gedrängt, daß die Erbmasse, die schon ungezählte Ketten

von Generationen durchlaufen hat, sich von Anbeginn an absolut passiv verhalten mußte.

Man wird hier zunächst mancherlei dagegen vorbringen. Man wird wohl zugeben müssen, daß die Erbsubstanz, nachdem sie einen Organismus sich entwickeln ließ, nicht mehr dieselbe sei wie zuvor. Man wird aber vielleicht die Kontinuität der Anlagen dadurch zu retten meinen, daß man annimmt, daß bei Aktivierung des Teilchens *a* (ich will sie nach WEISMANN Biophoren nennen) ein gleicher noch nicht aktivierter Biophor *a'* den Verlust sofort durch Wachstum und Teilung deckt. Allein es bleibt hier immer noch das prinzipielle Bedenken bestehen: Wenn *a'* heranwächst und sich teilt, so hat es hierdurch Arbeit geleistet, die für ihn eine Verminderung seiner energetischen Potenzen bedeutet. Nun entsteht aber eine Anlagemasse nicht *de novo*, sondern stets in Anlehnung an eine vorhandene, d. h. die gegebene Anlage läßt beim Wachstum nichts Neues aus sich entstehen, sondern immer nur Gleiches. Hat also *a'* bis zu seiner Vermehrung eine Arbeit geleistet und damit eine Einbuße seiner Fähigkeiten erlitten, so muß das Entstandene dieselbe Einbuße gegenüber dem ursprünglichen *a'* zeigen. Ein noch so geringes Minus aber an energetischer Potenz müßte infolge der Summierungen schon nach wenigen Generationen zum Untergang der Arten führen. Also auch bei Assimilation, Wachstum und Teilung muß sich die Anlagesubstanz passiv verhalten.

Damit sind wir zu Forderungen gelangt, für die sich nur zum Teil heute schon Belege finden lassen. Was die Assimilation und das Wachstum anlangt, so liegt in dieser Hinsicht so wenig Sicheres vor, daß es wohl am besten ist, das Postulat auf sich beruhen zu lassen, ohne den Versuch zu machen, es durch unzulänglich erkannte Vorgänge stützen zu wollen. Man könnte an das passive Wachsen von Krystallen erinnern, doch ist damit nicht viel gewonnen. Denn wir haben hier insofern einen andern Bildungsakt vor uns, als der Krystall nicht notwendig an einem vorhandenen zu entstehen braucht. Es muß uns daher genügen festzustellen, daß die Annahme einer Anlagesubstanz und die Anerkennung des energetischen Prinzips auch in der belebten Materie notwendig ein passives Wachstum der Erbmasse fordern. Immerhin sei darauf hingewiesen, daß auch schon von anderer Seite Wachstumsvorgänge bei den Anlagen vermutet wurden, die sich mit passivem Wachstum nahezu decken. HAECKER kommt in seiner neuesten Publikation

(1910, p. 198) zu der Mutmaßung, daß das Zellplasma auf Grund der ihm zuteil gewordenen Biophoren wieder auf den Kern zurückwirkt und die Fähigkeit besitzt, Teile der Kernerbmasse mehr oder weniger umzuprägen und sich zu assimilieren. „Eine Umstimmung oder Hemmung der fremdartigen (dominierenden) Kernsubstanzen durch das einseitig rezessiv determinierte Zellplasma...“ Solche Prozesse sind nicht gut ohne die Annahme eines passiven Wachstums zu erklären.¹⁾

Müssen wir die passive Ernährung vorderhand als notwendiges Postulat hinnehmen, so können wir hinsichtlich der passiven Teilung der Anlagen schon viel eher auf positive Ergebnisse hinweisen. In erster Linie kann ich mich hier auf BOVERI berufen, den hauptsächlich seine Studien an *Ascaris*-Embryonen (1904) zu der Überzeugung brachten: „Der Kern teilt sich nicht, sondern er wird geteilt“. Ähnlich äußern sich auch BERGH (1892) und DRIESCH (1904) sowie STRASBURGER hinsichtlich der Zellteilung von *Spirogyra*. Daß das Centrosom in seiner Funktion unabhängig ist vom Vorhandensein der chromatischen Masse, hat McCLENDON (1908) nachgewiesen. Doch sagt dies nicht notwendig auch etwas über die Passivität der Anlagen aus. Immerhin ist es eine Vorbedingung und insofern für uns von Wert. Eine passive Führung des Centrosoms vom Plasma aus wird auch von v. KOSTANECKI u. WIERZEJSKI (1896) angenommen. Dafür spricht auch das Verhalten des Spermacentrosoms im artfremden Ei, wo es im Teilungsrythmus sich dem mütterlichen Typus anzuschließen scheint.²⁾

Prinzipielle Schwierigkeiten bestehen demnach für die beiden Forderungen nicht. Über die eine wissen wir heute nach keiner

1) Das passive Wachstum der Anlagen läßt eine Vererbung erworbener Eigenschaften leichter vorstellbar erscheinen. Denn einmal müssen wir annehmen, daß erhöhte Tätigkeit eines Muskels eine erhöhte Ernährung der betreffenden Anlagen von seiten des Plasmas bewirkt, wodurch das Organ zu weiterer Funktion befähigt wird. Wenn aber die Stoffwechselprodukte das Sarcoplasma zur Bildung dieser Substanzen anregen, so ist es denkbar, daß sie auch das Plasma der propagatorischen Zellen zur gleichen Tätigkeit anregen und damit eine passive Vergrößerung der betreffenden Anlagen in den Keimzellen hervorrufen.

2) Diese Abhängigkeit wäre für die Auffassung von HARTMANN u. v. PROWAZEK, wonach das Centrosom der sexuell differenzierte Kern sein soll, nicht günstig.

Richtung hin etwas auszusagen; die zweite sehen wir mit großer Wahrscheinlichkeit erfüllt.

Versuchen wir nun darauf aufbauend ein Bild von der Funktionsweise der Anlagen zu gewinnen.

Wenn ein Ei sich zu teilen beginnt, so wird die Ontogenese nicht von derselben Erbmasse geleitet, die auch in den neugebildeten propagatorischen Zellen auftritt, sondern die Anlage, die hierbei aktiviert wird, entsteht durch Teilung aus der ursprünglich gemeinsamen Anlage. Während nun aber das eine Teilprodukt wenigstens in einigen seiner Elemente aktiv wird und so die Embryonalentwicklung spezifisch bestimmt, verharret der andere Teil in absoluter Passivität, wächst und teilt sich aufs neue passiv, gibt hierbei wieder Anlagen ab, die bestimmt sind, aktiviert zu werden, ohne aber selbst irgendwie eine Einbuße seiner energetischen Fähigkeiten zu erfahren, bis diese Anlagensubstanz die Keimbahn durchlaufen hat und damit die Urkeimzellen gebildet sind. Das weitere Schicksal unterscheidet sich nur dadurch, daß von nun an nicht zu aktivierende und passiv verharrende Teile entstehen, sondern daß beide Tochterkerne stets in Passivität verharren durch mehrere Teilungen hindurch bis wieder zur Bildung des Eies. Wir können demnach diese durch alle Zeit passiv sich verhaltende Erbmasse der andern, die die Ontogenese leitet, gegenüberstellen. Ich bezeichne sie als *Stammanlagen*. Diese Stammanlagen sind demnach der Quell aller aktivierten Anlagen.

Betrachten wir aber nun die Keimbahn für sich, so werden wir uns zu einer weitem Annahme genötigt sehen. Die eine Periode, in der aus der Teilung je wieder eine Keimbahnzelle und eine somatische Zelle hervorgeht, lassen wir zunächst außer acht und beschäftigen uns nur mit der zweiten, in der jeweils beide Tochterzellen propagatorische Zellen liefern. In dieser ganzen Phase dürfen keine Anlagen aktiviert werden, und dennoch sehen wir das Plasma eine ganz bestimmte Arbeit leisten: es führt durch Teilung und Wachstum der Erbmasse und seiner selbst die Urkeimzelle schließlich in eine große Anzahl Eier oder Samenfäden über. Man mag im Kern allein oder im Plasma und Kern die Anlagen annehmen, man wird gleicherweise hier vor die Frage gestellt: auf welche Weise erhält das Keimzellenplasma die hierzu nötigen Biophoren, ohne daß die Stammanlage angebrochen wird?

Hier sind nun verschiedene Möglichkeiten denkbar, und die Hypothese hat hier freien Spielraum. Dennoch scheint mir eine Art

— ich erwähne sie an letzter Stelle — insofern vor andern den Vorzug zu verdienen, als sie einmal die einfachste Lösung darstellt, dann aber bereits cytologische Vorgänge beschrieben sind, die sich auf das genaueste mit den hier zu fordernden Prozessen decken. Immerhin ist auch hier die Möglichkeit im Auge zu behalten, daß in verschiedenen Gruppen Mittel und Wege verschieden sind.

Es wäre wohl denkbar, daß während der Wachstums- und Reifeperiode der Kernzellen jeweils nur diejenigen Biophoren, die aktiviert werden sollen, zunächst auf das Doppelte heranwachsen, sich teilen und nun der eine Teil aktiviert wird, während der andere Stamm-anlage verbleibt. Es würde dies allerdings insofern eine weitere Komplikation in die cytologischen Geschehnisse hineinbringen, als damit eine ungleiche Teilung gefordert würde. Doch ist daran zu erinnern, daß entsprechende Prozesse schon beobachtet wurden.

Weiter könnten aber die Biophoren in das Keimzellenplasma gelangen, schon bevor die Teilung jeweils nur Keimzellen liefert. Es ist wohl denkbar, daß die Teilung, die zur Urkeimzellenbildung führt, zugleich diese Aufgabe mit erledigt, indem die zuletzt abgespaltene somatische Anlage vor Abtrennung der Zellkörper die für die ganze Keimbahn nötigen Biophoren aktiviert. Dieses Minus spielt für die somatische Anlage keine Rolle. Es würden dann bei der Urkeimzellenbildung die Biophoren ausgegeben für die ganze Entwicklung der Keimzellen und weiter für die Kette von Zellen, die aus dem befruchteten Ei entstehen und schließlich wieder eine Urkeimzelle aus sich hervorgehen lassen. Im Prinzip ist bei diesem Modus die Aktivierung der Keimbahnbiophoren nicht unbedingt an die zur Urkeimzellbildung führende Teilung gebunden. Sie könnte ebenso gut während jeder andern Teilung, die zur Abgliederung von somatischen Anlagen führt, stattfinden. Ich glaube aber, wir haben Grund genug anzunehmen, daß es in der Tat nicht eine beliebige Teilung der ersten Embryonalstadien ist, und zwar gilt die nachfolgende Überlegung nicht nur für den obenerwähnten Aktivierungsmodus, sondern in gleicher Weise auch für den mir am wahrscheinlichsten erscheinenden, den ich an letzter Stelle anführen werde.

Würde der ersten Furchungsteilung schon diese Aufgabe zufallen, so würde der Art insofern ein Nachteil erwachsen, als diese Teilung notwendig eine erbungleiche wäre, indem die eine der beiden Blastomeren, die weiterhin nur noch somatischen Zellen den Ursprung gibt, ein Minus an Anlage aufweisen würde. Nun ist ja wohl anzunehmen, daß die zur Bildung eines Organismus nötigen Erbmassen

mehrmals im befruchteten Ei vorhanden sind. Ein Minus einer Anlageserie würde demnach eine lückenlose Regeneration noch nicht unmöglich machen, aber bei Häufung von regenerativen Vorgängen in einer Generation müßten doch, falls die Regeneration die Geschlechtsorgane betrifft, schließlich Nachteile hieraus erwachsen. Nun ist ja immerhin noch eine Möglichkeit gegeben, eine angebrochene Anlageserie wieder vollständig aus dem Körper zu eliminieren. Ich meine die Reduktionsteilung der Eier. Doch wird damit der Vorteil, den eine Verschiebung der Aktivierung auf möglichst späte Stadien (Urkeimzellenbildung) bietet, nicht aufgehoben. Denn in diesem Falle sind noch sämtliche Embryozellen bis zu dieser Stufe mit der intakten Stammanlage versehen. Denn die Keimbahnbiophoren leiten ja nicht nur die Vermehrungs-, Wachstums- und Reifungsperiode der Keimzellen und weiterhin die Entwicklung derjenigen Furchungszellen, aus der die Keimzellen des nächsten Individuums hervorgehen, sondern wie wir später sehen werden, müssen wir annehmen, daß ebenso die Entwicklung aller Furchungszellen mehrere Teilungen hindurch von den gleichen Biophoren aus geleitet wird, und zwar entspricht die Anzahl der Teilungen anscheinend genau der, die vom Ei zur Urkeimzelle führt. Doch darüber später. Hier sei nur betont, daß demnach in allen Embryonalzellen bis etwa¹⁾ zur Zeit der Urkeimzellenbildung eine Aktivierung von Anlagen nicht stattzufinden braucht, daß demnach alle Zellen noch die intakte Stammanlage bis zu dieser Stufe sich erhalten können. Dies ist der eine Vorteil, der für eine Fixierung der Aktivierung auf dieser Entwicklungsstufe spricht.

Ein weiterer entspringt den eigenartigen Prozessen, die die Kerne während der ersten Teilungen durchmachen. GODLEWSKI (1908) schreibt darüber: „In der ersten Furchungsphase, welche sich bei *Echinus* vom Zweizellenstadium bis zum 64Zellenstadium erstreckt, wird die Kernsubstanz produziert und ihre Quantität wächst von einem Stadium zum andern, beinahe in geometrischer Progression, mit Ausnahme der letzten Zellgeneration (64 Zellen), in welcher dieser Zuwachs schon schwächer wird“ (p. 288—289, gesperrt). Die zweite Phase führt zur Blastulabildung. In ihr geht die Umarbeitung der Kernsubstanz vor sich. GODLEWSKI beobachtete hierbei, daß, obschon während der zweiten Furchungsperiode die Kernsubstanz

1) Insofern nur „etwa“, als die Teilungen der Keimbahnzellen häufig zeitlich hinter den andern etwas zurückbleiben.

nur wenig an Quantität zunimmt, sich doch ihre Zusammensetzung verändert, indem sie bei der Verteilung auf mehrere Kerne reicher an Chromatin wird“ (p. 290).

Solche Phasen der beschleunigten Chromatinbildung und der schnellen Zellteilungen scheinen mir aber zur Aktivierung von Biophoren die ungeeignetsten zu sein, und ich möchte schon in Rücksicht darauf einmal die Biophorenabspaltung für die Keimbahn nach dieser Periode vermuten, zumal da direkt vor der Teilung, die zur Urkeimzellenbildung führt, im Gegensatz zu der vorausgegangenen Überstürzung der Teilungsprozesse, eine größere Ruhepause beobachtet wurde (HAECKER); dann aber scheinen mir diese zur Aktivierung ungünstigen Verhältnisse auch ein Fingerzeig zu sein, daß während dieser Vorgänge überhaupt keine Biophorenabgabe stattfindet, auch nicht in somatischen Zellen, sondern daß die ganze Entwicklung in ihren ersten Stadien von den im vorhergehenden Individuum aktivierten Keimbahnbiophoren geleitet wird. Allerdings hat GODLEWSKI stets das Volumen des ganzen Kernes seinen Messungen zugrunde gelegt; bei alleiniger Berücksichtigung der Chromosomen ergibt sich dagegen nach ERDMANN (1908) eine etwas andere Kurve. Immerhin bleibt die Chromatinvermehrung in dieser Entwicklungsphase eine intensive. Doch lege ich mit Rücksicht auf ERDMANN'S Ergebnisse weniger Gewicht auf das Chromatinwachstum als auf die schnelle Aufeinanderfolge der Zellteilungen; denn ich glaube mich wohl zu der Annahme berechtigt, daß auch der Ablauf der Teilungsvorgänge für die Aktivierung von Biophoren keinen geeigneten Moment darstellt. Wurde doch auch von BOVERI (1888) schon vor langer Zeit die Formierung des Chromatins während der Mitose als „Ruheform“ bezeichnet.

Wir haben nun noch zwei Möglichkeiten der Biophorenaktivierung für die Keimbahn in Erwägung zu ziehen. Man könnte sie ebenso, wie man sie von sich abspaltenden somatischen Zellen entstehen läßt, auch von den Reifungskörperchen der Eier ableiten, die eine intakte Stammanlage doch nicht mehr gebrauchen. Doch könnte diesem Modus nur beschränkte Verbreitung zukommen, da man für die Biophoren der Spermatozoen doch einen andern anzunehmen hätte. Freilich ist dies nicht unbedingt ein Grund dagegen. Denn wie oft beobachtet man, daß bei nahverwandten Arten sich gleichsinnige Prozesse verschieden vollziehen. Warum sollten solche Differenzen nicht auch in beiden Geschlechtern auftreten. Außerdem scheint es mir nicht ausgeschlossen, daß die Ausbildung zweier ver-

schiedener Spermatozoentypen, wie sie von MEVES (1902) für *Pygaera* und *Paludina* näher beschrieben wurde, mit einem solchen Aktivierungsprozeß in Verbindung steht, der zur Elimination derjenigen Elemente führen muß, die die Biophoren abgegeben haben.

Nehmen wir also diesen Modus, so haben wir gegenüber dem vorausgehenden nur eine Verschiebung des Aktivierungszeitpunktes, während alles übrige sich gleich verhält.

Bevor ich nun zur Besprechung der letzten Möglichkeit, die mir bei weitem die wahrscheinlichste zu sein scheint, übergehe, möchte ich einiges über den Unterschied der männlichen und weiblichen Keimbahnbiophoren anschließen. Wir haben bisher nur die geschlossene Eikeimbahn betrachtet. Es fragt sich, welche Biophoren sind dem Spermatozoon notwendig? Zunächst ist es einleuchtend, daß, was die ersten Embryonalstadien angeht, hierfür keine doppelten Anlagen nötig sind. Das Centrosom muß vom Sperma geliefert werden, um Amphimixis zu erzwingen. Alles übrige kann vom Ei gestellt werden. Und da nun der Samenfaden bereits ein Centrosom mitzuführen hat, andererseits auch die Biophoren die ihm nötige Bewegungsfähigkeit verleihen, um das Ei zu erreichen, und da ferner gerade beim Spermatozoon, wie wir uns bei Betrachtung seines ganzen Aufbaues überzeugen, ökonomische Prinzipien an erster Stelle stehen, so dürfen wir auch annehmen, daß das Ei allein die Biophoren für die ersten Entwicklungsstufen liefert, das Sperma dagegen, abgesehen vom Centrosom, jeweils nur soviel enthält, als zur Verwirklichung der Befruchtung erforderlich ist. Diese Auffassung findet eine Stütze u. a. in den schon oben erwähnten Ergebnissen STRASBURGER'S (1884, 1908) über Kernbefruchtung.

Die letzte Möglichkeit — soweit ich es übersehe — führt uns die Untersuchung von GIARDINA (1901) an *Dytiscus* vor Augen. Der Kern der Oogonie wächst, sondert sich in zwei wohl voneinander unterscheidbare Hälften, von denen nur die eine den gewöhnlichen Habitus zeigt und auch bei den nun folgenden Teilungen in normaler Weise Chromosomen aus sich hervorgehen läßt. Die andere Hälfte („Nucleolus“) bietet außer dem ungewöhnlichen Aussehen noch weiterhin Bemerkenswertes insofern, als sie an den Teilungen, die zur Abspaltung von Nährzellen führen, nicht Anteil nimmt, sondern stets ganz in die propagatorische Zelle übergeht. Hier haben wir also Kernteilung der Oogonien ohne Zellteilung, woraus der doppelkernige Zustand (Normalkern und Nucleolus) resultiert. Daß es sich hier nicht um Elimination ganzer Chromosomen handelt, sondern

daß hier die Kernhälften höchstwahrscheinlich von jedem Chromosom-territorium jeweils die Hälfte zugeteilt erhalten, ist in einer eben erschienenen Arbeit von GÜNTHERT (1910) dargetan. Die Deutung im Sinne meiner Hypothese ist die: Der sog. Nucleolus stellt die bereits aktivierten oder zur Aktivität bestimmten Keimbahnbiophoren dar, die, da sie für die Nährzellen bedeutungslos sind, allein auf die propagatorischen Zellen übergehen. Ihre Entstehung durch Wachstum und Teilung der Stammanlage ermöglicht dieser volle Integrität.

Mit einer Diminution hat meiner Ansicht nach diese „Differentialteilung“ nichts zu tun. Denn das Verhalten des Nucleolus = abgegliederten Kernes macht es in hohem Maße unwahrscheinlich, daß er eine entbehrliche Masse repräsentiert. Wäre dem so, so müßte man erwarten, daß er sich beliebig ungleich auf beide Teilhälften der Zelle verteilt, so wie die abgeworfenen Schleifenenden bei *Ascaris megaloccephala*; oder aber, wenn er schon eine Regelmäßigkeit im Übertritt auf eine der beiden Tochterzellen zeigt, so dürfte dies nicht die Keimzelle sein, da die Nährzelle doch der gegebene Ort wäre zur Ablagerung überflüssiger und zur Degeneration bestimmter Plasmaeinschlüsse.

Bei dem hier zugrunde liegenden Modus der Keimbahnbiophorenbildung ist die Zeit der Abtrennung nicht im selben Maße zwangsweise mit der Urkeimzellenbildung verknüpft wie bei dem vorher erwähnten Typus. Dasselbe gilt auch für den an erster Stelle aufgeführten (wo nur ein Teil der Anlagen verdoppelt und geteilt wird). Hier sind es nur die ökonomischen Faktoren, die einerseits diesen Zeitpunkt als den geeignetsten erscheinen lassen, die aber auch andererseits kleine Verschiebungen bedingen können, wie sie event. durch die Bildung von Nährzellen möglich und vorteilhaft werden. So ist es bei *Dytiscus* nicht mehr die Urkeimzelle, sondern die Oogonie, die den Nucleolus jeweils abscheidet.

Finden wir vorderhand auch nur bei den Dytisciden diesen Modus in der Tat verwirklicht, so dürfen wir dennoch eine größere Verbreitung im ganzen Organismenreich für wahrscheinlich halten. Schon GIARDINA und neuerdings wieder GÜNTHERT haben betont, daß der vorhandenen Literatur zufolge die Differentialteilung als bei einer ganzen Reihe von Tieren vorkommend vermutet werden muß. Wohl mag sie zum Teil in einer weniger deutlichen Form auftreten. Vielleicht sind auch die Nucleolen, die häufig in den Keimzellen auftreten, zum Teil mit dem Nucleolus von *Dytiscus* auf

gleiche Stufe zu stellen. Schon von LUBOSCH (1902) wurden die in der Wachstumsperiode erscheinenden Nucleolen als Trophochromatin dem übrigen Idiochromatin gegenübergestellt. Ob die Biophoren nach ihrer Abspaltung und bevor sie aktiv werden auch schon außerhalb des Kernes diesem anliegend gefunden werden oder ob dieser Nucleolus noch innerhalb des Kerns verbleibt und hier die Biophoren aktiviert — dem würden die Befunde von SCHAXEL (1910) entsprechen, der eine Emission aus den Nucleolen ins Plasma beschreibt —, ist unwesentlich. Schließlich ist bei Beurteilung dieser Dinge immer im Auge zu behalten, daß vielleicht *Dytiscus* ein Extrem darstellt insofern, als hier die Keimbahnbiophoren anscheinend durch gleiche Teilung der ganzen chromatischen Masse entstehen und somit alle Anlagen enthalten, also sehr viel mehr, als sie benötigen, daß aber bei andern Organismen allmählich ein Übergang zum ersterwähnten Modus stattgefunden hat, indem immer mehr die überflüssigen Anlagen zurücktraten und schließlich nur noch allein die verdoppelt und abgegliedert wurden, die tatsächlich auch in Aktion gelangen.

Auch die Dotterkerne und Nebenkerne dürfen wohl im Zusammenhang mit der Forderung von Keimbahnbiophoren erwähnt werden. Nicht als ob ich in ihnen die aktivierten Biophoren selbst sehen wollte. Vielmehr scheint es mir, daß es sich hier bereits um ihre ersten Umwandlungsprodukte handelt.

Fast allgemein wird die Beziehung dieser Gebilde zum Kern anerkannt. Ihre Entstehung fällt in den Anfang der Vermehrungsperiode. Verfolgt wurden sie schon bis zur Urkeimzellenbildung der nächsten Generation (LEPECHKINE, 1900). Auf dieser Entwicklungsstufe tritt dann ein allmählicher Zerfall ein. Ihr Verhalten stimmt demnach vollständig mit dem überein, was wir von Keimbahnbiophoren oder deren nächsten Derivaten zu erwarten haben. Lassen wir dagegen meine Annahme außer acht, so findet sich keine Erklärung für diese Gebilde, für ihr Auftreten zu bestimmten Zeiten und ihren Wiederzerfall.

Auch die Protozoen stellen uns Fragen, die hier eine Lösung finden. Entweder sind sie doppelkernig, oder es läßt sich wohl in den meisten Fällen beobachten, daß vor der Befruchtung ein Austritt von Chromatin stattfindet — der mit Reduktion nichts zu tun hat —, das ohne weiteres als somatisches Chromatin dem zurückbleibenden propagatorischen gegenübergestellt wird. Daß dieses somatische Chromatin und der Macronucleus zerfällt, läßt einen

Schluß auf seine Fähigkeiten zu. Sehen wir doch sonst nicht, daß wichtige Gebilde zugrunde gehen, falls sie noch brauchbar sind. Nehmen wir aber an, daß der Macronucleus für die Erhaltung der Art weiter untauglich ist, so fragt es sich, wieso dies der Fall ist. Ist damit nicht eine prinzipielle Differenz zwischen den Anlagen der beiden Kerne gefordert, eine prinzipielle Differenz, die mir eben darin zu bestehen scheint, daß der Kleinkern die sich passiv verhaltende intakte Stammanlage allein führt, während der Großkern Teile davon aktiviert hat? Ziehen wir mit den Protozoen nur die Keimbahn der Metazoen in Vergleich, so entsprechen sich funktionell Großkern und aktivierte Keimbahnbiophoren. So wie hier neben vollständiger Trennung beider Gebilde (*Dytiscus*) auch Einlagerung des Nucleolus in den Kern beobachtet wird, so finden wir dasselbe auch bei den Protozoen neben der Trennung in Macro- und Micro-nucleus.¹⁾

Eine solche funktionelle Doppelkernigkeit, wie wir sie bei den Protozoen und in der Keimbahn der Metazoen finden, möchte ich auch für die Pflanzen annehmen, jedoch hier insofern in größerer Verbreitung, als nicht nur die direkten Keimbahnen, sondern auch die Nebenkeimbahnen eine intakte Stammanlage verlangen.

Abgesehen von den cytologischen Ergebnissen, die uns für die Protozoen und für die Keimbahn einiger Metazoen diese Art der Aktivierung der Keimbahnbiophoren direkt vor Augen führen, gewinnt sie den andern Möglichkeiten gegenüber noch durch andere

1) Man könnte daran denken, die Ursache der Untauglichkeit des Macronucleus sei in seiner Spezialisierung zu suchen, die ihn verhindert, seine ursprüngliche allseitige Leistungsfähigkeit wieder zu erlangen. Es wäre also eher ein Plus als ein Minus, das ihn dem Kleinkern gegenüber auszeichnet. Gegen eine solche Auffassung sprechen aber die Veränderungen, die die langgestreckten Großkerne im individuellen Leben des Tieres bisweilen erleiden (*Stentor*); ich meine hier das Einschmelzen des ganzen Körpers in eine kuglige Masse und die Wiederherstellung der ganzen Kette aus dieser. Die Bedeutung dieses Vorganges kann doch wohl nur darin liegen, daß damit ein Austausch der verschiedenen Anlagen aus den verschiedenen Bezirken gegeben wird, so daß ein Anlagekomplex, der in seiner frühern Lage nur die Funktion a auszuführen hatte und dementsprechend die betreffenden Anlagen verbraucht hat, nun in einen andern Körperbezirk gelangt, wo die Funktion a nicht mehr von ihm verlangt wird, dagegen eine Funktion b, für deren Erfüllung noch die Bedingungen voll und ganz vorhanden sind. Eine solche Deutung ließe sich jedoch nicht mit der der Spezialisierung zugeschriebenen Wirkung vereinigen.

Momente. So läßt sie uns am ungezwungensten dem Organismus die Fähigkeit zuerkennen, auch nach der Urkeimzellenbildung noch einen Wechsel des Geschlechts einzugehen, da in dem somatischen Kernbezirk der Keimzellen beide Anlagen enthalten sind und zu jeder Zeit aktiviert werden können. Einen solchen Umschlag des Geschlechts hat SMITH (1906) an *Inachus*, der von *Sacculina* befallen ist, beobachtet.

Ein Dualismus der Kernsubstanz wurde schon 1899 von R. HERTWIG, 1902 von LUBOSCH und 1903 von SCHAUDINN zunächst für Protozoen angenommen. GOLDSCHMIDT (1905) übertrug die Anschauungen von HERTWIG und SCHAUDINN auf die Metazoen und zwar sowohl auf die propagatorischen wie auch auf die somatischen Zellen und stellte damit die Ausführungen von LUBOSCH auf eine breitere Basis. Während aber GOLDSCHMIDT die Doppelkernigkeit in einer Qualitätsdifferenz der beiden Anlagen begründet sieht und demgemäß mit LUBOSCH ein propagatorisches Idiochromatin und ein vegetatives Trophochromatin, beide in ein und derselben Zelle und zwar in jeder, auch in den somatischen Zellen, lokalisiert annimmt, sehe ich nur einen quantitativen Unterschied zwischen der intakten Stammanlage der Keimbahnzellen und der Erbmasse, die sich in Form von Nucleolen in denselben findet, oder der Erbmasse, die allen somatischen Zellen der Metazoen allein zukommt. Wenn auch die Annahme von Qualitätsdifferenzen nicht immer direkt ausgesprochen wird, so muß man dies bei einer dualistischen Auffassung doch stets dann voraussetzen, wenn nicht eine infolge absoluter Passivität sich unterscheidende Stammanlage angenommen wird. Eine solche Forderung wurde für sie aber nie gestellt. Im allgemeinen schließen sich all die Ausführungen über diese Frage denen von GOLDSCHMIDT an. Dieser spricht sich über den somatischen und propagatorischen Kernteil wie folgt aus: „Ersterer steht den somatischen Funktionen, Stoffwechsel und Bewegung vor und kann vorherrschend Stoffwechselkern oder Bewegungskern sein. Der propagatorische Kern enthält vor allem die Vererbungssubstanzen, denen auch die Fähigkeit zukommt, einen neuen Stoffwechselkern zu erzeugen“ (1905, p. 111). Hieraus ist deutlich zu entnehmen, daß die beiden Chromatinmassen als qualitativ different einander gegenübergestellt werden. Andererseits nimmt R. HERTWIG Stellung gegen jede prinzipielle Unterscheidung von Idio- und Somatochromatin. Die von mir geforderte Stammanlage jedoch würde sich zwar nicht qualitativ, dennoch aber prinzipiell von den übrigen unterscheiden. Da die Anlagen eines Individuums jedenfalls mehrmals in einem Kern vor-

handen sind, so braucht ein somatischer Kern noch nichts von seiner Totipotenz eingeübt zu haben. Ist auch eine Anlageserie nicht mehr intakt, so können es andere noch sein. Trotzdem er aber noch totipotent sein kann, ist er nicht der Stammerbmasse äquipotent, da diese alle Serien vollständig besitzt.

Es schien mir nicht überflüssig, auf die Unterschiede meiner Auffassung besonders gegenüber der von GOLDSCHMIDT hinzuweisen, da die von ihm entwickelten Annahmen zunächst die meinigen zu berühren scheinen und da er ähnliche Tatsachen zur Stütze seiner Ideen beibrachte wie auch ich. Er nahm den SCHAUDINN'schen Gedanken von der Doppelkernigkeit auf und arbeitete ihn weiter aus.

Er wollte die cytologischen Tatsachen vereinheitlichen und dann erklären. Der Erfolg lautete: „Jede tierische Zelle ist ihrem Wesen nach doppelkernig“ (1905, p. 111). Dies ist die Frucht der Bemühungen, zu vereinheitlichen. Nun kam die Frage, wozu eine Doppelkernigkeit?, und sie wurde, wie oben zitiert, mit qualitativen Differenzen der beiden Kerne erklärt. Ich ging den entgegengesetzten Weg. Ich wurde durch die Anwendung des energetischen Prinzips auf die belebte Welt gezwungen, das anzunehmen, was SCHAUDINN und GOLDSCHMIDT den Tatsachen entnahm, nämlich eben die Doppelkernigkeit, jedoch nur bei den Protozoen und den propagatorischen Zellen. Ich brauchte nun nicht weiter zu suchen nach deren Ursache, denn es ergab sich mir als erste Konsequenz: Unterscheidung von Stammanlage und zu aktivierender Anlage, und erst dies erforderte weiter eine Doppelkernigkeit. Der Weg mag hier schon entscheiden, welcher Deutung der Doppelkernigkeit der Vorzug gebührt, ganz abgesehen davon, daß qualitative Differenzen weder durch irgendeinen Umstand erwiesen werden, noch irgendwie, soweit mir scheint, in ihrem Bestehen und Entstehen plausibel gemacht werden können.

Für GOLDSCHMIDT bleibt aber nicht nur die Frage unbeantwortet: Warum qualitative Unterschiede?, sondern auch: Warum macht sich diese Doppelkernigkeit gerade bei den Protozoen und in der Keimbahn der Metazoen geltend — denn hier allein findet er seine Ansicht stützende Tatsachen —, obwohl sie bei den Keimbahnzellen infolge der geringen Plasmadifferenzierungen nach SCHAUDINN und GOLDSCHMIDT am wenigsten zu erwarten ist.

Ähnlich unterscheidet sich WEISMANN's Auffassung der somatischen und propagatorischen Kerne von der hier vertretenen, da

WEISMANN ebenfalls eine durch erbungleiche Teilung hervorgerufene quantitative und qualitative Differenz annimmt.

Bevor ich nun versuche, die experimentell gewonnenen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen vom Standpunkt meiner Hypothese einer Betrachtung zu unterziehen, scheint es vielleicht erforderlich, noch auf eine Konsequenz und ihre Erfüllung hinzuweisen. Eine Stammanlage setzt eine ständige Kontinuität voraus, wie sie von RABL und BOVERI verlangt und bewiesen wurde. Ich will hier nicht all das Für und Wider, was in Hinsicht auf die Kontinuitätsfrage geschrieben wurde, noch einmal vorbringen, sondern nur andeuten, daß es auf die Tinktionsverhältnisse allein nicht ankommt. Ich erinnere nur an die HAECKER'sche Achromatinhypothese und an R. HERTWIG's Auseinandersetzungen über die Beziehungen, die zwischen Chromatin und Linin bestehen (1902). Auch BOVERI hat schon nachdrücklich vor Überschätzung des färberischen Verhaltens gewarnt. Schließlich darf für die Kontinuitätsfrage auch die glänzende Rechtfertigung, die die Individualitätsfrage neuestens wieder durch BOVERI (1909) erfahren hat, ins Feld geführt werden. Auf ein weiteres Eingehen auf diese Dinge muß ich hier verzichten. Es sollte nur die Untrennbarkeit der Kontinuitätsfrage mit der Frage nach einer Stammerbmasse ausgesprochen werden.

Aber nicht nur hierin liegt ein Moment, das meine Ideen für manche Autoren vielleicht von vornherein unakzeptierbar macht; ich setze mich mit der Forderung einer sich vollständig passiv verhaltenden Stammanlage auch in Gegensatz zu den Anhängern einer mnemisch ablaufenden Entwicklung, wie sie SEMON lehrt. Nicht unbedingt allerdings. Denn es lassen sich wohl Prozesse denken, die eine Vereinigung beider Vorstellungen zulassen. Es müßte an ein indirektes Erleben von seiten der Stammanlagen gedacht werden. Immerhin werden die Vorgänge dadurch eine so hohe Komplikation erfahren, daß jede Stütze, die für eine der beiden Hypothesen gewonnen werden kann, zugleich ein Fragezeichen für die andere bedeuten wird.

Schließlich bleibt noch zu betonen, daß meine Vorstellungen ganz unabhängig sind von dem Bild, das man sich von den Biophoren und ihrer Wirkungsweise macht. Ob man in ihnen mit WEISMANN, DE VRIES und O. HERTWIG korpuskuläre Elemente sieht, die in irgendeinem Aggregatzustand den Kern verlassen (Beobachtungen von GIARDINA, R. HERTWIG, CARNOY, CALKINS 1895, VAN DER STRICHT 1898, SCHOCKAERT 1901, GOLDSCHMIDT, 1905 u. a.) oder

ob man mehr über die Art ihrer Wirkungsweise etwas auszusagen bestrebt ist und mit HABERLAND, LOEB und DRIESCH eine enzymatische Beeinflussung des Plasmas annimmt oder eine dynamische, wie sie von STRASBURGER vertreten wird, all diese verschiedenen Auffassungsmöglichkeiten lassen meine Hypothese vollständig unberührt.

Nachdem ich jetzt, wie ich hoffe, meine Auffassung klargelegt habe, möchte ich nun noch zeigen, inwieweit sich durch sie die eingangs erwähnten Widersprüche, die sich auf die Frage nach der Lokalisation der Erbmasse beziehen, lösen.

Zunächst ist festzustellen, daß die Abgrenzung der Entwicklungsvorgänge in zwei Phasen stets mit der Urkeimzellenbildung zusammenfällt. Dies zeigen nicht nur experimentelle, sondern auch cytologische Untersuchungen. So konnte HAECKER (1897) bei *Cyclops* feststellen, daß alle die ersten Furchungsstadien heterotypische Teilungen zeigen und daß diese erst mit der 6. Teilung einer typischen weicht. Diese Teilung führt aber zugleich zur Urkeimzellenbildung. Da nun weiterhin die Keimzellen den heterotypischen Typus beibehalten, so findet diese cytologische Erscheinung darin ihre Erklärung, daß alle Teilungen, die unter dem Einfluß der Keimbahnbiophoren verlaufen, heterotypisch sind. Es wäre nach meiner Hypothese nicht einmal unbedingt zu erwarten, daß die Wirkung dieser Biophoren in allen Furchungszellen gleichlange sich äußert. Ist dies dennoch der Fall, so muß es um so mehr ins Gewicht fallen.

Ähnlich, wenn auch nicht ganz so evident, liegt nach W. KAHLE (1908) der Fall bei *Miastor*-Larven. Hier führt der 3. Furchungsschritt zur Bildung der Urkeimzelle. Derselbe bringt für die somatischen Zellen eine Chromatindiminution mit Hilfe einer Teilung, die unverkennbar eine Verquickung zweier Teilungen darstellt, nämlich einer gewöhnlichen Äquations- und einer Reduktionsteilung. Denken wir uns nun dieses Zusammentreten wieder aufgelöst in 1. die Äquations- und 2. die Reduktionsteilung, so kommen wir zu folgendem Resultat: Nach der 3. Teilung wurde ursprünglich einerseits die Urkeimzelle abgeschieden, andererseits setzte nun für die zwei darauf folgenden somatischen Teilungsvorgänge ein anderer Teilungsmodus, eine Diminution, ein. Wir haben demnach auch hier gleichartige Teilungsvorgänge bis zur Urkeimzellbildung.

Dieselbe Grenzlinie beider Entwicklungsphasen weisen deutlich die Experimente auf. Hier liegen Tatsachen vor, die sich, wie mir scheint, einzig und allein durch die Annahme einer Stamm-

anlage und damit als die Wirkung der Keimbahnbiophoren erklären lassen.

Ich führe hier die für uns wichtigsten Ergebnisse, die hauptsächlich an Seeigeln gewonnen wurden, an:

1. Echiniden-Bastarde zeigen bis zur definitiven Anordnung des primären Mesenchyms rein mütterliche Charaktere (Skelet ausgeschlossen). Dies gilt für Bastardierung mit kernhaltigem und kernfreiem Eiplasma. (DRIESCH, BOVERI, GODLEWSKI, 1906, 1909, KUPELWIESER 1906, LOEB 1908, 1909, HAGEDORN 1909) (FISCHEL 1906, allein schreibt dem Samen eine formative Wirkung von Anfang an zu).

2. Bastarde, die aus kernlosen Eifragmenten hervorgegangen sind, sind in ihren Larvencharakteren rein männlich (BOVERI 1889, 1895).

3. Bei dispermen Keimen geht „bis zur Blastula... die Entwicklung fast bei allen normal vor sich“ (BOVERI 1904 und DRIESCH 1892, 1900).

4. BOVERI spricht sich dahin aus, 1908, p. 249, „dass mit dem Gastrulastadium eben die äusserste Grenze erreicht ist, bis zu der Eiplasma eines Echiniden mit Chromosomen eines Crinoiden sich entwickeln kann“.

5. Künstlich erzeugten Parthogenesen sind (immer? DELAGE) dieselben Grenzen gesetzt.

6. Mosaikentwicklung wechselt auf diesem Stadium bei einigen Gruppen (Ctenophoren) mit regulatorischer Entwicklung und umgekehrt (CHUN 1880; FISCHEL 1897, 1903).

Ich habe schon zu Anfang gezeigt, daß damit Tatsachen gegeben waren, die auch die Anhänger des Kernmonopols unbedingt berücksichtigen mußten. Ich habe ferner schon angeführt, inwieweit dadurch befriedigende Erklärungen gezeitigt wurden, inwieweit Bedenken bestehen bleiben. Es sei dem hier nur noch hinzugefügt, daß auch die Schärfe der Grenze, wie sie sich fast überall ausprägt, in den bisher gegebenen Erklärungen keine Begründung erfährt. Nach ihnen müßte man ein ganz allmähliches Eingreifen der Kerna-tätigkeit erwarten, nicht aber einen Wechsel von rein mütterlichen Eigenschaften zu rein väterlichen, wie man ihn bei kernlosen Seeigel-Bastardeiern nach der Gastrulation beobachtet.

Gehen wir aber von dem aus, was wir von der Funktion der Keimbahnbiophoren postulieren müssen, so findet diese Frage ohne weiteres ihre Lösung. Wir haben zu erwarten, daß die Ent-

wicklung vom Ei bis zur Urkeimzellenbildung in der Keimbahn lediglich von den mütterlichen Keimbahnbiophoren geleitet wird. Wir müssen dasselbe vermuten für alle übrigen Zellen dieser Entwicklungsphase. Diese Vermutung wurde schon, wie wir sahen, für *Cyclops* und *Miastor* bestätigt. Trifft sie auch sonst zu, so haben wir weiter zu erwarten, daß in den somatischen Zellen die erste Aktivierung von Biophoren erst etwa zur Zeit, da die Urkeimzelle gebildet wird, erfolgt, daß demnach in dieser ersten Entwicklungsphase lediglich der mütterliche Typus zur Entfaltung gelangen kann. Daraus ergeben sich dann noch weiter die Erklärungen für das Stehenbleiben von Bastarden und von Eiern, die zur Parthenogenese künstlich angeregt wurden, auf „jenen Entwicklungsstufen, auf welchen das Hervortreten der väterlichen Merkmale zu erwarten wäre“ (GODLEWSKI 1906). Ebenso wird das Absterben der Bastardlarven, die aus kernlosen Eifragmenten hervorgegangen sind, dadurch bedingt, daß der fremde Kern im fremden Plasma wohl passiv wachsen und geteilt werden kann, daß er aber nicht selbst in Funktion zu treten vermag. Daher schließt die Entwicklung mit dem Funktionsbereich der Keimbahnbiophoren ab. Die entsprechenden Ergebnisse von GODLEWSKI (1906), die ihm selbst nur durch mangelnde Technik hervorgerufen schienen, möchte ich daher viel eher mit BOVERI 1908, p. 249, nicht als unvollkommene, sondern als definitive bezeichnen.

Fahren wir fort, festzustellen, was unter dem oben Gegebenen weiter von entwicklungsgeschichtlichen Geschehnissen zu erwarten ist, so müssen wir uns sagen, daß der Fall denkbar ist, daß im Ei schon vor oder aber auch erst nach der Befruchtung (WILSON 1903) die Keimbahnbiophoren eine ganz bestimmte gegenseitige Orientierung einnehmen, wodurch eine Isotropie des Eies aufgehoben wird. Die nun folgenden Furchungen dagegen können trotzdem Kerne entstehen lassen, die in keiner Weise eine Potenzeinschränkung erfahren haben. Daraus würde sich ergeben: in der ersten Phase Mosaikentwicklung, in der zweiten Regulationsvorgänge. Aber auch das Entgegengesetzte ist denkbar. Bleiben wir jedoch beim ersten Fall. Wir finden ihn verwirklicht bei Ctenophoren. Wie die Untersuchungen von DRIESCH u. MORGAN (1895) und von FISCHEL (1903) lehren, haben wir hier in der ersten Entwicklungsphase extreme

Mosaikarbeit. [Der Einwand ZIEGLER'S (1897, 1898) hat sich durch LILLIE als nicht stichhaltig erwiesen.] Die Entfernung von Plasma-bezirken des Eies führt bei diesen Tieren zu Rippendefekten. Daß in diesen Rippen sehr primitive Larvenorgane zu sehen sind, lehren ebenfalls die Experimente von LILLIE, der durch Zusatz von KCl zum Meerwasser an *Chaetopterus*-Eiern schon die der Trochophoralarve entsprechende Bewimperung hervorrufen konnte. FISCHEL selbst spricht sich hinsichtlich der Ausfallserscheinungen dahin aus, „daß wohl stets nur die Primitivorgane des Embryo (materiell) in der Eizelle präformiert enthalten sind“.

Aus den Beobachtungen CHUN'S folgt nun, daß dieser Mosaikentwicklung später regulationsfähige Entwicklungsstadien folgen. Nach FISCHEL (1898) sollen freilich die regulatorischen Prozesse hier nicht in so hohem Maße auftreten. Die entgegengesetzten Verhältnisse finden wir bei Echiniden. Nach DRIESCH haben die Embryozellen vor der Mesenchymbildung gleiche prospektive Potenzen; dies ist aber nicht mehr der Fall nach derselben. Das Seltsame ist beidemal der Umschlag nach der ersten Entwicklungsperiode. Er wird aber verständlich, wenn man in Erwägung zieht, daß die Einschränkung der Kernpotenzen und die gleichmäßige oder bestimmt gerichtete, ungleichmäßige Anordnung der Keimbahnbiophoren in keinerlei Beziehung zueinander stehen.

Schließlich können hier noch die eigenartigen Entwicklungserscheinungen bei Medusen angereiht werden. Unter normalen Verhältnissen findet hier oft eine recht unregelmäßige Anordnung der Furchungszellen statt, die bisweilen so stark ausgeprägt ist, daß METSCHNIKOFF (1885) von einer Blastomeren-Anarchie spricht. Dennoch entstehen normale Tiere. Dies erweckt den Anschein, als ob hier die Aufgabe der Keimbahnbiophoren nicht darin besteht, die Entwicklung der Form einzuleiten, sondern lediglich Material zu liefern, die somatischen Zellen und eine Urkeimzelle, die dann erst unter der Aktion der Kerne in bestimmte Lagen gezwungen werden.

Hiermit hoffe ich gezeigt zu haben, daß die wesentlichen Gründe, die man bisher gegen das Kernmonopol und für das Plasma als Anlageträger geltend gemacht hat, in der Tat nichts in dieser Hinsicht, weder in der einen noch in der andern Richtung, aus sagen. Die ganze Betrachtungsweise läßt sich gleichermaßen durchführen, ob ich ein Kernmonopol annehme oder nicht. Einmal sind dann die Keimbahnbiophoren vom Kern, das anderemal eventuell auch von den Plasmaanlagen abgegliedert. Das, was für die Be-

urteilung dieser Frage in die Wage fallen kann, ist nur die Beseitigung der wirklich zwingenden Gründe, die für das Plasma sprachen. Doch habe ich bereits in der Einleitung ausgesprochen, daß ich dennoch nicht geneigt bin, das Plasma unbedingt auszuschließen. Man muß noch weitere Erkenntnis abwarten. Um uns einstweilen vor voreiligen Schlüssen zu hüten, müssen wir uns stets bewußt bleiben, daß unser Bedürfnis nach System leicht zum Schematisieren verleitet.

Der Vorwurf, manche Prozesse allzu schematisch aufgefaßt und dargestellt zu haben, wird auch den vorliegenden Ausführungen nicht erspart bleiben. Doch ist dieser Vorwurf zu ertragen. Denn wir müssen immer erst ein Schema aufgestellt haben, bevor wir es entbehren können.

Als WEISMANN vor Jahren die Behauptung von der potentiellen Unsterblichkeit der Protozoen aufstellte, waren es im wesentlichen zwei Momente, die gegen ihn ins Feld geführt wurden und heute noch ins Feld geführt werden. Der eine Einwand war gegeben durch die Beobachtung, daß eine für sich abgeschlossene Protozoenkultur nach einer Reihe von Generationen degeneriert. Dies zu verhindern war eine Verjüngung nötig. Mit der Notwendigkeit einer periodischen Verjüngung fiel aber die unbedingte, unbegrenzte Teilfähigkeit. Nun wurde aber dieser Einwand von ENRIQUES (1903, 1905) und von WOODRUFF (1909) dadurch entkräftet, daß sie zeigen konnten, daß die Teilfähigkeit in der Tat, soweit ihre Experimente reichten, keine bedingte sei und daß die bisher beobachteten Degenerationserscheinungen durch Bakterienansammlungen hervorgerufen würden.

Der zweite Einwand lautete: darf man von Weiterleben eines Individuums auch dann noch sprechen, wenn dieses die größte Zahl seiner Differenzierungen rückbildet und so nur noch in der Hauptsache quantitativ und potentiell dieselbe Masse wie zuvor darstellt. v. PROWAZEK (1910) verneint dies, indem er das „Morphenprinzip“ in den Vordergrund stellt, ebenso HARTMANN, wenn er den Begriff Individuum mit dem Funktionsbereich der somatischen Anlagen (Macronucleus) verknüpft. Im Prinzip handelt es sich also um die Frage: Ist ein Individuum gegeben durch ein bestimmtes Quantum belebter Masse, gleichgültig ob mit potentiellen oder entwickelten

Fähigkeiten, oder ist zum Begriff Individuum die Ausbildung von Morphen nötig?

Zunächst wird man wohl mehr dazu neigen, zu entscheiden, daß der Embryo bereits als dasselbe Individuum anzusprechen ist wie das sich aus ihm entwickelnde fertige Tier, daß also latente und zur Äußerung gelangte Potenzen keinen Unterschied in der Beurteilung der Grenzen eines Individuums bedingen. Muß man aber auch hier schon künstlich eine Grenze ziehen, die den Entstehungspunkt des Individuums anzeigen soll, eine Grenze, die man notgedrungen bei sexueller Fortpflanzung an andere Prozesse anschließen muß als bei Knospung, so tritt das Willkürliche in der Abgrenzung oder Nichtabgrenzung dessen, was man Individuum zu nennen hat, bei den Protozoen noch mehr zutage. Nehmen wir aber auf der andern Seite den entgegengesetzten Standpunkt wie WEISMANN ein und verlangen entwickelte Potenzen für ein Individuum, so sind wir bei den Metazoen noch übler daran, da eine Grenze, die beispielsweise den erwachsenen Menschen von dem noch nicht vollständig entwickelten trennt, in noch viel höherm Maße den Charakter des Willkürlichen und auch Unzweckmäßigen trägt.

Wenn sich somit die Sterblichkeit oder Unsterblichkeit der Protozoen insofern nicht beweisen läßt, als sie Begriffe zur Voraussetzung hat, deren Abgrenzung nicht in der Natur der Sache begründet liegt und daher für die eine Organismengruppe recht künstlich, für ein andere dagegen wieder als eine natürliche erscheinen mag, so hängt doch hiermit aufs engste eine andere Frage zusammen, die einer Entscheidung im Prinzip zugänglich und daher auch die von beiden Fragen bei weitem wichtigere ist. Sie lautet: Liegt der Tod einer lebendigen Masse — gleichviel in welcher Beziehung diese zum Individuum steht — notwendig in deren Funktion begründet? oder kurz gesagt: bedingt das Leben den Tod?

WEISMANN verneint dies und charakterisiert damit den Tod als etwas Sekundäres. Sein Gedankengang ist folgender: Das Leben bedingt den Tod nicht. Da aber die Metazoen sterben, sich also den Tod sekundär erworben haben, müssen wir schließen, daß aus ihm der Art ein Vorteil erwächst. Damit sind uns zwei Fragen vorgelegt. Einmal: Inwiefern war der Tod vorteilhaft? (= indirekte Todesursache), und dann: Durch welche Mittel wird er erzwungen? (= direkte Todesursache).

Die Antwort auf die erste Frage findet WEISMANN in der Beschränkung der Keimzellenbildung eines Individuums. Ist ein Indi-

viduum aber zur Fortpflanzung ungeeignet — schließt er weiter —, so hat es seinen Wert für die Erhaltung der Art verloren; es wird im Gegenteil dadurch, daß es andern jüngern Artgenossen den Platz streitig macht, der Art nachteilig werden. Somit wird sein Tod wünschenswert sein und ein Werk der Selektion werden können.

Darin liegt nach WEISMANN (1902, Vol. 1, p. 289 ff.) die indirekte Ursache. Die direkte sieht er in der hohen Differenzierung der somatischen Zellen. Weil also der Tod des Somas wünschenswert war, wurde eine zum Tode führende hohe Organisation der somatischen Zellen begünstigt.

Diese Auffassung von WEISMANN kann ich nur bis zu gewissem Grade teilen. Wenn er das Unnützwwerden des Individuums darin erblickt, daß die Bildung von Geschlechtszellen eine beschränkte ist, so möchte ich hier die Voraussetzung in Frage ziehen. Warum muß die Teilungsfähigkeit der Keimzellen beschränkt sein? Kommt ihnen doch eine unendliche Teilungsfähigkeit zu. Warum muß nun diese Fähigkeit in einem Individuum begrenzt sein und einen periodischen Individuumwechsel zur Voraussetzung haben? Ich sehe hierfür keinen Grund. Mir scheint das Moment, das hier die Erhaltung der Art ungünstig beeinflusst, nicht in der beschränkten Geschlechtsperiode zu liegen, sondern in dem Umstand, daß die Amphimixis zu günstigeren Resultaten führt, wenn die Eltern-Individuen nach einiger Zeit jeweils ausgeschaltet werden. Wie dem auch sei, jedenfalls stimme ich WEISMANN insofern bei, als ich im Tod nicht etwas dem Soma unbedingt inhärentes sehe.

Andrerseits weiche ich von seiner Auffassung auch insofern ab, als mir die direkte Ursache nicht in der hohen Differenzierung des Somas gelegen zu sein scheint. Der doppelkernige Zustand, der eine passive Stammanlage garantiert, aus der zu jeder beliebigen Zeit wieder ein neuer somatischer Kern hervorgehen kann, um den verbrauchten zu ersetzen, dieser Zustand würde jeder Zelle, auch der höchstorganisierten, potentielle Unsterblichkeit sichern. Sollte das Soma sterben, so mußte ihm nicht etwas genommen werden, sondern es genügte schon, ihm die eigenartige Vorrichtung nicht zukommen zu lassen, die allein vor dem Verbrauch und somit vor dem Tode schützte.

Somit ist auch nach meiner Ansicht der Tod durch Selektion erworben. Die potentielle Unsterblichkeit aber ist nicht ohne weiteres schon da vorhanden, wo

die Selektion nicht den Tod fordert. Sie verlangt eine Selektion im positiven Sinne, die Entstehung von bestimmten Vorgängen, die zur Bildung einer rein passiven Stammanlage führen mußte.

Die Konsequenzen, die sich hieraus für die Auffassung der ersten Lebewesen ergeben, möchte ich hier noch nicht erörtern.

Literaturverzeichnis.

- BERGH, R. S., 1892, Kritik einer modernen Hypothese von der Übertragung erblicher Eigenschaften, in: Zool. Anz., Vol. 15, 1892.
- BOVERI, TH., 1887, Über den Anteil des Spermatozoon an der Theilung der Eier, in: SB. morphol. physiol. Ges. München, Vol. 3, 1887.
- , 1887, Über Differenzierung der Zellkerne während der Furchung des Eies von *Ascaris meg.*, in: Anat. Anz., Vol. 2, 1887.
- , 1888, Über partielle Befruchtung, in: SB. morphol. physiol. Ges. München, Vol. 4, 1888.
- , 1888, Zellen-Studien, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 22 (N. F., Vol. 15), 1888.
- , 1892, Befruchtung, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 1, 1892.
- , 1895, Über die Befruchtungs- und Entwicklungsfähigkeit kernloser Seeigeleier und die Möglichkeit ihrer Bastardierung, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 2, 1895.
- , 1904, Protoplasmadifferenzierung als auslösender Faktor für Kernverschiedenheit, in: SB. phys.-med. Ges. Würzburg, 1904.
- , 1904, Ergebnisse über die Konstitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
- , 1908 (1907), Zellen-Studien. VI. Die Entwicklung dispermer Seeigeleier. Ein Beitrag zur Befruchtungslehre und zur Theorie des Kernes, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 43 (N. F., Vol. 36), 1908 (auch Jena 1907).
- , 1909, Die Blastomerenkerne von *Ascaris megalcephala* und die Theorie der Chromosomenindividualität, in: Arch. Zellf., Vol. 3, 1909.
- CALKINS, G. N., 1895, Observations on the yolk nucleus in the egg of *Lumbricus*, in: Trans. New-York Acad. Sc., 1895.

- CHUN, C., 1880, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Monogr. 1, 1880.
- , 1892, Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung, in: Festschr. LEUCKART, 1892.
- , 1895, Bemerkungen über den Aufsatz von DRIESCH und MORGAN: Von der Entwicklung einzelner Ctenophorenblastomeren, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 2, 1895.
- DELAGE, Y., 1908, Les vrais facteurs de la parthénogenèse expérimentale. Élevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 7, 1908.
- DRIESCH, H., 1892, Entwicklungsmechanische Studien, V., in: Z. wiss. Zool., Vol. 55, 1892.
- , 1898, Über rein mütterliche Charaktere an Bastardlarven der Echiniden, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 7, 1898.
- , 1900, Die isolierten Blastomeren des Echinideneies, *ibid.*, Vol. 10, 1900.
- , 1903, Über Seeigelbastarde, *ibid.*, Vol. 16, 1903.
- , 1904—1905, Die Entwicklungsphysiologie von 1902—1905, in: Erg. Anat. Entw., Vol. 14, 1904, 1905.
- , 1908, The science and philosophy of the organism, London 1908.
- DRIESCH, H. und T. H. MORGAN, 1895, Zur Analysis der ersten Entwicklungsstadien des Ctenophoren-Eies, II, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 2, 1895.
- DUESBERG, J., 1907, Der Mitochondrial-Apparat in den Zellen der Wirbeltiere und Wirbellosen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 71, 1907.
- ENRIQUES, P., 1903, Sulla così detta degenerazione senile dei Protozoi, in: Monit. zool. Ital., Anno 13, Suppl., 1903.
- , 1905, Della degenerazione senile negli Infusorî, in: CR. Accad. Lincei, Anno 302, Vol. 14, 1905.
- , 1905, Ancora della degenerazione senile negli Infusorî, *ibid.*, 1905.
- ERDMANN, RH., 1908, Experimentelle Untersuchung der Massenverhältnisse von Plasma, Kern und Chromosomen in dem sich entwickelnden Seeigeli, in: Arch. Zellf., Vol. 2, 1908.
- FISCHEL, A., 1897, 1898, Experimentelle Untersuchungen am Ctenophoreneie. I. Von der Entwicklung isolierter Eiteile, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 6, 1897, und Forts. in Vol. 7, 1898.
- , 1903, Entwicklung und Organ-Differenzierung, *ibid.*, Vol. 15, 1903.
- , 1906, Über Bastardierungsversuche bei Echinodermen, *ibid.*, Vol. 22, 1906.
- GIARDINA, A., 1901, Origine dell' oocite e delle cellule nutrici nel Dytiscus, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 18, 1901.

- GODLEWSKI, E., jun., 1906, Untersuchungen über die Bastardierung der Echiniden- und Crinoidenfamilie, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 20, 1906.
- , 1908, Plasma und Kernsubstanz in der normalen und der durch äußere Faktoren veränderten Entwicklung der Echiniden, *ibid.*, Vol. 26, 1908.
- , 1909, Das Vererbungsproblem im Lichte der Entwicklungsmechanik betrachtet, in: Votr. Aufs. Entw.-Mech. Organismen, H. 9, 1909.
- GOLDSCHMIDT, R., 1904, Die Chromidien der Protozoen, in: Arch. Protistenk., Vol. 5, 1904.
- , 1905, Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
- GÜNTHER, TH., 1910, Die Eibildung der Dytisciden, *ibid.*, Vol. 30, Anat., 1910.
- HAECKER, V., 1897, Die Keimbahn von Cyclops, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49, 1897.
- , 1904, Bastardierung und Geschlechtszellenbildung. Ein kritisches Referat, in: Zool. Jahrb., Suppl. 7, 1904.
- , 1907, Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 1, 1907.
- , 1910, Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung, in: Ztschr. indukt. Abst. Vererb., Vol. 3, 1910.
- HAGEDORN, A., 1909, On the purely motherly character of the hybrids produced from the eggs of *Strongylocentrotus*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 27, 1909.
- HARTMANN, M., 1909, Polyenergide Kerne. Studien über multiple Kernteilungen und generative Chromidien bei Protozoen, in: Biol. Ctrbl., Vol. 29, 1909.
- HARTMANN, M. und S. v. PROWAZEK, 1907, Blepharoplast, Caryosom und Centrosom. Ein Beitrag zur Lehre von der Doppelkernigkeit der Zelle, in: Arch. Protistenk., Vol. 10, 1907.
- HERBST, C., 1906, Vererbungsstudien, IV, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, 1906.
- , 1907, Vererbungsstudien, V, *ibid.*, Vol. 24, 1907.
- , 1909, Vererbungsstudien, VI, *ibid.*, Vol. 27, 1909.
- HERTWIG, O., 1885, Das Problem der Befruchtung und der Isotropie des Eies, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 18 (N. F., Vol. 11), 1885.
- , 1905, Ergebnisse und Probleme der Zeugungs- und Vererbungslehre. Jena 1905.
- , 1906, Allgemeine Biologie, 2. Aufl., Jena 1906.
- , 1909, Der Kampf um Kernfragen der Entwicklungs- und Vererbungslehre, Jena 1909.

- HERTWIG, R., 1896, Über die Entwicklung des unbefruchteten Seeigeleies, in: Festschr. GEGENBAUR, 1896.
- , 1902, Die Protozoen und die Zelltheorie, in: Arch. Protistenk., Vol. 1, 1902.
- , 1904, Über physiologische Degeneration bei *Actinosphaerium Eichorni*, in: Festschr. HAECKEL, Jena 1904.
- , 1907, Über den Chromidialapparat und den Dualismus der Kernsubstanz, in: SB. morphol. physiol. Ges. München, Vol. 23, 1907.
- , 1908, Über neue Probleme der Zellenlehre, in: Arch. Zellf., Vol. 1, 1908.
- KAHLE, W., 1908, Die Paedogenesis der Cecidomyiden, in: Zoologica, H. 55, Vol. 21, 1908.
- KOSTANECKI, K. und WIERZEJSKI, 1896, Über das Verhalten der sog. achromatischen Substanzen im befruchteten Ei (*Physa fontinalis*), in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 47, 1896.
- KUPELWIESER, H., 1906, Versuche über Entwicklungserregung und Membranbildung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma, in: Biol. Ctrbl., 1906.
- , 1909, Entwicklungserregung bei Seeigeleiern durch Molluskensperma, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 27, 1909.
- LEPECHKINE, W., 1900, Bemerkungen über den Richtungskörper und den Dotterkern in dem in der Entwicklung begriffenen Ei von *Moina rectirostris*, in: Nachr. Ges. Fr. Nat. Moskau, Vol. 98, Journ. zool. Abt., Vol. 3, 1900; Referat von v. ADELUNG, in: Zool. Ztrbl., Vol. 7, 1900.
- LILLIE, S. R., 1908, Momentary elevation of temperature as a means of producing artificial parthenogenesis in Starfish eggs and the condition of its action, in: Journ. exper. Zool., Vol. 5, 1908.
- LOEB, J., 1899, Warum ist die Regeneration kernloser Protoplasmastücke unmöglich oder erschwert?, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 8, 1899.
- , 1904, Weitere Versuche über die heterogene Hybridisation bei Echinodermen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 104, 1904.
- , 1906, Vorlesungen über die Dynamik der Lebenserscheinungen, Leipzig 1906.
- , 1908, Über die Natur der Bastardlarven zwischen dem Echinodermenei (*Strongylocentrotus franciscanus*) und Molluskensamen (*Chlorostoma funebreale*), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 26, 1908.
- , 1909, Die chemische Entwicklungserregung des tierischen Eies, Berlin 1909.
- MACCLENDON, J. F., 1908, The segmentation of eggs of *Asterias forbesii* deprived of chromatin, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 26, 1908.
- LUBOSCH, W., 1902, Über die Eireifung der Metazoen etc., in: Ergebn. Anat. Entw., Vol. 11, 1901.

- METSCHNIKOFF, E., 1885, Vergleichend-embryologische Studien, IV, in: Z. wiss. Zool., Vol. 42, 1885.
- MEVES, FR., 1903, Über oligopyrene und apyrene Spermien und ihre Entstehung (Paludina und Pygaera), in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 61, 1903.
- , 1908, Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen, *ibid.*, Vol. 72, 1908.
- V. PROWAZEK, S., 1910, Einführung in die Physiologie der Einzelligen, in: Nat. Techn. Lehre Forschung, 1910.
- RABL, C., 1906, Über „organbildende Substanzen“ und ihre Bedeutung für die Vererbung, Leipzig 1906.
- ROUX, W., 1895, Gesammelte Abhandlungen, Vol. 1 u. 2, Leipzig 1895.
- , 1905, Die Entwicklungsmechanik, ein neuer Zweig der biologischen Wissenschaft, in: Vortr. Aufs. Entw.-Mech. Org., H. 1, 1905.
- RUBNER, M., 1909, Kraft und Stoff im Haushalte der Natur, Leipzig 1909.
- SCHAUDINN, F., 1903, Untersuchungen über die Fortpflanzung einiger Rhizopoden, in: Arb. Gesundheitsamt, Vol. 19, 1903.
- SCHAXEL, J., 1910, Die Oogenese von *Pelagia noctiluca* PÉR. et LESS. mit besonderer Berücksichtigung der Chromidien und Nucleolen, in: Zool. Anz., Vol. 35, 1910.
- SCHOCKAERT, R., 1901, L'ovogénèse chez le Thysanozoon Brochi, in: Cellule, Vol. 18, 1901.
- SEMON, R., 1904, Die Mneme als erhaltendes Prinzip im Wechsel des organischen Geschehens, Leipzig 1904.
- SMITH, G., 1906, Rhizocephala, in: Fauna Flora Golf. Neapel, Monogr. 29, 1906.
- STRASBURGER, E., 1877, Über Befruchtung und Zellteilung, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 11 (N. F., Vol. 4), 1877.
- , 1884, Neue Untersuchungen über den Befruchtungsvorgang bei den Phanerogamen als Grundlage für eine Theorie der Zeugung, Jena 1884.
- , 1907, Die Ontogenie der Zelle seit 1875, in: Progr. rei bot., Vol. 1, 1907.
- , 1908, Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung, in: Jahrb. wiss. Bot., Vol. 45, 1908.
- VAN DER STRICHT, O., 1898, Contribution à l'étude du noyau vitellin de BALBIANI dans l'oocyte de la femme, in: Verh. anat. Ges. (Kiel), 1898.
- VERWORN, M., 1892, Die physiologische Bedeutung des Zellkerns, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 51, 1892.
- , 1905, Principienfragen in der Naturwissenschaft, Jena 1905.
- DE VRIES, H., 1889, Intracelluläre Pangenesis, Jena 1889.

- WEISMANN, A., 1882, Über die Dauer des Lebens, Jena 1882.
—, 1884, Über Leben und Tod. Eine biologische Untersuchung, Jena 1884.
—, 1892, Das Keimplasma. Eine Theorie der Vererbung, Jena 1892.
—, 1902, Vorträge über Descendenztheorie, Vol. 1 u. 2, Jena 1902.
WILSON, E. B., 1903, Experiments on cleavage and localization in the Nemertine-egg, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, 1903.
WOODRUFF, L. L., 1909, Further studies on the life cycle of Paramecium, in: Biol. Bull., Vol. 17, 1909.
ZIEGLER, H. E., 1897, 1898, Experimentelle Studien über die Zelltheilung, I—III, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 6, 1897, 1898.
-

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Wanderung des Irispigments im Facetten- auge.

Von

Reinhard Demoll,

Privatdozent und Assistent am Zool. Institut zu Gießen.

Mit 2 Abbildungen im Text.

Während wir über die Beziehungen der Belichtung eines Facettenauges und dessen Pigmentstellung zum Teil schon recht gut unterrichtet sind, mußte bis heute noch die Frage offen bleiben, ob die Pigmentverschiebungen durch das Licht direkt ausgelöst werden oder ob es sich hier um einen nervösen Einfluß handelt, ob also in diesem Falle das Licht auf andere Elemente einwirkt und der hier ausgelöste Effekt erst sekundär durch Vermittlung von Nervenbahnen die Pigmentstellung bestimmt. Gegen das Bestehen einer Reflexbahn sprach in erster Linie der negative Erfolg, mit dem das Suchen nach einer nervösen Verbindung der Iriszellen im Superpositionsauge stets begleitet war (PARKER), dann die negativen Erfolge, die v. FRISCH mit elektrischen Reizen erzielte. Gegen diese beiden Momente ist das anzuführen, was allen negativen Ergebnissen entgegenzuhalten ist: sie können nie beweisen.

Andrerseits war das Tatsachenmaterial, das zur Annahme eines Reflexes berechtigen konnte, bisher recht dürftig. v. FRISCH hat neuerdings (1908) eine Abhängigkeit der Pigmentstellungen beider Augen voneinander wahrscheinlich gemacht; doch gelang es ihm noch nicht, den geregelten Ablauf der Reaktionen festzustellen. Ferner

hat KIESEL schon früher (1894) nachgewiesen, daß Nachtschmetterlinge, auch wenn sie dauernd im Dunkeln gehalten werden, dennoch eine periodische Pigmentwanderung, also einen Wechsel von Hell- und Dunkelauge, zeigen, der mit dem Wechsel von Tag und Nacht zusammenfällt.

Beide Beobachtungen würden jedoch nur aussagen, daß die Pigmentwanderung nervös beeinflußt werden kann, nicht aber, daß sie sich auch stets unter nervösem Einfluß vollziehen muß. Allerdings ist damit schon noch etwas mehr insofern gewonnen, als gezeigt wird, daß eine nervöse Versorgung der Irispigmentzellen vorliegen muß, daß also die negativen Ergebnisse, die allein gegen die Existenz eines Reflexes sprachen, damit ihre Bedeutung verlieren. Nun hatte ich Gelegenheit, die Beobachtungen von KIESEL zu kontrollieren und vollauf zu bestätigen. Eine Verbindung der Iriszellen mit Nervenzellen darf daher wohl mit großer Wahrscheinlichkeit als bestehend angenommen werden. Absolut zwingend sind diese Beobachtungen hierfür allerdings nicht. Man könnte immerhin den periodischen Wechsel der Pigmentstellung auf Perioden zurückführen wollen, die sich vollständig innerhalb der Pigmentzellen selbst abspielen, oder aber man könnte periodische Veränderungen des Blutes hierfür verantwortlich machen. Beide Möglichkeiten stehen noch offen und lassen insofern die Existenz einer nervösen Versorgung noch als fraglich erscheinen. Dennoch hatte ich mich bereits andern Orts (1910) für die nervöse Auslösung der Pigmentwanderung ausgesprochen, indem ich von folgender Überlegung ausging (p. 474): „Befindet sich ein Auge in Dunkelstellung und bringt man nun eine Kerze in die Nähe, so daß nur eine umschriebene Ommengruppe gereizt wird, so geht auch nur dieser Bezirk . . . in Hellstellung über. Sollte aber hierfür eine direkte Lichteinwirkung auf das Pigment verantwortlich gemacht werden, so müßte man wohl annehmen, daß in diesem Bezirke das Irispigment stärker von Licht getroffen wird als in den übrigen. Gerade das Gegenteil aber ist der Fall. Scheint doch dieses Gebiet zunächst deshalb leuchtend, weil das Pigment den nahezu parallel der Ommenachse einfallenden Strahlen so gut wie gar nicht im Wege ist, während die Farbe der übrigen Teile doch eben von der Farbe der Irispigmente bedingt ist. Die Teile, die also in diesem Falle in dem Bezirk der leuchtenden Pupille stärker belichtet werden, sind die Rhabdome. Dieser Umstand läßt in der Pigmentwanderung, soweit bis jetzt zu übersehen, einen Reflexvorgang vermuten.“ Die nachstehende Unter-

suchung wird zeigen, daß diese Erwägung insofern zu einem verfehlten Schluß führt, als sie eine dritte Möglichkeit der Reaktionsauslösung außer Betracht läßt und zwar gerade die, die wir hier verwirklicht finden. Ich habe mir nur die Frage vorgelegt: handelt es sich um einen in den Rhabdomen ausgelösten Reflex oder um direkte Einwirkung des Lichtes auf das Pigment. Keines von beiden trifft die Tatsachen.

Wenn wir nun versuchen auf experimentellem Wege eine Prüfung der oben ausgesprochenen Vermutung herbeizuführen, so ist einleuchtend, daß sie zur Voraussetzung hat, daß es gelingt, innerhalb ein und derselben Ommengruppe das Irispigment und die nervösen, aufnehmenden Organe, die Rhabdome, verschiedener Belichtung auszusetzen. Das einfachere Experiment hierbei ist: Belichtung der Irispigmentzelle ohne gleichzeitige Belichtung der Rhabdome. Es sind diese Bedingungen ohne weiteres stets beim Spiegeln eines Dunkelauges in den der leuchtenden Pupille benachbarten Facetten erfüllt. Fig. A zeigt den Querschnitt durch ein solches Auge. Dem Beobachter erscheinen die zwischen *P-P* gelegenen Facetten leuchtend, da die hier auffallenden Strahlen ungehindert nach den Rhabdomen und von diesen wieder zurück nach außen und in das Auge des Beobachters gelangen können. In den daran angrenzenden Facetten (*Q, R, S, T*) dagegen ist bereits der Winkel überschritten, bei dem noch eine Brechung innerhalb des Krystallkegels in einer Weise eintreten kann, die den Strahl nach dem entsprechenden Rhabdom gelangen läßt. Er trifft hier an der Peripherie des Kegels auf das Pigment und wird von diesem absorbiert (*x*). Die zugehörigen Rhabdome *q, r, s* werden also nicht belichtet. Da in diesen Ommen auch keine Ortsveränderung seitens des Pigments stattfindet, so folgt, daß das Irispigment in seiner distalen Lage verharrt auch dann, wenn es verschiedener Beleuchtung ausgesetzt wird.

Weiter bleibt das Verhalten des Pigments zu untersuchen, wenn die zentralen Rhabdome der Pupille belichtet werden, das Pigment selbst aber nicht. Diese Bedingungen sind ja annähernd in dem Zentrum der leuchtenden Pseudopupille gegeben, indem hier beim Spiegeln mit parallelem Lichtbündel gerade in den mittlern Facetten, wie oben ausgeführt, das Pigment nur minimal, jedenfalls viel schwächer belichtet wird als in den der Pupille benachbarten Ommen. Doch können wir die Bestrahlung durch folgende Versuchsanordnung noch mehr herabsetzen. Wir wählen zum Spiegeln einen Hohlspiegel

Strahlen vermögen das Rhabdom *a* zu treffen, in dessen Bereich trotz der vorgesetzten Blende ein Bildchen des Schnittpunktes der Strahlen entsteht. Die Divergenz der Strahlen bietet somit den weitem Vorteil, daß wir statt einer Lichtfläche als Objekt einen Lichtpunkt und diesen in nächster Nähe des Auges haben. Wir werden später sehen, inwiefern dies für uns von Bedeutung ist.

Belichtet man nun unter solchen Umständen das Auge, so sieht man, daß bei der Abnahme der Pupille diese keineswegs vollständig rund bleibt, sondern daß die beiden belichteten seitlichen Bezirke sehr viel schneller und stärker Veränderungen erkennen lassen als die verdeckten obern und untern Teile.

Dies scheint nun eine Auffassung der Pigmentwanderung als Reflex auszuschließen. Sehen wir, was wir daraus schließen dürfen. Veränderungen finden nur statt in den beleuchteten Bezirken. Nun lassen sich aber hinsichtlich der Beleuchtungsbedingungen verschiedene Gebiete unterscheiden. In den zentralen Ommen der Pupille (Fig. B, *a*) wird das Rhabdom und der proximale pigmentfreie Teil der Irispigmentzellen vom Licht getroffen. Beobachtungen über Pigmentwanderung in dieser Gruppe können nicht angestellt werden, da sie auch bei voller Hellstellung noch nicht ganz schwarz erscheinen. Es lassen sich dann weiter in der verdeckten Zone nochmal 2 Territorien unterscheiden. In dem in Fig. B mit *p* bezeichneten Feld erfährt kein Teil des ganzen Ommas eine Bestrahlung. Eine Pigmentreaktion bleibt hier aus. In dem übrigen Bezirk (*bb*) werden die Rhabdome und auch das Irispigment selbst nicht belichtet; die proximalen Teile der Irispigmentzellen jedoch werden von den Lichtstrahlen durchsetzt, die in die Facetten *c* eingedrungen sind und nun schräg dem Rhabdom *a* zugebrochen werden. Nahezu unter denselben Bedingungen stehen aber auch die Ommen der Bezirke *cc*. Auch hier bleiben, wie Fig. A lehrt, die zugehörigen Rhabdome (*cc*) ohne jeden Lichtreiz. Auch das Irispigmentlager selbst kann infolge des parallelen Strahlenganges nur eine geringe Belichtung erfahren, während die proximalen Teile der Pigmentzellen intensiverer Belichtung ausgesetzt werden. Der Effekt in beiden Regionen (Fig. B *b* u. *c*) ist dementsprechend derselbe. Es findet ein Übergang von Dunkel- in Hellstellung statt. Zu betonen ist allerdings, daß die Pigmentreaktion in der Zone *b* nicht leicht nachweisbar ist deshalb, weil die Gebiete *b* und *c* so ohne weiteres nicht bei fortgenommener Blende unterschieden werden können. Im allgemeinen tut man gut, den Effekt der Besspiegelung zu prüfen, so-

bald die leuchtende Pupille ganz hinter der Blende zu verschwinden beginnt (Fig. B *i*). In diesem Zustande ist es aber auch mit der Lupe schwer zu entscheiden, ob die kleinen Eckchen (*x*) bereits sich dem in Hellstellung übergegangenen Bezirk angegliedert haben. Aber auch dann, wenn wir diese Frage offen lassen, bietet uns das

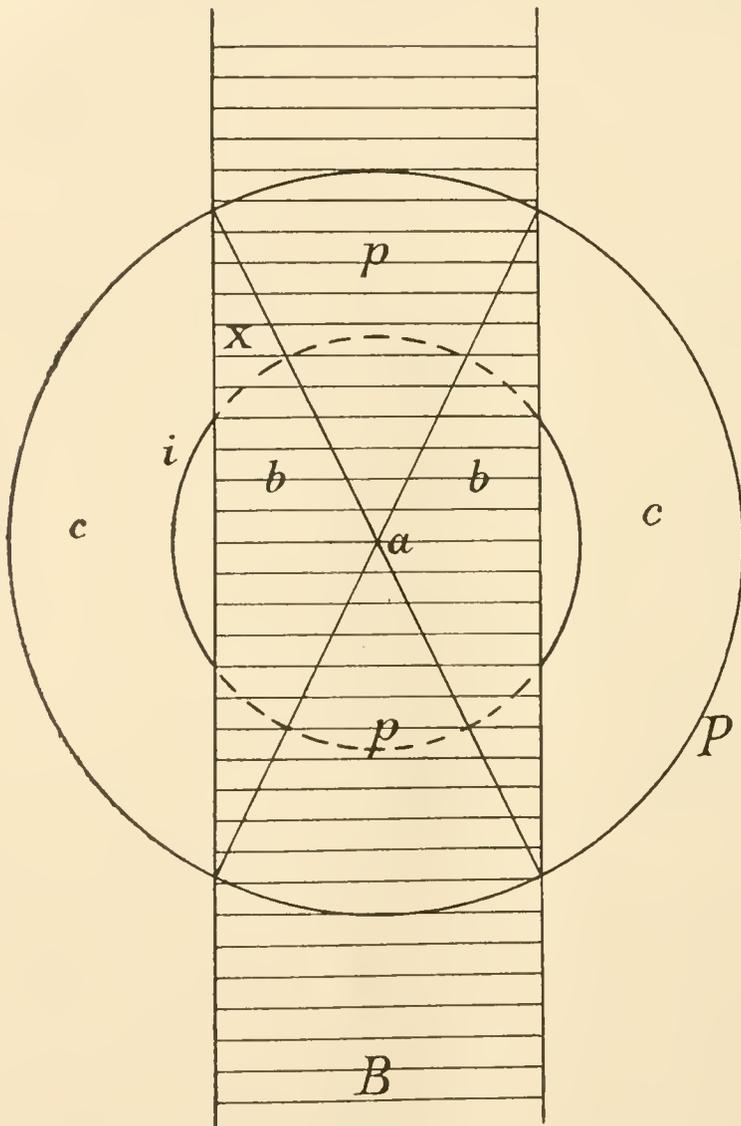


Fig. B.

B vorgesetzte Blende. *P* Peripherie der leuchtenden Pupille.

Verhalten in den Bezirken *c* gegenüber dem in den Bezirken *p* allein schon die Möglichkeit, bestimmte Schlüsse zu ziehen, die dann weiterhin auch auf das Verhalten der Reaktion in den Eckchen *X* ausgedehnt werden dürfen.

Erinnern wir uns an den zuerst gewonnenen Satz, daß das Irispigment in seiner distalen Lage verharret auch dann, wenn es ver-

schiedener Beleuchtung ausgesetzt wird, so können wir in der Pigmentwanderung, wie sie die Zonen *c* zeigen, nur einen Effekt sehen, der durch die Bestrahlung der proximalen Teile der Pigmentzellen ausgelöst wurde. Denn sowohl Rhabdome wie auch die Pigmentlager selbst sind auszuschließen. Auch an eine Einwirkung des Rhabdoms *a* kann hier nicht gedacht werden, da sonst die Bezirke *p* dieselben Veränderungen zeigen müßten wie die übrigen Teile der Pupille.

Wir kommen somit auf Grund dieser Versuchsergebnisse zu dem Resultat: Belichtung der proximalen Teile der Irispigmentzellen bedingt Hellstellung.

Damit ist die Wirkung der Rhabdome ausgeschlossen. Schon die einfachste Besspiegelung zeigt, daß man ganz eigenartige Komplikationen zu Hilfe nehmen muß, will man die Pigmentreaktion als einen von den Rhabdomen ausgelösten Reflex auffassen. Da ja auch so nur das zentralgelegene Rhabdom gereizt wird, die Reaktion sich jedoch im ganzen Bezirk der leuchtenden Pupille geltend macht, so müßte dies notwendig zu der Annahme führen, daß nicht jedes Rhabdom nur die Pigmentstellung in seinem Omma beherrscht, sondern auch darüber hinaus in einem größern Bezirk, nämlich in einem Umkreis, der genau der Ausdehnung der leuchtenden Pupille entspricht. Andernfalls wäre nicht einzusehen, wie das zentrale Rhabdom *a* die Reaktion in der ganzen Pupille auslöst. Es würde dies zu weitem komplizierten Auffassungen nötigen. Der oben angeführte Versuch hat aber nun gezeigt, daß Beleuchtung des zentralen Rhabdoms durchaus nicht eine gleichmäßige Pigmentreaktion in allen Teilen der Pupille zur Folge hat, falls in verschiedenen Bezirken nur die proximalen Teile der Pigmentzellen verschiedenen Bedingungen unterworfen sind. Hieraus folgt, daß von den Rhabdomen aus die Pigmentstellung nicht beeinflußt wird.

Es muß noch erwähnt werden, daß dieser Versuch eine vollständige Verdunkelung des Irispigments in den Ommen *p*, *p* nicht ermöglicht. Nur die direkte Belichtung wird ausgeschlossen. Von dem Bildpunkt im Bereich des Rhabdoms *a* gehen jedoch wieder Strahlen nach außen. Es sind dies eben die, die uns das Auge leuchtend erscheinen lassen. Diese gelangen nun aber nicht allein wieder durch die Facetten *c*, *c* aus dem Auge heraus, sondern ebensogut durch die Facetten *B* u. *A*. Auf diese Weise wird die Rückwand der Blende ein schwaches Licht empfangen. Doch können wir bei unserer Betrachtung diese wenigen Strahlen um so mehr un-

berücksichtigt lassen, als durch sie die Unterschiede, die die Pigmentlage in den verschiedenen Bezirken tatsächlich zeigt, nur geschwächt werden könnte.

Bevor ich auf die Erscheinungen eingehe, die einen nervösen Einfluß in der Pigmentreaktion wahrscheinlich machen, möchte ich noch eine zweite Versuchsanordnung erwähnen, die nahezu die zuerst gesetzten Bedingungen umkehrt und somit als Kontrollexperiment angesehen werden kann. Sie besteht darin, daß durch ein vorge-setztes, geschwärztes Diaphragma mit feiner Öffnung nur die zentralen Teile der leuchtenden Pupille bestrahlt werden. Würde das zentrale Rhabdom die Pigmentstellung in der ganzen Pupille beherrschen, so müßte nun wie bei gewöhnlichen Besspiegelungen die Abnahme des Leuchtens von der Peripherie aus stattfinden. Dies ist aber nicht der Fall. Trotz vieler Bemühungen waren es zwar nur ganz wenige Versuche, die als einwandfrei angesprochen werden durften. Diese zeigten aber nicht die ziemlich scharfe Abgrenzung der leuchtenden Partie von der bereits in Hellstellung übergegangen, wie sie unter gewöhnlichen Bedingungen in der ersten Hälfte des Verschwindens stets deutlich zu beobachten ist, sondern man fand nach einigen Minuten die zentrale leuchtende Pupille umgeben von einem größern Hof, der nur noch einen matten Schimmer besaß. Erst diesem schloß sich dann peripher die schwarze Pupillen-umrandung an. Findet nun die Auslösung des Übergangs in Hellstellung in den proximalen Teilen der Irispigmentzellen statt, so müssen wir erwarten, daß die zentrale Partie der Pupille in Hellstellung übergeht, die andere aber nicht. Nun ist aber eine geringe Beleuchtung der peripheren Teile nicht ganz auszuschließen. Denn einmal darf die Öffnung des Diaphragmas nicht allzu klein gewählt werden. Ferner werden durch die Wände der Öffnung Strahlen auch nach den seitlichen Teilen der Pupille in geringem Maße gelangen. Dazu kommen die Strahlen, die von dem im Auge gelegenen Bilde ausgehen. Und schließlich ist noch zu erwähnen, daß die Tiere — ich war fast ausschließlich auf die Eule *Agrotis pronuba* beschränkt —, um sie wenigstens in einigen Fällen während eines Versuches in ruhiger Lage beobachten zu können, in ein kleines Gehäuse gebracht wurden, das aus miteinander verkitteten Deckgläsern aufgebaut war. Dadurch allein war Gelegenheit geboten, die Pupille ohne schädliche Beleuchtung in der Weise aufzusuchen, daß ein Blechband, das in stets zunehmender Höhe nebeneinander eine Reihe feiner Durchbohrungen besaß, direkt vor dem Auge vor-

beigeschoben werden konnte, ohne das Tier zu beunruhigen, bis schließlich die Öffnung gefunden war, durch die man die Pupille am stärksten leuchten sah. Der Nachteil, den eine solche Versuchsanordnung jedoch besitzt, besteht darin, daß an den Begrenzungsflächen des Deckgläschens abermals unregelmäßige Reflektion der Strahlen stattfindet, von denen ein Teil schließlich noch in die peripheren Bezirke der Pupille gelangen kann. Berücksichtigen wir dies, so dürfen wir bei solcher Anordnung des Experiments nicht erwarten, daß nur die zentralen Pupillenteile eine Pigmentreaktion ausführen und daß dementsprechend innerhalb der leuchtenden Pupille ein scharfbegrenzter schwarzer Ring sich zeigt, sondern wir dürfen vermuten, daß die peripheren Teile ebenfalls, wenn auch in viel schwächerem Maße, die Pigmentwanderung zeigen. Nun ist aber ein Effekt der Reaktion um so schneller bei Besspiegelung von außen zu konstatieren, je schiefere ich auf ein Omma aufsehe, d. h. wenn in der Pupille alle Ommen in der gleichen Weise das Pigment zurückziehen, so wird dies nicht überall zu gleicher Zeit zu beobachten sein, sondern die Pupille nimmt von außen nach innen ab. Gehen aber die zentralen Facetten in der Reaktion den peripheren voraus, so kann eventuell in einer größeren ringförmigen Zone das Bild das gleiche sein; d. h. es findet hier eine gleichmäßige allmähliche Abnahme der Helligkeit statt. Wenn wir also in unserm Versuch eine solche Zone beobachten, so können wir schließen, daß in den peripheren Ommen sich eine weniger ausgiebige Pigmentreaktion vollzogen hat als in zentral von ihnen gelegenen Facetten. Ist dies aber bei der gegebenen, wie wir gesehen haben, etwas unvollkommenen Versuchsanordnung der Fall, so bestätigt dies uns den Satz, daß von den Rhabdomen aus kein Einfluß auf die Pigmentlage ausgeübt wird.

Nun zu den Ergebnissen von KIESEL und v. FRISCH, die einen nervösen Einfluß auf die Pigmentreaktion sehr wahrscheinlich machen. Ich habe bereits erwähnt, daß ich die Resultate von KIESEL bestätigen kann, habe aber auch ausgeführt, daß sie insofern nicht zu der Annahme nervöser Beeinflussung zwingen, als noch zwei andere Möglichkeiten der Erklärung offenstehen. Doch läßt sich die eine der beiden durch folgenden einfachen Versuch ausschließen. Wenn nämlich die Tag- und Nachtperioden der Pigmentstellung nur eine Äußerung von Prozessen sind, die sich lediglich innerhalb der betreffenden Zellen abspielen, so können sie auch nicht durch Erregungszustände, in die das Zentralnervensystem anormalerweise versetzt wird, modifiziert werden. Diese Möglichkeit ist jedoch vor-

handen. Um dies zu zeigen, ist es nötig, die Tiere in nicht zu kleinen Behältern in Einzelhaft zu halten, so daß sie sich gegenseitig nicht behelligen, und sie vor Belichtung sowie vor jeder größern Störung zu schützen. Man wird dann beobachten, daß morgens bis gegen 2 Uhr fast regelmäßig das Pigment in Hellstellung steht. Bringt man nun ein solches Tier ans Licht und versetzt es durch ständiges Drehen und Erschüttern des Behälters in Erregung, bis es intensiv zu schwirren beginnt, d. h. weckt man das Tier und bringt es dann wieder in den verdunkelten Raum zurück, so zeigt es bereits nach $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Stunden eine leuchtende Pupille. Dasselbe wird auch erreicht, wenn diese Manipulationen in vollständigem Dunkeln vorgenommen werden. Da nun aber nicht einzusehen ist, wie besonders im letzten Falle die periodischen Vorgänge innerhalb der Pigmentzellen beeinflußt worden sind, so machen es diese Ergebnisse sehr wahrscheinlich, daß eine solche innere Periodizität auszuschließen ist.

Damit bleibt noch zu entscheiden, ob es Veränderungen des Blutes sind, die sich hier bemerkbar machen, oder nervöse Erregungen. Darüber sagen diese Beobachtungen nichts aus. Denn in dem wachen Zustande mag die Atmung und die Verbrennung beschleunigt sein und damit die Chemie des Blutes sich verändern. Auch die Tatsache, daß in Narkose Hellstellung eintritt, kann weder im einen noch im andern Sinn verwertet werden. Dagegen vermag diese Alternative durch die Ergebnisse von v. FRISCH entschieden zu werden, indem er zeigen konnte, daß eine Einwirkung der Belichtung eines Auges auf das andere Auge, wenn auch in ungeordneter Weise, bisweilen zu konstatieren ist. Wohl mag es sich hier um abnorme Reaktionsweisen handeln; immerhin zeigen sie aber, daß sie nicht auf chemische Differenzen des Blutes zurückführbar sind, da dieses nicht als lokal verschieden, zu andern Zeiten wieder als überall gleich angesehen werden kann. Wir kommen somit zu dem Ergebnis, daß die Perioden, die sich in dem Wechsel der Pigmentstellung unter gleichen Bedingungen äußern, in den Nervenzentren (Cerebralganglion oder Gangl. opticum) ablaufen. Wir sind daher wohl auch berechtigt, von einem Schlafzustand dieser Tiere zu sprechen, indem der Ruhezustand des Gehirns Hellstellung und somit möglichst weitgehendes Fernhalten optischer Reize bewirkt. Dafür spricht auch das Verhalten der Pigmentreaktion bei Tagschmetterlingen. Wie ich andern Orts bereits erwähnt habe (1909), muß bei Tieren, die sich einige

Zeit im Dunkeln befunden haben, die Reaktion meist erst durch taktile oder andere Reize geweckt werden.

Es fragt sich nun noch, wie sich diese Resultate mit den zuerst gewonnenen vereinigen lassen. Wir haben gesehen, daß Belichtung des proximalen Teiles der Iripigmentzellen Hellstellung hervorruft. Nun zeigt sich aber, daß auch das Nervensystem die Reaktionen zu beeinflussen vermag; und zwar, wenn wir davon ausgehen, daß tote Tiere sowie narkotisierte und ruhende (schlafende) Hellstellung zeigen, daß also bei Abwesenheit nervöser Erregungen Hellstellung erfolgt, so müssen wir schließen, daß der nervöse Einfluß sich darauf beschränkt, Hellstellung in Dunkelstellung überzuführen und weiterhin diese beizubehalten. Da nun die direkte Einwirkung des Lichts auf die Pigmentzellen die entgegengesetzten Reaktionen, nämlich Übergang in Hellstellung und deren Erhaltung, bewirkt, so müssen wir uns folgendes Gesamtbild der Reaktionsweise machen.

Vom Gehirn resp. Opticganglion geht ein ständiger Tonus aus, der das Pigment in Dunkelstellung hält. Dieser Tonus kann entweder ganz aufgehoben werden, so durch Narkose und Schlafzustand. Damit tritt Hellstellung ein. Oder aber der Tonus geht nach wie vor vom optischen Zentrum aus, wird aber peripher unterbrochen. Und dies geschieht durch Belichtung der proximalen, zwischen Krystallkegel und Rhabdom gelegenen Teile der Iripigmentzellen. Diese Zellpartien muß die tonische Erregung passieren; sie kann es aber nur, solange diese Teile nicht von Licht getroffen werden. Trifft dies nicht zu, werden diese Bezirke beleuchtet, so wird der Tonus hier unterbrochen, es tritt Hellstellung ein und bleibt solange erhalten, als die Beleuchtungsverhältnisse gleich bleiben. Hierbei ist es gleichgültig, ob die betreffenden Teile der Iripigmentzellen pigmentfrei sind, wie zu Beginn der Belichtung, oder ob sie Pigment enthalten. Erst mit dem Aussetzen der Bestrahlung kann der nervöse Tonus wieder zur Wirkung kommen und damit das Pigment wieder in Dunkelstellung überführen.

Literaturverzeichnis.

- DEMOLL, R., 1909, Über eine lichtzersetzliche Substanz im Facettenauge, sowie eine Pigmentwanderung im Appositionsauge, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 129, 1909.
- , 1910, Die Physiologie des Facettenauges, in: Erg. Fortschr. Zool., Vol. 2, 1910.
- v. FRISCH, K., 1908, Studien über die Pigmentverschiebung im Facettenauge, in: Biol. Ctrbl., Vol. 28, 1908.
- KIESEL, A., 1894, Untersuchungen zur Physiologie des facettierten Auges, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 53, Abt. 3, 1894.
- PARKER, G. H., 1896, Pigment migration in the eyes of Palaemonetes. A preliminary notice, in: Zool. Anz., Vol. 19, 1896.
- , 1897, The retina and optic ganglia in Decapods, especially in Astacus, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, 1897.
- , 1897, Photomechanical changes in the retinal pigment cells of Palaemonetes, and their relation to the central nervous system, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 30, No. 6, 1897.
-

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Einwirkung des Hungers auf Planarien.

Von

Julius Berninger.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

Mit 29 Abbildungen im Text.

Durch die Untersuchungen und zusammenfassenden Darstellungen von DRIESCH, MORGAN, KORSCHOLT, SCHULTZ, CHILD und andern Autoren wurde in den letzten Jahren die allgemeine Aufmerksamkeit auf die unter gewissen Verhältnissen auftretenden und in verschiedener Form sich vollziehenden Reduktionsvorgänge hingelenkt. Einen Teil dieser Vorgänge, nämlich diejenigen, welche die Möglichkeit der Umkehrbarkeit der Lebensprozesse an ganzen Tieren und einzelnen Organen, d. h. deren Rückkehr zu einer Art embryonalem Stadium, beweisen, hat neuerdings besonders EUGEN SCHULTZ als Reduktionsprozesse behandelt.

Schon LOEB hat die Frage der Umkehrbarkeit der Lebensprozesse aufgeworfen und zwar im Anschluß an seine Beobachtung bei *Campanularia*, bei der sich die Hydranthen zum Cönosark zurückbildeten. Sodann lieferte DRIESCH einen außerordentlich wichtigen Beitrag zu dieser Frage, als er die Involution des Kiemenkorbes bei *Clavellina* beobachtete, einen Vorgang, der durch die Untersuchungen von SCHULTZ seine Bestätigung fand. Die an ganzen Tieren sich vollziehende sowie die einzelne Organe betreffende Reduktion fand ebenfalls durch SCHULTZ ihre Darstellung in den Untersuchungen

an *Planaria* und *Hydra* sowie an den darauf von STOPPENBRINK ebenfalls an *Planaria* ausgeführten Versuchen. Erst kürzlich hat dann HADZI durch die rückgängig gemachte Entwicklung einer Scyphomeduse, *Chrysaora mediterranea*, einen neuen Beweis hinzugefügt.

Auch die vorliegende Arbeit verfolgte den Zweck, den Einfluß des Hungers bei Planarien zu untersuchen und neue Beiträge zu dieser Frage zu liefern. Nach den Befunden von SCHULTZ und STOPPENBRINK gehen sowohl äußerlich wie vor allem innerlich an hungernden Planarien große Veränderungen vor sich. Neben der Abnahme der Körpergröße und der Veränderung der äußern Gestalt, die in dem Schwunde ganzer Organe und einzelner Zellen ihre Ursache haben, ist das wichtigste Ergebnis dieses, „daß die Involution der Geschlechtsorgane in der umgekehrten Reihenfolge vor sich geht wie in der Entstehung“ (STOPPENBRINK). Im Nervensystem, Parenchym, Excretionssystem, Hautmuskelschlauch und Körperepithel trat kein nennenswerter Zerfall ein, wie die genannten Autoren angeben.

Von einer reinen Reduktion wird man kaum reden können, da in den meisten Fällen mit der Reduktion Degeneration und Nekrose Hand in Hand gehen. Man muß zweierlei Arten von Reduktionen unterscheiden, einmal die obligate, für die wir in der Ontogenie Beispiele finden, und dann die „akzidentelle Reduktion, die als eine individuelle Reaktion auf bestimmte Reize hin auftritt, welche wir, um uns in LOEB'scher Weise auszudrücken, beherrschen können“ (HADZI). Meist hat die akzidentelle Reduktion ihre Veranlassung in ungünstigen äußern Lebensbedingungen, Hungerzuständen, chemischen Einflüssen und Verletzungen mit nachfolgender Regeneration.

Zu meinen Hungerversuchen benutzte ich die in der nähern Umgebung von Marburg vorkommenden Süßwassertricladen. Es handelt sich um 5 Arten:

- Planaria alpina* (KENNEL 1888),
- Planaria gonocephala* (DUGÈS 1830),
- Planaria torva* (MAX SCHULTZE 1856),
- Polyclis nigra ehrenbergi* (O. SCHMIDT 1860),
- Dendrocoelum lacteum* (O. SCHMIDT 1862).

Die Nomenklatur ist die von WILHELMI und BÖHMIG angegebene und heute allgemein übliche.

Da alle Arten ziemlich zahlreich hier in Tümpeln und in der Lahn mit ihren Zuflüssen vorkommen, war das nötige Material leicht zu beschaffen.

Ich begann meine Untersuchungen kurz nach Weihnachten 1907 und setzte sie ununterbrochen bis Ende Juli 1909 fort. Der ganzen Arbeit liegen etwa 35—40 Versuchsreihen zugrunde, von denen die Mehrzahl auf *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria alpina* entfallen.

Die Versuche wurden so angestellt, daß ich in monatlichen Zwischenräumen je 30—50 Exemplare und zwar möglichst ausgewachsene, geschlechtsreife Tiere in Glasgefäße mit 1½—2 Liter Leitungswasser setzte und hungern ließ. Das hiesige Leitungswasser ist reines Quellwasser und frei von hier in Betracht kommenden Nährstoffen. Alle 3—4 Tage wurden die Tiere herausgefangen, die Gefäße mit der Bürste von jedem Ansatz gründlich gereinigt und dann frisches Wasser gegeben. Daß die Planarien Leitungswasser schlecht vertragen hätten, wie andere Autoren angeben, kann ich nicht behaupten. Täglich wurden alle Gefäße ¼—½ Stunde durchlüftet. Anfänglich scheiterten meine Versuche daran, daß ich fast den ganzen Tag Luft zuführte; erst später, als ich die Luftzuleitung auf die genannte Zeit reduzierte, hielten sich die Tiere. Die Hungerversuche wurden bis zum Absterben fortgesetzt.

Sehr empfindlich zeigten sich die Turbellarien gegen Temperaturschwankungen. Meine Aquarien standen im Erdgeschoß des Zoologischen Instituts, wo Sommer und Winter eine ziemlich gleiche Temperatur, 8—10° C, herrschte. Brachte ich z. B. im Winter Tiere zur Untersuchung aus diesem Raum in die geheizten Arbeitsräume, so starben diese Tiere bald, nach 1—2 Stunden, ab.

Etwa abgestorbene Tiere wurden täglich aus dem Aquarium entfernt, damit sie den hungernden Tieren nicht zur Nahrung dienen konnten. Hierauf wurde besonders sorgsam geachtet. Daß sich die Tiere gegenseitig aufgefressen hätten, habe ich niemals beobachtet, wenigstens nicht bei derselben Art, wohl aber habe ich gesehen, daß *Planaria gonocephala* frisch ausgeschlüpfte Tiere von *Dendrocoelum lacteum* auffraß, die ich zum Vergleich mit hungernden Tieren in einem großen Aquarium unter ständigem Füttern hielt. Als Futter dienten kleine Krebse, vorzüglich Daphniden und *Cypris*, und frisches Ochsenblut. Letzteres wurde besonders gern von allen Arten genommen.

Das Absterben der Tiere nahm mit der Länge der Hungerperiode zu. Bei den einzelnen Arten war die Widerstandsfähigkeit verschieden und schwankte zwischen 9 und 14 Monaten. Am widerstandsfähigsten zeigte sich *Planaria gonocephala*, dann folgten *torva* und *Polycelis nigra*. Am schwersten durchführbar waren die Hunger-

versuche bei *Dendrocoelum lacteum*. Meine Resultate decken sich mit denen von STOPPENBRINK und ergaben als äußerste Grenze des Absterbens für *Planaria gonocephala* 12—14 Monate, für *Pl. torva*, *alpina* und *Polycelis nigra* 10—12 Monate. Bei *Dendrocoelum lacteum* liegt die Grenze schon zwischen 6 und 9 Monaten. Es schließt natürlich nicht aus, daß einzelne Tiere dem Hungerprozeß länger standhielten. Die letzte Art scheint überhaupt die empfindlichste gegen alle Reize zu sein.

Da der von SCHULTZ bei *Dendrocoelum lacteum* beschriebene Zerfall der Augen bei bloßem Hungern bei meinen Tieren nicht eintrat, setzte ich die Versuche unter Lichtentziehung fort. Zu diesem Zwecke wurde ein Gefäß mit schwarzem Papier umgeben, so daß der Zutritt der Lichtstrahlen vollständig verhindert wurde.

Die später behandelten Restitutionsversuche wurden so ange stellt, daß Tiere, die kurz vor dem Hungertode standen, wieder in günstige Lebensbedingungen gebracht wurden, d. h. sie wurden reichlich mit Futter, aus Krebsen und frischem Ochsenblut bestehend, versehen.

In monatlichen Zwischenräumen, später in den letzten Hungerstadien alle 14 Tage, wurden je 2 Exemplare konserviert. Vorher wurden sie in gestrecktem Zustande kriechend genau gemessen. Zur Konservierung benutzte ich vorzugsweise heiße Sublimatlösung, daneben auch heiße ZENKER'sche und HERMANN'sche Lösung. Um möglichst gestreckte Exemplare zu erhalten, ließ ich die Tiere nach der von WILHELMI angegebenen Methode auf einen Pinsel kriechen und schleuderte sie dann in die Konservierungsflüssigkeit. Um ein nachträgliches Krümmen zu verhindern, wurden die konservierten Tiere mit einem kleinen Glasplättchen beschwert. In Sublimatlösung blieben die Tiere 2—2½ Stunden, in ZENKER'scher und HERMANN'scher Lösung 5—10 Minuten. Ein nachträgliches Schrumpfen der konservierten Exemplare kam fast nie vor.

Meist fertigte ich Frontalschnitte, 5—6 μ dick, an, da man auf ihnen ein übersichtliches Bild der Geschlechtsorgane erhält.

Zum Färben von Schnitten benutzte ich vorzugsweise DELA-FIELD'sches Hämatoxylin und die Färbemethode nach HEIDENHAIN. Totalpräparate wurden mit Alaunkarmin gefärbt.

Kokons wurden ebenfalls mit heißer Sublimatlösung konserviert, nachdem sie vorher in der von MATHIESEN angegebenen Weise mit einer feinen Nadel angestochen waren, um ein besseres Eindringen

der Flüssigkeit zu ermöglichen. Als Färbemittel diente hier HEIDENHAIN'sches Hämatoxylin.

Äußere Form. Farbe. Gestalt.

Schon äußerlich machen sich die Einflüsse des Hungers bald bemerkbar. Während bei Beginn die Tiere eifrig, nach Nahrung suchend, umherkriechen, tritt bald nach 3—4 Wochen eine sichtliche Ermattung ein. Die Tiere sitzen dann unbeweglich an der dem Lichte zugewandten Seite des Glasgefäßes. Nur wenn sie frisches Wasser bekommen hatten, krochen sie eine Zeitlang umher, da sie wohl Nahrung zu finden hofften. Bei *Dendrocoelum lacteum* beobachtete ich kurz nach dem Einsetzen mehrmals Querteilungen, bei *Pl. gonocephala* und *torva* je 2, bei *Pl. alpina* und *Polycelis nigra* habe ich niemals Querteilungen gesehen.

Mitte Januar gegen Beginn der Kokonablage sah ich zweimal, wie sich Exemplare von *Dendrocoelum lacteum* begatteten. Sie saßen zu diesem Zwecke mit dem hintern Teile der Bauchseiten, die Köpfe in entgegengesetzter Richtung, aufeinander. In einem Falle dauerte die Begattung fast 2 Tage.

Bei *Dendrocoelum lacteum* fiel besonders auf, wie die Tiere im Laufe der Hungerperiode ihre Farbe veränderten. Da nämlich alle Einschlüsse im Darm und Parenchymgewebe, wie Fette und Nahrungstoffe, die den Tieren ein schmutzig-graubraunes Aussehen geben, von den hungernden Tieren mit der Zeit aufgezehrt werden, so nehmen sie bald ein helle, durchscheinende Farbe an und sind gegen Ende der Hungerperiode fast weiß. Auch bei den andern Arten, die ich zu meinen Versuchen verwandte, gehen Farbveränderungen vor sich. Da es sich jedoch hier um das Schwinden von Pigment handelt, will ich hierauf bei Betrachtung des Pigments eingehen.

Am meisten fällt bei den hungernden Planarien die Abnahme der Körpergröße ins Auge. Schon FR. FERD. SCHULTZE war bekannt, daß Planarien in Hungerzuständen bedeutend an Größe abnehmen. Später hat VOIGT für *Planaria alpina* die Abnahme der Körpergröße zahlenmäßig festgelegt, nach ihm ebenso SCHULTZ für *Dendroc. lact.* und STOPPENBRINK für *Planaria gonocephala*, *alpina* und *Dendrocoelum lacteum*. Die Abnahme der Körpergröße beginnt etwa nach dem 1. Monat und dauert bis zum Hungertode an, wo die Tiere nur noch ungefähr den 10. Teil ihrer normalen Körpergröße haben. Bei den einzelnen Arten geht die Abnahme nicht gleichmäßig vor sich, wie

überhaupt bei dem ganzen Prozeß auch bei der gleichen Art starke Schwankungen zu konstatieren sind.

Meine Ergebnisse stimmen mit denen der andern Autoren überein. Die angeführten Zahlen beziehen sich auf Länge und Breite beim ausgestreckten Tier. Die Größenmaße sind in Millimetern angegeben. Es wurden gewöhnlich je 3 Tiere gemessen und von den Ergebnissen das Mittel genommen.

Planaria gonocephala.

Normale Größe: Länge 22—28 mm, Breite 4—7 mm. Die Tiere hungerten vom 3./6. 1907 bis 3./7. 1908.

Datum	Länge	Breite
3./6. 1907	25 mm	5 mm
5./10. 1907	22	4,5
3./12. 1907	16	3
6./2. 1908	9	2
3./5. 1908	3	1
3./7. 1908	1,7	0,6

Planaria alpina.

Normale Größe: Länge 13—17 mm, Breite 2,5—3 mm. Eingesetzt am 19./7. 1907; Ende der Hungerperiode 26./8. 1908.

Datum	Länge	Breite
19./7. 1907	13—17 mm	2,5—3 mm
1./9. 1907	10—22	1,8—2
1./10. 1907	9—10	1,7
10./1. 1908	8,5	1,5
15./2. 1908	6	1,3
1./4. 1908	4	1
5./5. 1908	2,5	0,8
24./6. 1908	1,5	0,5
21./7. 1908	1,2	0,25—0,3
26./8. 1908	1,1	0,25

Dendrocoelum lacteum.

Normale Größe: Länge 13—16 mm, Breite 3,5—5 mm. Die Tiere hungerten vom 19./7. 1908 bis 19./5. 1909.

Datum	Länge	Breite
19./7. 1908	16 mm	4 mm
19./11. 1908	12	3
13./2. 1909	7	2
16./4. 1909	4	1,5
19./5. 1909	1,5	0,5

Planaria torva.

Normale Größe: Länge 23—26 mm, Breite 5—7 mm. Die Tiere hungerten vom 9./5. 1908 bis 19./7. 1909.

Datum	Länge	Breite
9./5. 1908	25 mm	6 mm
20./7. 1908	23	5
23./9. 1908	22	4,5
13./11. 1908	18	3
10./1. 1909	14	2,5
20./3. 1909	10	2
11./5. 1909	7	1,8
19./7. 1909	4	1,5

Die angeführten Tabellen ergeben ein deutliches Bild der Größenabnahme. Man sieht, daß in der ersten Hälfte der Hungerperiode die Planarien bereits auf die Hälfte ihrer Körperlänge reduziert sind. In der zweiten Hälfte der Hungerzeit geht die Reduktion langsamer vor sich. Die kleinsten Tiere erhielt ich von *Planaria alpina*, die nur noch $\frac{1}{12}$ so lang wie ein normales Tier waren, während Exemplare von *Pl. torva* selbst nach 14 monatlicher Hungerzeit immer noch 4 mm lang waren, also nur auf $\frac{1}{6}$ ihrer Körperlänge reduziert waren.

Im Bilde machen sich die Größenunterschiede am besten bemerkbar. Fig. A, B u. C sollen die Unterschiede veranschaulichen. a ist jedesmal das normale Tier, b bzw. c das gehungerte Tier. Die Zeichnungen sind nach Totalpräparaten angefertigt in 8 facher Vergrößerung. In Fig. A handelt es sich um *Dendrocoelum lacteum*. Das kleine Tier hat 10 $\frac{1}{2}$ Monate gehungert. Fig. B zeigt *Pl. alpina* und zwar Fig. Bb nach 8 monatlicher und Fig. Bc nach 11 monatlicher Hungerperiode. Bei *Planaria torva*, Fig. C, ist der Größenunterschied nicht so stark wie bei den vorhergehenden Arten, ob-

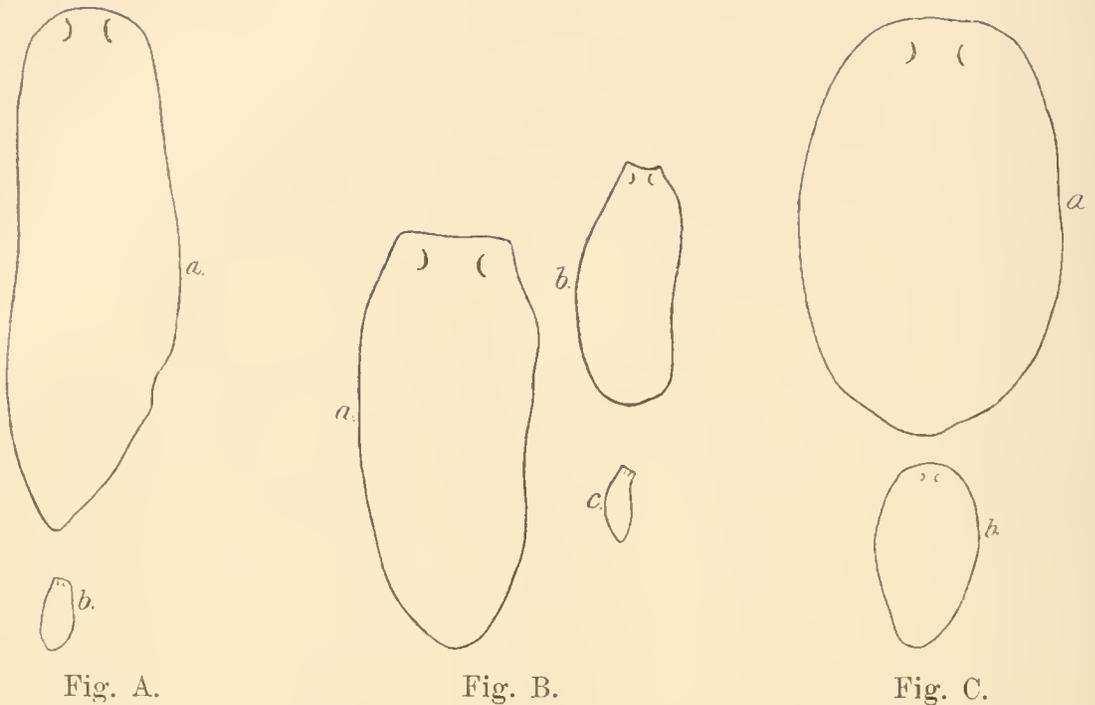


Fig. A.

Fig. B.

Fig. C.

Buchstabenerklärung für alle Textfiguren: *A* Auge. *Co* Copulationsorgane. *deg* degeneriert. *Ez* Eizellen. *Kbl* Keimbläschen. *Kf* Keimfleck. *Ovd* Oviduct. *P* Penis. *Ph* Pharynx. *Psd* Penisscheide. *Rz* Restzellen. *Sc* Syncytiumbildungen. *Str* Stroma. *Vd* Vas deferens. *U* Uterus.

Fig. A. *Dendrocoelum lacteum*. Totalpräp. a) normales Tier, b) gehungert vom 1./8. 1908 bis 15./6. 1909. 6:1.

Fig. B. *Planaria alpina*. Totalpräp. a) normales Tier, b) gehungert vom 19./7. 1908 bis 5./4. 1909, c) gehungert vom 19./7. 1908 bis 3./6. 1909. 6:1.

Fig. C. *Planaria torva*. Totalpräp. a) normales Tier, b) gehungert vom 19./7. 1908 bis 15./6. 1909. 6:1.

wohl es sich in Fig. Cb um ein Tier handelt, das 14 Monate gehungert hat.

Noch klarer tritt die Größenabnahme vor Augen, wenn wir dem Körperinhalt nach eine normale Planarie mit einer gehungerten vergleichen. Den Inhalt einer Planarie kann man folgendermaßen berechnen. Der Körper stellt mathematisch ungefähr ein Ellipsoid dar, das nach beiden Seiten etwas zugespitzt ist. Für den Inhalt eines Ellipsoids gilt die Formel $\frac{4}{3}abc\pi$. $\frac{4}{3}a \cdot b \cdot \pi$ ist der Inhalt des Querschnittes als Ellipse und *c* die Länge der Höhe des Tieres. Zur Berechnung des Inhalts der Ellipse nimmt man einen mittlern Querschnitt an.

Hiernach würde sich z. B. für eine normale *Planaria alpina* von 15 mm Länge, 2 mm Breite an der breitesten Stelle, 1,4 mm durch-

schnittliche Breite und 0,8 mm durchschnittliche Dicke ein Inhalt in Kubikmillimetern ausgedrückt von $0,7 \cdot 0,4 \cdot 15 \cdot 3,14 \cdot 4:3$ oder 17,58 cbmm ergeben. Stellt man diesem Ergebniss den Inhalt einer *Planaria alpina* gegenüber, die nach 12 monatlichem Hungern 1,2 mm Länge, 0,25 mm durchschnittliche Breite und 0,2 mm durchschnittliche Dicke hat, so erhält man $1,2 \cdot 0,12 \cdot 0,1 \cdot 3,14 \cdot 4:3$ oder 0,06 cbmm. Ein Exemplar, welches jene lange Hungerzeit durchmachte, würde demnach nur noch den dreihundertsten Teil eines normalen Tieres betragen. Ähnliche Resultate würden sich auch für die andern genannten Arten ergeben.

In manchen Fällen sinken die Körpergröße und der Inhalt einer Hungerplanarie noch unter den eines 24 Stunden alten jungen Tieres hinab, das z. B. bei *Dendrocoelum lacteum* nach IJIMA und HALLEZ 2,5—4 mm mißt, während eine gehungerte Planarie der gleichen Art auf 1,5 mm zusammenschrumpft.

Man könnte nun glauben, daß eine so durch Hunger reduzierte Planarie, das „entsprechend verkleinerte Ebenbild“ (STOPPENBRINK) einer normalen Planarie sei. Dies ist jedoch nicht der Fall, da innere histologische Veränderungen während der Hungerperiode auch eine Umwandlung der äußern Körperform bedingen. Sobald nämlich alle Reservestoffe von den hungernden Tieren aufgebraucht sind, werden einzelne Zellengruppen und ganze Organe auf Kosten anderer Organe, die zum Weiterleben unentbehrlich sind, verbraucht. Es handelt sich also um einen Kampf der einzelnen Organe, wobei „die einen die im Körper vorhandenen Reservestoffe gieriger an sich reißen als die andern und schließlich nach Verbrauch der Reservestoffe sich auch noch das Stoffmaterial der andern selbst aneignen, um ihren Stoffwechsel zu unterhalten“ (LUCIANI in VERWORN'S Allgemeiner Physiologie). Nach BARFURTH (Der Hunger als förderndes Prinzip in der Natur) „werden die entbehrlichsten und weniger wichtigen Organe zuerst angegriffen und die ihnen entnommene Substanz als Nahrungsmittel für die wichtigeren Organe verwandt.“

So bleibt, wie wir später sehen werden, in der vordern Körperregion das Nervensystem erhalten, während im postpharyngealen Teile die gesamten Geschlechtsorgane eingeschmolzen werden. Hierdurch erscheint einmal die Kopfpattie, was ja schon makroskopisch sichtbar ist, stark verbreitert, während die hintere Körperregion fast gänzlich fehlt. STOPPENBRINK hat durch den Vergleich des Umrisses einer gehungerten *Planaria gonocephala* mit einer normalen

dies bereits bewiesen. Bei *Pl. gonocephala* tritt es besonders gut durch die eigenartige Kopfbildung zutage.

Auf Schnitten sieht man ferner, daß der Pharynx, der bei den normalen Tieren in der Mitte des Körpers liegt, bei hungernden Tieren fast bis an das Körperende gerückt ist (Fig. D—G). Es

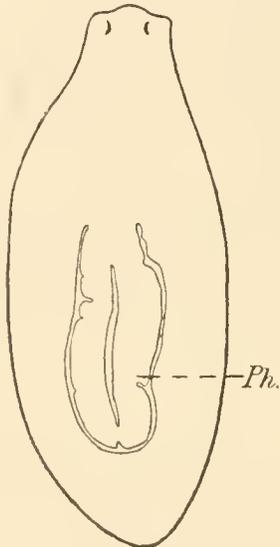


Fig. D.

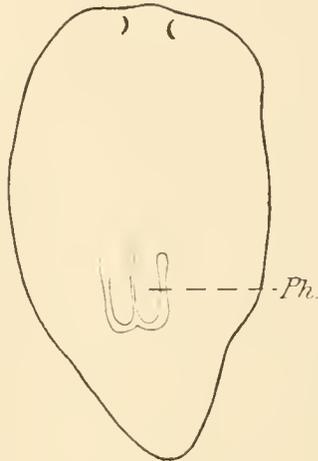


Fig. E.

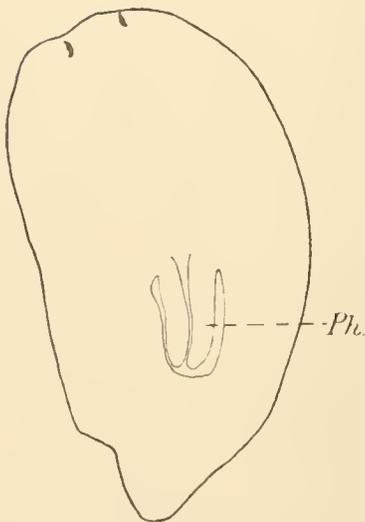


Fig. F.

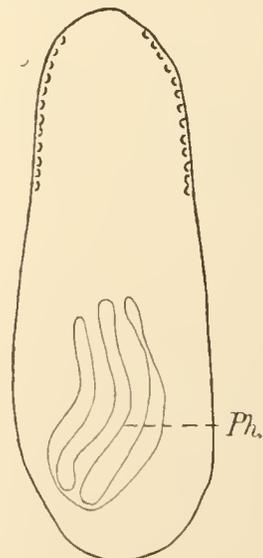


Fig. G.

Fig. D. *Planaria alpina*. Frontalschnitt. Gehungert vom 20./6. 1907 bis 10./6. 1908. LEITZ Ok. 1, Obj. 0.

Fig. E. *Planaria gonocephala*. Frontalschnitt. Gehungert vom 20./7. 1907 bis 10./7. 1908. LEITZ Ok. 1, Obj. 0.

Fig. F. *Dendrocoelum lacteum*. Frontalschnitt. Gehungert vom 20./6. 1907 bis 10./7. 1908. LEITZ Ok. 1, Obj. 0.

Fig. G. *Polycelis nigra*. Frontalschnitt. Gehungert vom 20./3. 1907 bis 20./11. 1907. LEITZ Ok. 1, Obj. 0.

handelt sich um Schnitte durch *Pl. alpina* (Fig. D), *Pl. gonocephala* (Fig. E), *Dendrocoelum lacteum* (Fig. F) und *Polycelis nigra* (Fig. G). Die Länge der Hungerperiode ist den einzelnen Abbildungen beigefügt. Sehr klar zeigen die Anschwellung der Kopfpartie und die Verkürzung der hintern Körperregion mit gleichzeitiger Verlagerung des Pharynx *Dendrocoelum lacteum* und *Pl. gonocephala*. Diese Rückverlagerung des Pharynx ist natürlich nur möglich, wenn die Atrialorgane, die sonst den Raum vom Pharynx bis zum Ende des Tieres einnehmen, geschwunden sind. Mit dem Schwinden dieser Organe erfährt dann die hintere Körperregion eine so starke Reduktion, da sie für das Weiterleben der Tiere offenbar weniger wichtig ist, während die vordere Körperregion mit dem Sitze des Nervensystems erhalten bleibt. Hierdurch scheint der Pharynx nach hinten gerückt zu sein.

Das Verhalten der innern Organe. Parenchym.

Im ganzen tritt die Reduktion am Parenchym weniger zutage. Bereits nach einigen Hungermonaten sind Fette und andere Reservestoffe, die man bei normalen Tieren in ziemlicher Menge findet, aus dem Parenchym geschwunden. Erst später wird das Gewebe selbst angegriffen. SCHULTZ ist der Meinung, „daß es als indifferentes Gewebe hauptsächlich als Nahrung verwandt wird“. Dem entsprechend wird es stark reduziert, und es fällt auch teilweise der Degeneration und Nekrose anheim. Ganz verloren geht es jedoch nicht; denn selbst auf den letzten Hungerstadien ist es noch vorhanden, aber nur, wie sich SCHULTZ ausdrückt „als spärliches, großmaschiges Netz“. Öfters sah ich auch das Gewebe unterbrochen und von Hohlräumen durchsetzt, und zwar besonders in der Gegend des Pharynx.

Muskulatur.

Die Muskulatur ist dem Einfluß des Hungers anscheinend nur wenig unterworfen, oder ein solcher ist schwer an ihr nachzuweisen. So findet man bis kurz vor dem Hungertode die Muskulatur erhalten. An Mächtigkeit und Länge nimmt sie zwar ab, aber doch nur im Verhältnis zur ganzen Körperabnahme. Die Beweglichkeit bleibt bei allen Arten erhalten, wenn sie auch mit der Länge der Hungerperiode nachläßt und die Tiere sich schließlich nur noch träge bewegen. Am beweglichsten von den untersuchten Arten bleibt

Planaria alpina, während *Dendrocoelum lacteum* gegen Ende der Hungerzeit sich kaum noch von der Stelle zu bewegen vermag.

Nervensystem.

Im Nervensystem lassen sich mit den angewandten Mitteln keine Veränderungen nachweisen. STEVENS hat bereits das Nervensystem bei hungernden Exemplaren von *Pl. lugubris* erhalten gefunden, ebenso SCHULTZ bei *Dendrocoelum lacteum* und STOPPENBRINK bei *Pl. gonocephala, torva* und *Dendrocoelum lacteum*. Selbst in den letzten Hungermonaten ist das Nervensystem bis in die feinsten Verästelungen bei allen Arten deutlich erhalten und läßt keine Reduktions- oder Degenerationsbilder erkennen. Wie sollte auch ein Organismus den Teil seines Körpers, „von dem alle Regulierung und letzte Hoffnung auf Restitution abhängt“ (SCHULTZ), zerstören oder einschmelzen können? Gerade bei hungernden Tieren tritt das Nervensystem auf Schnitten deutlich hervor, da ja alle Fettzellen oder sonstigen Einschlüsse, die das Bild zu trüben vermögen, geschwunden sind. Wenn am Nervensystem Veränderungen erfolgen, so scheinen sie nur geringen Umfangs zu sein und sind jedenfalls mit den gewöhnlichen Mitteln nicht festzustellen.

Darm.

Die Veränderungen, die der Darm bei dem Hungerprozeß durchmacht, sind bereits von SCHULTZ genauer beschrieben und die Befunde durch Abbildungen belegt worden. SCHULTZ hat darauf hingewiesen, daß beim Darne Reduktions- und Degenerationsbilder durcheinander vorkommen. Im allgemeinen kann ich mich seinen Befunden anschließen und mich deshalb kurz fassen. Der Prozeß beginnt bereits nach etwa 2—3 Monaten mit dem Aufzehren der reichlich vorhandenen Einschlüsse des Darmepithels. Später werden die Zellen selbst durch den Einfluß des Hungers angegriffen. Ein Teil, und zwar der größte, fällt der Degeneration und Nekrose anheim. Die einzelnen Zellen und Kerne verquellen, die Zellgrenzen gehen verloren, und es entstehen durch das Zusammenfließen der Zellen Syncytiumbildungen, wie sie SCHULTZ genannt hat. Hierdurch bekommt das gesamte Darmepithel ein blasiges, verschwommenes Aussehen. An einzelnen Stellen treten auch Lücken im Wandbelag auf. Daneben sieht man Epithelzellen, die vollständig normal geblieben sind. SCHULTZ hält diese Zellen für fähig, in günstigen Lebensbedingungen die zerstörten Darmzellen wieder aufzubauen,

und nach seiner Ansicht hätten wir es mit Zellen zu tun, die sich verjüngt und embryonalen Charakter angenommen haben.

Das Darmrohr selbst mit seinen Verzweigungen habe ich bei allen Arten bis zum Hungertode erhalten gefunden. Auch an Stellen, wo die auskleidenden Epithelzellen geschwunden waren, trat kein Zerfall des Darmrohres ein. Auch die Bildung von Anastomosen der Verzweigungen untereinander oder vollständiges Schwinden von Seitenästen habe ich nie beobachtet. STOPPENBRINK bestreitet ebenfalls diesen Befund von SCHULTZ. Es mag sich in den Fällen, die SCHULTZ vor Augen hat, um anormale Darmbildungen handeln, die man öfters bei normalen Planarien sehen kann und die schon beschrieben sind. SCHULTZ selbst spricht diese Möglichkeit aus.

An Umfang nimmt natürlich der Darm bedeutend ab, aber nur proportional der gesamten Körperabnahme der hungernden Planarien. Eine Rückbildung des Darmes tritt vorzüglich da ein, wo ganze Körperpartien schwinden, nämlich in der hintern Körperregion. Jedoch macht der Darm auch hier nur einen zusammengezogenen Eindruck; die Seitenäste bleiben selbst hier deutlich erhalten.

Pigment.

a) Augen.

Schon im Anfang bemerkte ich, daß entgegen den Beobachtungen von SCHULTZ bei bloßem Hungern selbst in den äußersten Hungerstadien kein Zerfall der Augen eintrat. Es mag dies seinen Grund vielleicht darin haben, daß meine Versuchstiere, die an einem großen Fenster standen, dem Lichte zu stark ausgesetzt waren, während SCHULTZ seine Tiere etwa in einem wenig belichteten Raume aufbewahrt haben kann. Aus den Angaben von SCHULTZ geht nicht hervor, welcher Art die Belichtung der Tiere bei seinen Versuchen war. Jedenfalls liegt die Annahme nahe, daß die im dunklen Raume gehaltenen Tiere bei ständigem Hungern vielleicht mehr zur Rückbildung der Augen neigen, als wenn diese in stetiger Funktion sind. Auf die Berechtigung dieser Annahme werden wir auch durch einige Beispiele über Rückbildung von Planarienaugen, deren Träger in Höhlen oder großen Tiefen leben, hingewiesen. LAMPERT gibt in seiner Zusammenstellung „Das Leben der Binnengewässer“ einige Belege. Einmal hat DU PLESSIS-GOURNET nachgewiesen, daß *Dendrocoelum lacteum* in größeren Tiefen von 50—200 m immer mehr zurückgebildete Augenflecke hat. Ferner hat LAMPERT selbst Exemplare

von *Dendrocoelum cavaticum* FRIES in der Falkensteiner Höhle bei Urach in Württemberg gefunden, deren Sehorgane völlig geschwunden sind. Auch Übergänge zur Blindheit sind bekannt bei *Planaria vitta* DUGÈS, die in der Sophienhöhle in der fränkischen Schweiz vorkommt. Bei dieser Art haben LAMPERT und HESSE ein Auge vorgefunden, daß aus einer becherförmigen Pigmentzelle mit nur einer oder 2 Sehzellen besteht, während ein normales Planarienauge, z. B. von *Pl. gonocephala*, etwa 200 Sehzellen besitzt.

Gespaltene Augenbecher habe ich zu allen Jahreszeiten auch bei freilebenden Tieren gefunden und zwar vorzüglich bei *Dendrocoelum lacteum*, aber auch bei *Planaria gonocephala*, *alpina* und *torva*. Von *Planaria gonocephala* hat dasselbe Verhalten JAENICHEN erwähnt und abgebildet. Gewöhnlich war nur ein Augenbecher in 2—3 Teile gespalten, seltener in mehr Teile. SCHULTZ ist geneigt als Ursache auch Hungerzustände anzunehmen, welche zu diesen Abnormitäten führten.

Um nun, wie bereits erörtert, durch Entziehung des Lichts auf den Zerfall der Augen bei hungernden Tieren einzuwirken, wurden 50 Exemplare von *Dendrocoelum lacteum*, die schon 3 Monate gehungert hatten, in ein Gefäß eingesetzt, dessen Wände ich mit schwarzem Papier beklebte. Vorher hätte ich die Augen untersucht und nur Tiere mit normalen Augen zum Versuche verwandt. Bei andern Tieren derselben Art, die weiter hungerten, ohne im Dunkeln gehalten zu werden, trat kein Zerfall ein. Erst nachdem die Tiere in der Dunkelheit bei stetem Hungern 3 weitere Monate zugebracht hatten, zeigte sich der Zerfall der Augen, und zwar ging der Prozeß so vor sich, wie ihm SCHULTZ bereits beschrieben hat. Auch er kam zu der Ansicht, daß der ganze Prozeß „keinen morphologisch streng vorgeschriebenen Weg“ gehe. Einmal tritt er nicht bei allen Tieren ein, und dann greift er selten bei beiden Augen zu gleicher Zeit ein. Während ich bei manchen Exemplaren selbst auf Schnitten im 6.—7. Monat der Hungerzeit nur noch kleine Pigmentkörnchen nachweisen konnte, sah ich zu gleicher Zeit Tiere, deren Augen kaum angegriffen waren. In einigen Fällen begann der Zerfall überhaupt erst kurz vor dem Absterben im 9.—10. Monat.

Wie der Zerfall im einzelnen vor sich geht, ist schwer festzustellen. Im allgemeinen teilt sich zuerst ein Auge in 2, 3 und mehr Teile (Fig. H), die blasige oder kuglige Gestalt annehmen. Nach einiger Zeit sieht man den gleichen Vorgang auch bei dem andern Auge eintreten. Dann setzt erst der Zerfall des Pigments ein, und

nach Verlauf von 4—6 Wochen liegt an Stelle der Augen nur noch ein wirrer Pigmenthaufen (Fig. J), der sich mehr und mehr auflöst und schließlich gänzlich verschwindet. Das Pigment wird dabei immer heller, nimmt blaßgelbe Farbe an und wird zum Schlusse

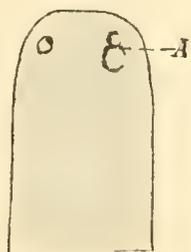


Fig. H.



Fig. J.

Fig. H u. J. *Dendrocoelum lacteum*. Frontalschnitt durch Augen. Fig. H gehungert vom 1./8. 1908 bis 15./4. 1909. Fig. J gehungert vom 1./8. 1908 bis 10./5. 1909. LEITZ Ok. 1, Obj. 3.

makroskopisch unsichtbar. Der ganze Prozeß dauert von der Teilung an bis zum gänzlichen Schwund 6—8 Wochen.

Leider reichten meine Präparate nicht aus, die einzelnen Stadien des Zerfalls genau zu verfolgen. Auf dem Stadium der Fig. H sind Sehzellen und Sehkolben noch deutlich sichtbar. Sie schwinden erst mit dem weitem Zerfall des Augenbeckers, so daß man auf dem Stadium der Fig. J außer den Pigmentkörnern keine andern Bestandteile des Auges mehr nachweisen kann.

Die Figg. K—R erläutern den Zerfall des Pigmentbeckers, wie er uns am lebenden Tiere makroskopisch entgegentritt. Diese Tiere hatten vom 1. Aug. 1908 bis 1. Nov. 1908 gehungert, ehe ihnen das Licht entzogen wurde. Ende Februar 1909, also nach ungefähr 4 Monaten, setzte der Zerfall ein, und nach weitem 2 Monaten, Anfang April, war kein Pigment mehr zu sehen. Wie gesagt, beginnt der Prozeß einseitig und zwar in diesem Falle (Fig. K) am rechten Auge und ergreift nach ungefähr 8 Tagen auch das linke Auge (Fig. L). Die Figg. N—Q zeigen, wie der Prozeß immer weiter fortschreitet unter anhaltendem Zerfall und Abnahme der Pigmentmassen, so daß im Verlaufe von 14 Tagen bis 3 Wochen nur noch wenige Pigmentkörner sichtbar sind (Fig. R). Nach weitem 8 Tagen ist auch dieser letzte Rest geschwunden, und die Tiere sind nun als blind zu bezeichnen, zeigen also ähnliche Verhältnisse wie die oben erwähnten frei im Dunkeln lebenden Planarien.

Auf Schnitten kann man die Auflösung des Pigments besser

verfolgen. Man sieht in spätern Stadien, wie die Pigmentkörner zunächst frei im Parenchym liegen, später aber finden wir einzelne Pigmentkörner in den benachbarten Darmmästen, wo sie resorbiert werden, ein Vorgang, den METSCHNIKOFF in seinen Untersuchungen

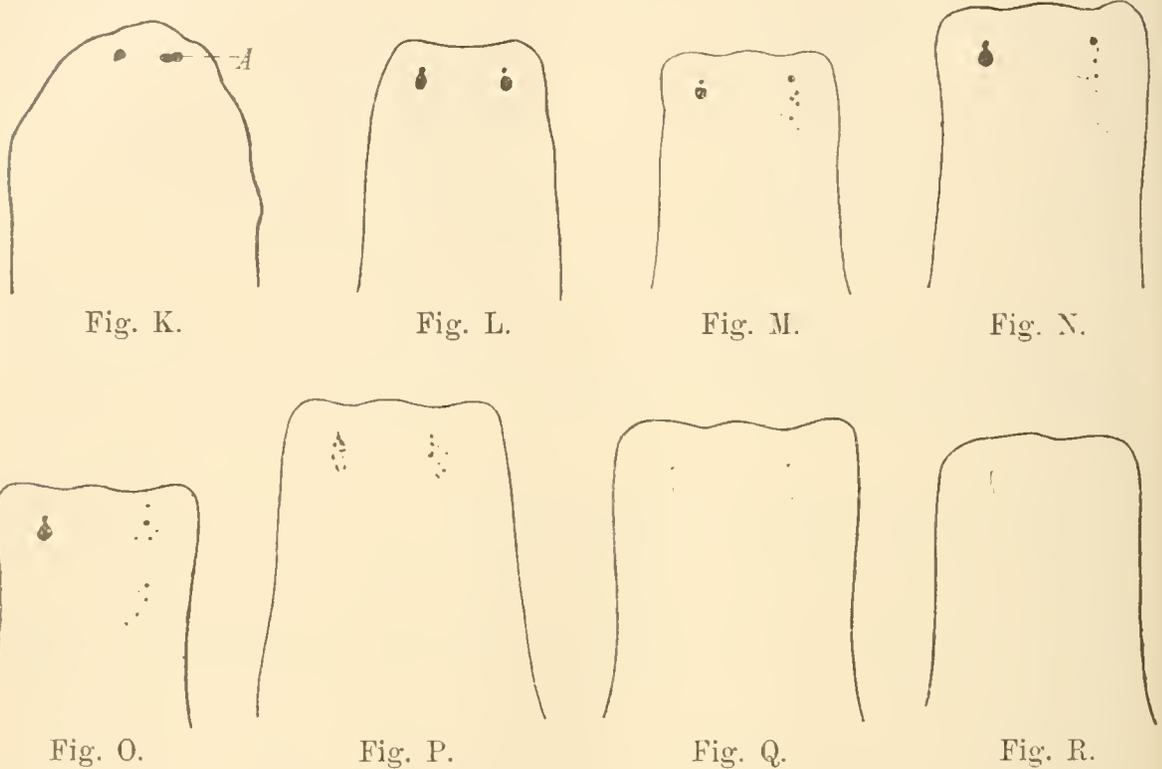


Fig. K—R.

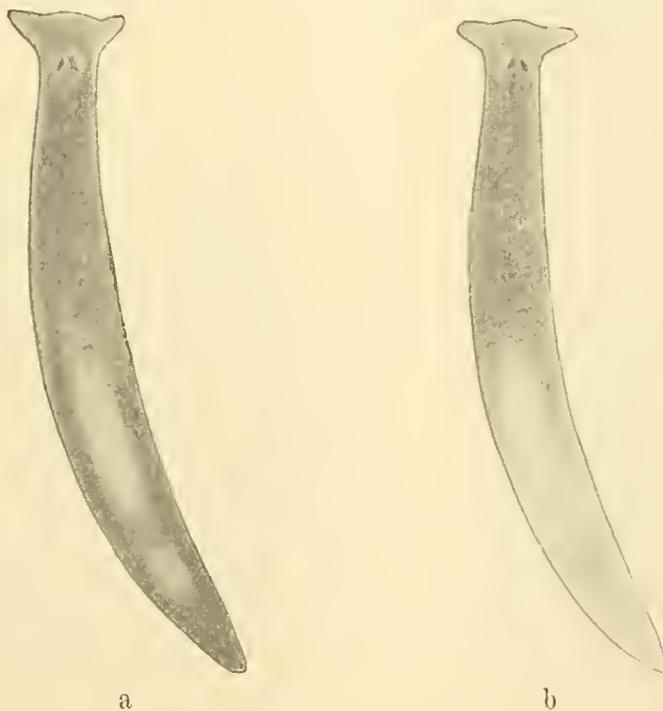
Dendrocoelum lacteum. Aufsichtsbilder der Augen nach dem Leben gezeichnet.
LEITZ Ok. 1, Obj. 3.

Fig. K	gehungert	vom	1./8.	1908	bis	23./2.	1909.
" L	"	"	"	"	"	30./2.	"
" M	"	"	"	"	"	8./3.	"
" N	"	"	"	"	"	9./3.	"
" O	"	"	"	"	"	18./3.	"
" P	"	"	"	"	"	25./3.	"
" Q	"	"	"	"	"	1./4.	"
" R	"	"	"	"	"	4./4.	"

über intracelluläre Verdauung bei Turbellarien schon nachgewiesen hat. Um anderes Pigment kann es sich bei *Dendrocoelum lacteum* nicht handeln, da wir sonst außer den Augen nirgends diese typischen Pigmentkörner in solcher Größe vorfinden. Um die einzelnen Stadien der Augenreduktion auch in ihrem feinern Bau, d. h. bezüglich des Verhältnisses der Sehzellen, Sehkolben und des Sehnerves etc., zu verfolgen, ist ein noch größeres Material sowie eine besonders darauf gerichtete Untersuchung nötig, die hier nicht beabsichtigt war.

b) Körperdecke.

Nach der Ansicht von SCHULTZ ist nicht jedes Pigment als Reservestoff anzusehen, da er kein Bleicherwerden pigmentierter Planarien bei Hunger gesehen hat. Demgegenüber kann ich bemerken, daß bei stark pigmentierten Planarien ein gewisser Verbrauch stattfindet, wie ich bei *Pl. gonocephala*, *torva* und vor allem bei *Pl. alpina* feststellen konnte. Vergleicht man normale Exemplare von *Pl. gonocephala* und *torva* mit solchen, die 10 Monate oder noch längere Zeit gehungert haben, so sieht man, daß die letztern der tiefschwarzen Farbe der normalen Tiere gegenüber bedeutend heller, mehr graugrünlich, erscheinen. Das Pigment selbst, das sonst gleichmäßig dicht unter der Körperdecke gelagert ist, zeigt Risse und Streifen. Bei *Pl. alpina* ging der Pigmentverbrauch in der hintern Körperregion so weit, daß diese Tiere von der Wurzel des Pharynx an fast weiß waren. Nur ganz leichte Striche des Pigments waren noch zu sehen. Fig. Sa u. b zeigen deutlich den angeführten Ver-

Fig. S. *Planaria alpina*.

a Normales Tier. 6:1. b Gehungert vom 19./7. 1908 bis 21./6. 1909. 12:1.

brauch des Pigments. In Fig. Sa handelt es sich um eine normale *Pl. alpina*, in Fig. Sb um eine solche nach 11monatlicher Hungerperiode. Wie man sieht, wird auch das Pigment gerade da, wo,

wie später noch gezeigt wird, die größte Einschmelzung stattfindet nämlich der gesamten Copulationsorgane, am meisten angegriffen. Diese Befunde sind also ebenfalls so zu deuten, daß das Körperpigment bei mangelnder Ernährung zum Verbrauch gelangt.

Der Einfluß des Hungers auf die Geschlechtsorgane.

Dotterstöcke. Ovarien und Oviducte.

Von den gesamten Geschlechtsorganen der hungernden Planarien machen sich die Hungererscheinungen und Reduktionen zuerst an den Dotterstöcken bemerkbar. Dieser Befund ist von SCHULTZ und STOPPENBRINK in gleicher Weise festgestellt worden. Letzterer hat besonders betont, und aus seinen Tabellen über Reifung und jedesmalige Rückbildung der Geschlechtsorgane im Kreislauf des Jahres geht hervor, daß die Dotterstöcke auch im normalen Leben eine Reduktion durchmachen und zwar jedesmal nach erfolgter Kokonablage. Man wird also nur gegen die Kokonablage hin völlig entwickelte, reife Dotterstöcke vorfinden. In der Zwischenzeit wird man vergebens darnach suchen, da sie eben stark zurückgebildet werden und erst gegen die Kokonablage hin wieder hervortreten. Da nun die Kokonablage bei den einzelnen Arten in verschiedene Monate und Jahreszeiten fällt, so muß auch die Reifung und Rückbildung der Dotterstöcke hiermit übereinstimmen. Man wird also mit dem Einsetzen der einzelnen Planarienarten zu Hungerversuchen sich nach der Zeit der Kokonablage richten müssen, wenn man durch Hunger hervorgerufene Reduktionsbilder an den Dotterstöcken erhalten will. So käme z. B. für *Dendrocoelum lacteum*, dessen Laichzeit in die Monate Januar bis März fällt, die Zeit von Ende November bis Dezember zum Einsetzen in Betracht, für *Planaria alpina* Ende Juli und September und für *Planaria gonocephala* Juni und August. Aber selbst bei genauer Beobachtung kann man die einzelnen Stadien des Schwindens der Dotterstöcke durch den Einfluß des Hungers nicht erkennen. Auch SCHULTZ und STOPPENBRINK geben dies zu. In Übereinstimmung mit den genannten Autoren konnte ich feststellen, daß der Zerfall ungefähr nach 6—8 Wochen beginnt und nach Verlauf von weitem 3—4 Wochen beendet ist. Während dieser Zeit zerfallen die Dotterstöcke allmählich. Auch in der Zeit machen sich Schwankungen bemerkbar. STOPPENBRINK hat aus den angeführten Gründen Regenerationsversuche zu Hilfe genommen,

um die einzelnen Stadien des Zerfalls, der sich bei der Regeneration langsamer abspielt, zu erhalten. Es war ihm bekannt, und es hat sich durch Versuche herausgestellt, daß bei der Regeneration der Zerfall in gleicher Weise vor sich geht wie bei Hungerversuchen und im normalen Leben.

Daß sich der Einfluß des Hungers zuerst an den Dotterstöcken bemerkbar macht, ist leicht erklärlich, da sie die größte Zufuhr von Nährsubstanz beanspruchen. Wie dieser Vorgang auch auf die Kokons einwirkt, wird später geschildert werden.

Ganz anders als die Dotterstöcke verhalten sich die Ovarien mit den Oviducten der ständigen Hungerperiode gegenüber. Bekanntlich sind die Ovarien im normalen Leben keiner Veränderung unterworfen und behalten das ganze Jahr über ihre Größe und kuglige Gestalt bei, eine Tatsache, die STOPPENBRINK ebenfalls hervorhebt. Da es sich bei den Ovarien um verhältnismäßig umfangreiche Gebilde handelt, lassen sich die einzelnen Stadien der Reduktion an ihnen gut verfolgen. Als Beispiel möge *Dendrocoelum lacteum* dienen. Die Figg. T, U u. V sollen die Reduktion erläutern. Fig. T stellt zum Vergleich mit den reduzierten Ovarien einen Schnitt

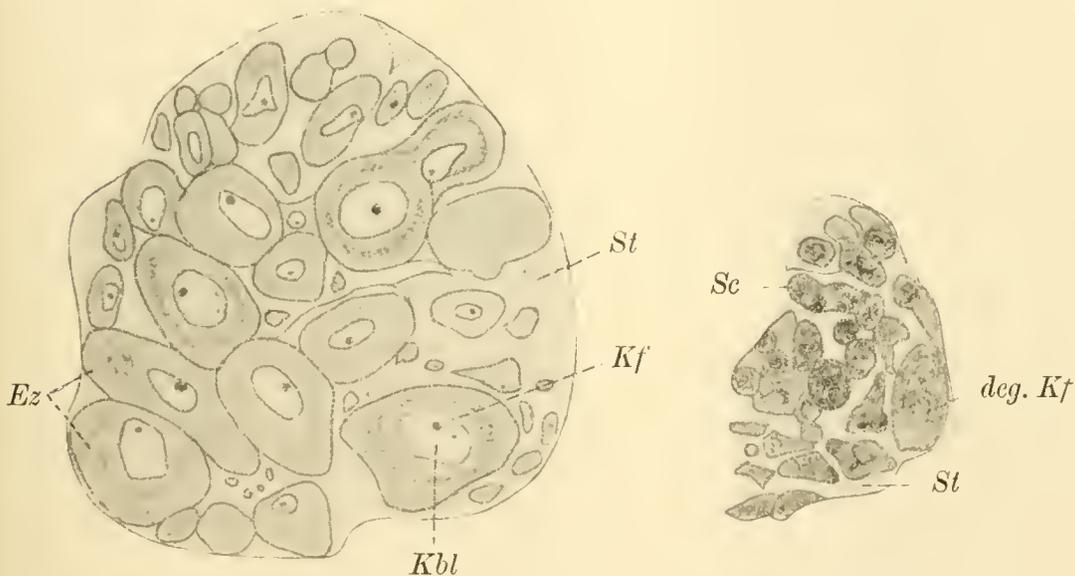


Fig. T.

Fig. U.



Fig. V.

Fig. T. *Dendrocoelum lacteum*. Normales Ovar. Frontalschnitt. LEITZ Ok. 3, Obj. 3.

Fig. U. *Dendrocoelum lacteum*. Frontalschnitt durch Ovar. Gehungert vom 20./4. 1907 bis 20./11. 1907. LEITZ Ok. 3, Obj. 7.

Fig. V. *Dendrocoelum lacteum*. Frontalschnitt durch Ovar. Gehungert vom 20./4. 1907 bis 20./12. 1907. LEITZ Ok. 3, Obj. 7.

durch ein normales Ovar dar, Fig. U einen solchen nach 7monatlicher und Fig. V nach 8monatlicher Hungerperiode. In allen Fällen wurde der größte Schnitt durch das Ovar abgebildet.

Der eigentliche Zerfall des Ovars beginnt erst im 5.—6. Monat. Vorher haben die Ovarien schon bedeutend an Größe abgenommen und mit ihnen auch die Eizellen und das Stroma, in das die Eizellen eingebettet sind. Diese Reduktion geht im Verhältnis der ganzen Körperabnahme der hungernden Planarie vor sich. Sobald die Ovarien etwa auf ein Drittel ihrer normalen Größe reduziert sind, beginnt die Degeneration und Nekrose einzusetzen, und zwar zerfällt das ganze Organ an Ort und Stelle und wird resorbiert. Zunächst löst sich der Zusammenhang der Ovarien mit den Copulationsorganen dadurch, daß die Oviducte resorbiert werden. Die vorher am Ende dieser Gänge gelegenen Ovarien liegen nunmehr als abgeschlossene Organe frei im Parenchym. Die Eizellen, die, wie gesagt, schon bedeutend kleiner geworden sind, beginnen jetzt zu zerfallen. Sie verlieren mehr oder weniger ihre ovale Gestalt. Einzelne Zellgrenzen gehen verloren, und die Zellen fließen ineinander über. Die Keimbläschen mit den Keimflecken werden aufgelöst, und wir sehen in den zum größten Teil zusammengeflossenen Zellen ein Kerngerüst liegen, das sich aus den Keimflecken gebildet hat (Fig. U). Im weitem Verlauf des Prozesses werden immer mehr Eizellen eingeschmolzen, so daß wir am Ende des 8. Monats ein kleines Ovar mit nur wenigen kleinen degenerierten Eizellen vor uns haben, die aber immer noch von Stroma umgeben sind (Fig. V). Auch dieser letzte Rest des Ovariums wird resorbiert, wenigstens konnte ich im 9.—10. Monat auf Schnitten nichts mehr von den Ovarien finden.

Bei allen Arten geht die bei *Dendrocoelum lacteum* beschriebene Reduktion in gleicher Weise vor sich, nur in der Zeit machen sich auch bei der gleichen Art Schwankungen bemerkbar. Bei *Planaria torva*, *gonocephala* und *alpina*, die ja überhaupt widerstandsfähiger sind, setzt dieser Vorgang ungefähr einen Monat später ein und endet erst im 11.—12. Monat kurz vor dem Hungertode. SCHULTZ und STOPPENBRINK sind nicht näher auf die Reduktion der Ovarien eingegangen, geben aber für das Schwinden der Ovarien die gleiche Zeit an.

Hoden und Vasa deferentia.

Von allen Teilen der Geschlechtsorgane leisten die Hoden dem Einfluß des Hungers am längsten Widerstand. SCHULTZ und STOPPENBRINK haben die gleiche Beobachtung gemacht, und SCHULTZ hat seine Ergebnisse durch Abbildungen erläutert. Fast bis zum 8. Monat sieht man überhaupt keine Veränderungen an den Hoden vor sich gehen, es werden sogar noch fortwährend neue Spermatozoen in denselben produziert. Erst wenn die Vasa deferentia eingeschmolzen sind, hört die Produktion auf, und die Hoden beginnen zu schrumpfen und zu degenerieren. Jedoch sieht man selbst im 11.—12. Monat Hodenbläschen, wenn auch nur vereinzelt und stark reduziert, im Parenchym liegen. Diese gehen dann erst kurz vor dem Hungertode zugrunde. Es ist eine auffallende Erscheinung, daß gerade die männlichen Geschlechtszellen alle andern an Lebensdauer und Zähigkeit übertreffen.

Im allgemeinen kann man bei allen Arten die gleiche Beobachtung machen, nur bei *Dendrocoelum lacteum* trat bei allen Exemplaren, die ich Ende September bis Mitte November, also 2—3 Monate vor der Kokonablage, einsetzte, ein merkwürdiger Vorgang ein, nämlich eine Überproduktion von Spermatozoen. Diese trat jedesmal in den Monaten Februar bis März nach 5—6monatlicher Hungerperiode zutage, und zwar konnte ich sie zweimal 1908 und 1909 zur selben Zeit beobachten. SCHULTZ erwähnt nichts hiervon, obwohl er seine Versuche zur gleichen Zeit begann. Es wird dies wohl seine Ursache in der Verschiedenheit der Behandlung der hungernden Tiere haben.

Anfang Februar begannen die Vasa deferentia in ihrem untern Ende in der Gegend des Pharynx stark anzuschwellen, so daß die Tiere an dieser Stelle aufgetrieben waren und einen aufgeblähten Eindruck machten. Die Schwellung der Vasa deferentia und des Körpers nahm gegen Ende März immer mehr zu, bis die Vasa deferentia dem Drucke nicht mehr standhalten konnten, platzten und dadurch den Tod der Planarien herbeiführten. Die Vasa deferentia, die beim normalen, lebenden Tier makroskopisch nicht sichtbar sind, traten hier als dicke, weißliche Stränge hervor. Fig. W zeigt ein solches Exemplar von *Dendrocoelum lacteum* nach einem Totalpräparat gezeichnet. Das Tier hat vom 30./9. 1907 bis 25./3. 1908 gehungert. Die Vasa deferentia treten mit dem stark färb-

baren Spermatozoen angefüllt uns deutlich im Bilde entgegen. Etwa im 7. Monate starben diese Tiere alle ab.

Wie nun dieser Vorgang zu erklären ist, läßt sich schwer sagen,

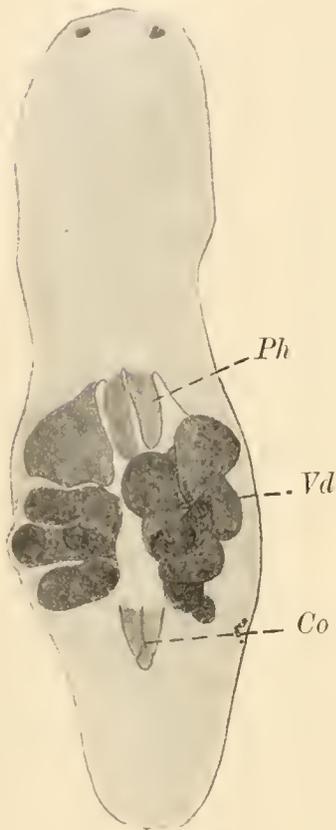


Fig. W.

Dendrocoelum lacteum.
Totalpräp. Gehungert vom
30./9. 1907 bis 25./3. 1908.
LEITZ Ok. 1, Obj. 00.

zumal ich ihn bei den andern von mir untersuchten Arten niemals beobachtet habe, höchstens bei *Planaria alpina*, aber auch dort nur in ganz geringem Maße. Zu vergleichen wäre dieser Vorgang mit dem, der von NUSSBAUM und SCHULTZ und von mir selbst bei hungernden Hydren gesehen wurde, wo durch Hunger eine beschleunigte Reifung und Vermehrung des Testikel eintrat und zwar zu einer Jahreszeit, in der man im Freien keine *Hydra* mit reifen Testikeln findet. Nach KRAPPENBAUER ist nach starkem Füttern die Überproduktion der Hoden so stark, daß das Ectoderm ebenfalls durch den Druck aufplatzt und so den Tod der Hydren mit sich bringt. SCHULTZ hält im Anschluß an letztere Tatsache einen Zusammenhang zwischen Hunger der Gewebe und Geschlechtsreifung nicht für ausgeschlossen. Von anderer Seite wurde der Versuch gemacht, diesen Umstand zur Erklärung für die Ursachen der Geschlechtsbestimmung heranzuziehen, da es sich öfters herausgestellt hat, daß bei guter Ernährung Weibchen, bei schlechter dagegen Männchen entstanden.

Copulationsorgane.

Die Reduktion der gesamten Copulationsorgane ist wohl diejenige Erscheinung, welche bei den hungernden Planarien am meisten Beachtung verdient. SCHULTZ und STOPPENBRINK haben diesen Vorgang schon näher geschildert und durch Abbildungen belegt. Der Geschlechtsapparat verharrt bei allen untersuchten Arten einmal ausgebildet im gleichen Zustande. Ich kann mich daher den Ausführungen von STOPPENBRINK in dieser Beziehung völlig anschließen. Als einzig abweichender Fall ist die von CURTIS bei *Planaria maculata* beschriebene Rückbildung der männlichen Geschlechtsorgane nach

der Fortpflanzungszeit bekannt und zwar nicht nur der Hoden, sondern auch des Penis.

Bei den Hungerversuchen kommen natürlich nur Tiere mit vollständig ausgebildeten Copulationsorganen in Betracht. Äußerlich kann man höchstens nach der Größe der Tiere auf die Ausbildung dieser Organe schließen; nur *Planaria alpina* macht hierin eine Ausnahme, da bei dieser Art der Penis mit seiner mächtigen Scheide auch bei dem normal lebenden Tier als großer, heller Fleck durchschimmert.

Versuche, frisch ausgeschlüpfte junge Exemplare hungern zu lassen, scheiterten stets. Diese Tiere starben nach 2—3 Monaten ab.

Beim normalen Tier setzen sich die Copulationsorgane aus den männlichen Teilen, dem Penis mit der Penisscheide, und den weiblichen, dem Uterus und der Schalendrüse, zusammen. Alle diese Organe münden mit ihren Ausführungsgängen ein in das Atrium genitale, das durch einen Gang mit dem Genitalporus nach außen führt. Die Schalendrüse kann auch fehlen, wie bei *Planaria alpina*. Die Untersuchungen der Copulationsorgane wie auch der andern Organe setzen eine genaue Kenntnis der normalen histologischen Verhältnisse voraus. Deshalb hat STOPPENBRINK einen großen Teil seiner Arbeit der normalen Histologie gewidmet, zumal in mancher Beziehung noch große Unklarheit herrschte, besonders was „die Entwicklung der Geschlechtsorgane im Kreislauf des Jahres“ (STOPPENBRINK) betraf, worauf, wie ich schon bei der Einschmelzung der Dotterstöcke auseinandersetzte, bei Inanitionsversuchen besonderes Gewicht gelegt werden muß.

Die Zeitangaben über die Reduktion der Copulationsorgane sind sowohl bei den einzelnen Arten wie auch bei Exemplaren derselben Art sehr verschieden, und Schwankungen von 2—3 Monaten sind nichts seltnes. Auch bei den einzelnen Autoren werden sie niemals ganz übereinstimmen können, da es ganz darauf ankommt, wie und unter welchen Umständen die Tiere hungerten. Auch die chemische Zusammensetzung des Wassers, die in allen Gegenden verschieden ist, dürfte hierbei eine Rolle spielen, und eine ganz reine Hungerkultur wird man wohl niemals erzielen können, da jedes Wasser bis zu einem gewissen Grade Nahrungsstoffe enthält, wenn es nicht destilliert ist. Auch die Temperaturunterschiede sind nicht ohne Einfluß, wie die neuern Arbeiten über hungernde Hydren ergeben haben. Der schließliche Erfolg wird jedoch immer derselbe bleiben und zum gänzlichen Schwund der gesamten Copulationsorgane führen,

der etwa im 8.—10. Monat sein Ende erreicht. Wie groß die Differenzen in den Zeitangaben sein können, zeigen Beispiele von *Dendrocoelum lacteum*, die bereits im 5. Monat ihre sämtlichen Copulationsorgane reduziert hatten.

SCHULTZ hat schon darauf verwiesen, daß es nicht möglich ist, die einzelnen Stadien der Reduktion der Copulationsorgane genau zu verfolgen, da bei den hungernden Planarien einmal der Prozeß nicht gleichmäßig vor sich geht, und dann weil man bei äußerer Betrachtung nicht sicher auf den Grad der Reduktion schließen kann und demnach seine Konservierungen einrichten könnte. Man ist mehr oder weniger vom Zufall abhängig.

Im 4.—5. Monat machen sich an den Copulationsorganen die ersten Spuren der Hungereinwirkung bemerkbar, indem die Organe zusammenschrumpfen und ihr Lumen verringern. Es steht diese Abnahme ungefähr im Verhältnis zur Reduktion des gesamten Körpers. Nachdem die einzelnen Organe etwa um die Hälfte in ihrer Ausdehnung reduziert sind, werden zunächst die sie verbindenden Ausführungsgänge resorbiert, wie der Uterusgang, der Ausführungsgang des muskulösen Drüsenorgans und später auch die Verbindung des Atrium genitale mit dem Genitalporus. So sehen wir Ende des 6. Monats gewöhnlich Uterus, Samenblase und Atrium genitale ohne Verbindung untereinander frei im Parenchym liegen. Der Genitalporus selbst bleibt, wie auch STOPPENBRINK berichtet, bis zum Hungertode erhalten und ist bei pigmentierten Arten, besonders bei *Planaria alpina*, als weißer heller Fleck mit einer kleinen Einstülpung sichtbar. Im weitem Verlaufe der Reduktion nehmen alle Organe mehr und mehr an Größe ab, bis sie nur noch über ein kleines Lumen verfügen. Der Penis wird ebenfalls immer kleiner und kürzer. Zuerst verschwindet das muskulöse Drüsenorgan vollständig, nicht viel später der Uterus. Dann kommen Penis und Atrium genitale an die Reihe, und Ende des 8.—9. Monats sehen wir an Stelle der Copulationsorgane als Rest nur einen wirren Zellenkomplex, dessen einzelne Zellen sich gegen die umliegenden Parenchymzellen stark färben. Schließlich werden auch diese Zellen von dem hungernden Tiere eingeschmolzen. Daß gleichzeitig mit dieser Reduktion eine Verkürzung der hintern Körperpartie eintritt, habe ich schon anderweitig ausführlich geschildert. SCHULTZ und STOPPENBRINK machen dieselben Angaben, nur habe ich die Restzellen der Copulationsorgane niemals in abgeschlossener Blase gefunden, wie SCHULTZ angibt. Auch STOPPENBRINK macht hierüber keine Angaben.

Bei *Planaria torva* und *gonocephala* fällt die Reduktion der Copulationsorgane in die Zeit vom 6.—11. Monat, bei *Polycelis nigra* und *Dendrocoelum lacteum* zwischen den 5. und 10. Monat und bei *Planaria alpina*, die durch das Fehlen des Drüsenorgans den relativ einfachsten Bau der Copulationsorgane hat, in die Zeit vom 4.—9. Monat.

Fig. X—D¹ sollen den Verlauf der Reduktion bei *Planaria alpina* erläutern. Die ganze Hungerperiode dauerte vom 19./7 1907 bis 23./8. 1908, an welchem Tage die letzten Tiere konserviert wurden. Es handelt sich um Transversalschnitte durch die Copulationsorgane, und zwar wurde immer der größte Schnitt abgebildet. Fig. X zeigt einen Schnitt durch ein normales Tier. *Planaria alpina* zeichnet sich vor den andern Arten einmal, wie schon gesagt, durch das Fehlen des muskulösen Drüsenorgans, dann vor allem durch die stark muskulöse Penisscheide mit einem verhältnismäßig kleinen Penis aus. Die Penisscheide hat deutliche Längs- und Ringmuskulatur, um bei der Begattung (nach KENNEL) den kleinen Penis möglichst weit ausstülpfen zu können. Den Befund von STOPPENBRINK, der am Penis selbst Längsmuskulatur nachgewiesen hat, kann ich bestätigen. Zwischen Pharynx und Penisscheide liegt der Uterus, der auch nur geringe Ausdehnung hat. Ebenfalls sind auf dem Schnitt je ein Durchschnitt durch Vas deferens und Oviduct zu sehen. Der Pharynx ist nur der bessern Orientierung halber eingezeichnet. Fig. Y zeigt ein Tier nach 4monatlichem Hungern. Man sieht, daß die Organe — Penis mit Penisscheide und Uterus — bereits bedeutend an Größe abgenommen haben, aber noch sämtlich vorhanden sind. Fig. Z ist ein Schnitt durch ein Tier nach 8monatlicher Hungerzeit. Uterus, Vasa deferentia und Oviducte sind geschwunden: Penis und Penisscheide sind etwa auf den 4. Teil der normalen Ausdehnung reduziert. In Fig. A¹ nach weitem 3 Wochen ist die Penisscheide zerfallen, und die Restzellen treten auf. Der Penis selbst ist bis auf einen kleinen Rest reduziert. In Fig. B¹ nach 9¹/₃ monatlicher Inanition sehen wir nur noch einen kleinen Ring mit Zellen umgeben an dem Copulationsorgane liegen. Fig. C¹ nach 9¹/₂ monatlicher und Fig. D¹ nach 10¹/₃ monatlicher Hungerzeit zeigen, wie auch der letzte Rest der Copulationsorgane eingeschmolzen wird, bis auf einige wenige stark färbbare Zellen, die frei im Parenchym liegen. Im weitem Verlaufe, kurz vor dem Hungertode, werden auch diese Zellen noch resorbiert. SCHULTZ glaubt, daß von diesen Zellen bei einer etwaigen Restitution in günstigen Lebensbedingungen die reduzierten Organe wieder neu aufgebaut werden

könnten, und spricht ihnen daher embryonalen Charakter zu. Inwieweit sich diese Annahme von SCHULTZ bestätigt, wird später gesagt werden.

Die einzelnen Organe zerfallen an Ort und Stelle und werden resorbiert. Phagocytose, die bei der Regeneration öfters zutage tritt, habe ich bei dem beschriebenen Vorgang niemals beobachten können, ebensowenig wie SCHULTZ und STOPPENBRINK.

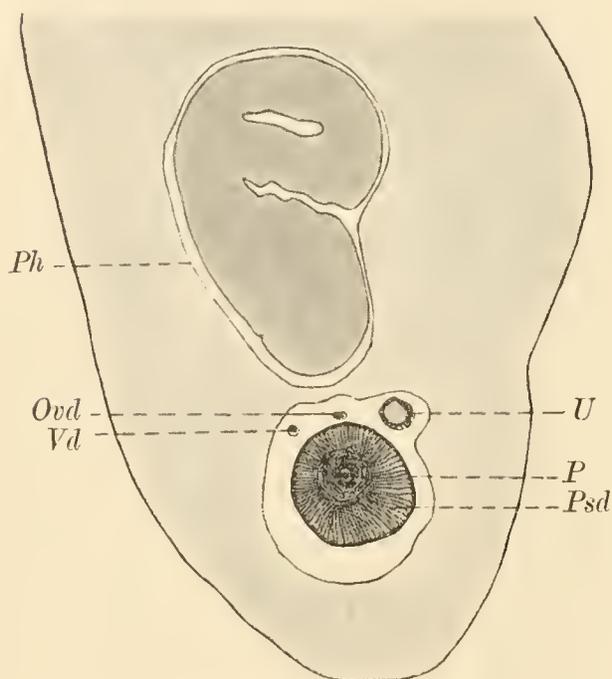


Fig. X.

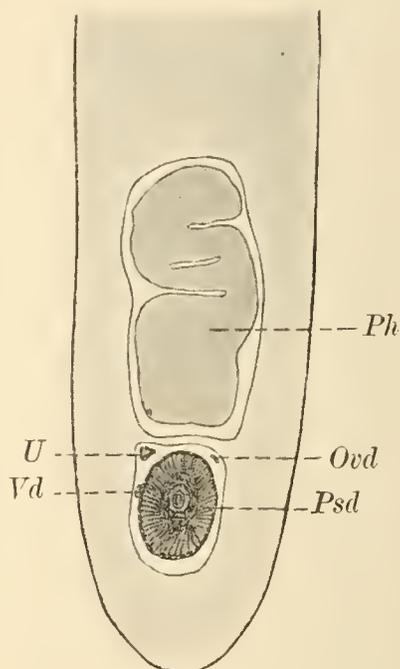


Fig. Y.

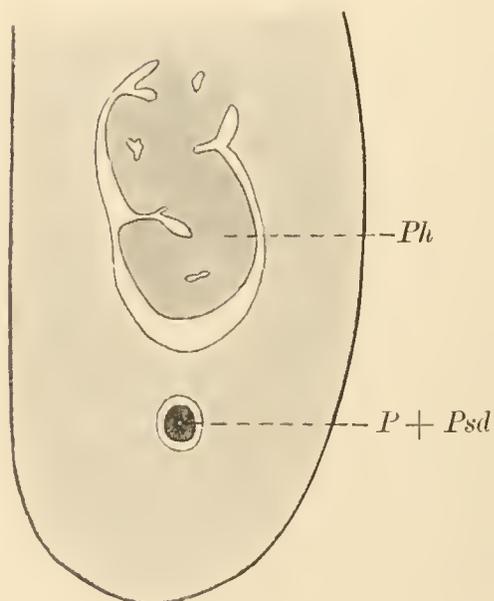


Fig. Z.

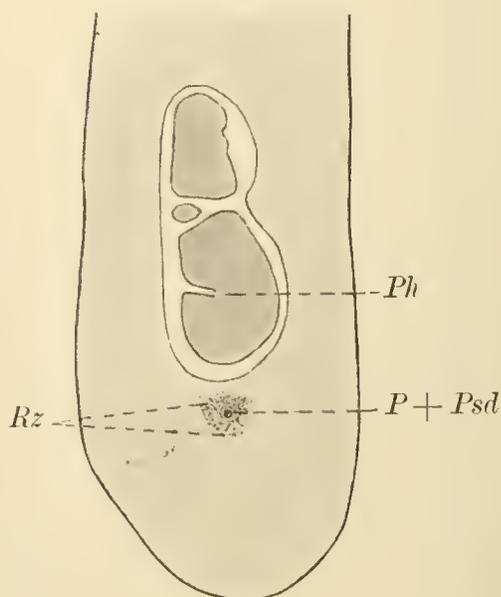


Fig. A¹.

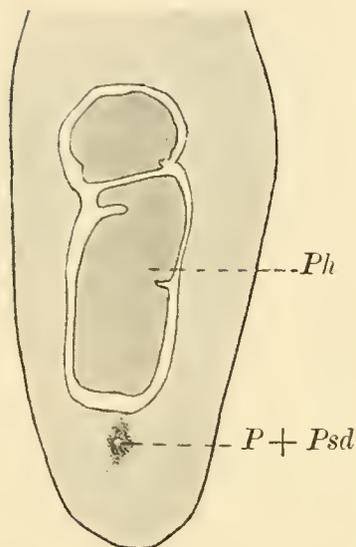


Fig. B¹.

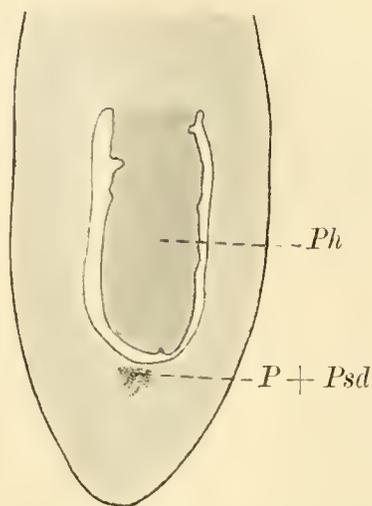


Fig. C¹.

Fig. X—D¹.

Planaria alpina. Frontalschnitt durch Copulationsorgane. LEITZ Ok. 1, Obj. 3.

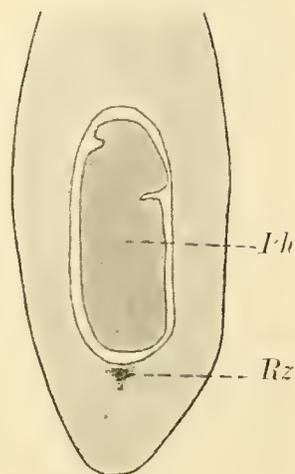


Fig. D¹.

Fig. X normales Tier.

„ Y	gehungert vom	19./7.	1907	bis	20./11.	1907
„ Z	„	„	„	„	17./3.	1908
„ A¹	„	„	„	„	26./4.	„
„ B¹	„	„	„	„	25./4.	„
„ C¹	„	„	„	„	3./5.	„
„ D¹	„	„	„	„	28./5.	„

Wie man aus dem Vorstehenden sieht, tritt infolge des systematischen Aushungerns der Planarien außer der Größenabnahme des ganzen Körpers, der Rückbildung und dem gänzlichen Schwund der Augen vor allem eine Reduktion der gesamten Geschlechtsorgane ein. Was den Weg betrifft, den die Reduktion der Geschlechtsorgane einschlägt, so setzt sie mit dem Schwinden der Dotterstöcke ein, sodann folgen die Copulationsorgane und zum Schlusse erst die Ovarien und Hoden. Es ist dies die umgekehrte Reihenfolge, in welcher die Organe bei der Entwicklung auftreten, wie dies auch bereits von SCHULTZ und STOPPENBRINK angegeben wurde, weshalb man hier von einer „Umkehrung der Lebensprozesse“ gesprochen hat. Die Reihenfolge, in der die Planarien ihre Organe preisgeben,

zeigt eine nicht zu unterschätzende Zweckmäßigkeit; indem nämlich das Nervensystem und die Muskulatur überhaupt nicht, der Darm in nur geringem Maße, die Geschlechtszellen erst kurz vor dem Hungertode resorbiert werden, ist bis zu einem gewissen Grade die Möglichkeit einer Restitution in günstigen Lebensbedingungen nicht ausgeschlossen und wird später an Versuchen erörtert werden.

Kokons und Embryonen.

Es ist klar, daß der Hunger auch auf die Größe, Zahl der Kokons und die später aus ihnen entstehenden Embryonen nicht ohne Einfluß sein kann, da ein hungerndes Tier, soweit es überhaupt noch fähig ist Kokons abzulegen, diesen nicht dieselben Nährstoffe mitgeben kann wie in normaler Weise. Wir haben ja bereits gesehen, daß die Dotterstöcke, die das meiste Nährmaterial beanspruchen und wieder abgeben, schon in den ersten Hungermonaten degenerieren und schließlich gänzlich verschwinden. Schon VOIGT hat das Kleinerwerden der Kokons bei Hunger an *Planaria alpina* nachgewiesen und in bezug auf die Embryonen sich dahin geäußert, „daß sowohl die Dauer der Entwicklung als auch die Zahl der produzierten Jungen durch die den Eltern gebotene Nahrung stark beeinflußt wird“ und „daß es von Wichtigkeit ist, den Einfluß zu bestimmen, welchen die Menge der Nahrung auf das Fortpflanzungsgeschäft ausübt“. STOPPENBRINK hat später in seinen Tabellen die Größenabnahme der Kokons bei *Planaria alpina* und *gonocephala* zahlenmäßig belegt und gefunden, daß die Kokons dieser Arten etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ ihres Durchmessers einbüßen. Auch auf die Zahl der abgelegten Kokons übt die Inanition starken Einfluß aus. Normale Tiere legen während der Kokonablage, die 4—5 Monate anhält, je 2—3 Kokons ab. Von hungernden Tieren habe ich von 50 Exemplaren *Dendrocoelum lacteum* 36 Kokons erhalten, von 60 Exemplaren *Planaria gonocephala* 23 und von 50 Exemplaren *Planaria alpina* 31 Kokons. Es wäre dies also im Durchschnitt höchstens der 3.—4. Teil der Zahl, die von der gleichen Anzahl von Tieren in günstigen Lebensbedingungen abgelegt wird. Von den erhaltenen Kokons wurden $\frac{2}{3}$ in den ersten Wochen der Hungerperiode gezählt, das letzte Drittel folgte in großen Zwischenräumen, in einigen Fällen erst nach 4—5 Monaten.

Die Größe der Kokons wurde unter dem Mikroskop gemessen.

Dendrocoelum lacteum.

Die Tiere laichen von Mitte Januar bis Ende Mai. Der normale Durchmesser der ungefähr kugligen Kokons beträgt 2—2,5 mm. 50 Tiere, am 24./1. 1907 zum Hungern eingesetzt, legten bis 3./5. 1907 36 Kokons ab.

Anfang Februar	— 2—2,5 mm
März	— 1,5—2
April	— 1—1,25
Mai	— 1

Planaria alpina.

Die Tiere sind Winterlaicher. Die Laichzeit beginnt Anfang Oktober und endet Ende Dezember. Die normale Größe der länglich-ovalen Kokons beträgt 2—2,3 mm. Beginn der Hungerperiode 19./7. 1908. Von 50 Tieren wurden 31 Kokons bis 16./12. 1908 abgelegt.

6. Oktober 1908	— 1,9—2,1 mm
16. November 1908	— 1,2—1,5
16. Dezember	— 1,1—1,3

Planaria gonocephala.

Die Laichzeit dauert von Anfang August bis Ende Oktober. Die normale Größe der Kokons beträgt 2,5—2,8 mm. 60 Tiere wurden am 3./6. 1907 zum Hungern eingesetzt und von ihnen bis 3./9. 1907 23 Kokons abgelegt.

3. Juli 1907	— 2,1—2,2 mm
23. Juli 1907	— 1,8—2
29. August 1907	— 1,6—1,9
3. September	— 1,5—1,7

Die angeführten Maße zeigen, wie die Kokons mit der Länge der Hungerzeit kleiner werden. Die größten Unterschiede zwischen einem normalen Kokon und dem eines hungernden Tieres sehen wir bei *Dendrocoelum lacteum*, wo der letztere nicht einmal mehr die Hälfte des normalen Kokons mißt.

Wie ich schon zu Beginn erwähnt habe, müssen auch die im Kokon sich entwickelnden Jungen unter dem Einfluß des Hungers zu leiden haben. Um dies festzustellen, wurden die reduzierten

Kokons in Reagenzgläsern mit Wasser gehalten und weiter beobachtet, wann und in welcher Zahl die Embryonen ausschlüpften. Der normale Kokon platzt nach 1—1½ Monaten, der Kokon von einem hungernden Tiere dagegen gebraucht längere Zeit zur Entwicklung. Kokons, die von Tieren herrührten, die längere Zeit, etwa 3—4 Monate, gehungert hatten, kamen kaum noch zum Ausschlüpfen. Im letztern Falle wurden die Kokons entweder geöffnet oder konserviert und geschnitten. Auf den Schnitten wurden die etwa vorhandenen Embryonen gezählt. Die ausgeschlüpfen jungen Tiere wurden sorgfältig gemessen.

Die folgenden Tabellen mögen die Ergebnisse veranschaulichen. In der ersten Abteilung ist die Länge der Hungerperiode bis zur Kokonablage angegeben, in der zweiten der Tag des etwaigen Ausschlüpfens, die Zahl der Embryonen oder das Ergebnis der Schnitte durch die Kokons und in der dritten die Größe der jungen Tiere.

Normale Kokons enthalten nach MATHIESEN etwa 7—14 Eizellen bei *Planaria torva*, bei *Dendrocoelum lacteum* nach IJIMA und HALLEZ ungefähr 20—40 Embryonen. Diese Zahlen sind natürlich abhängig von der Größe der Kokons. Außerdem werden die Embryonen nicht alle ausgebildet. Bei *Dendrocoelum lacteum* und *Planaria alpina* habe ich beobachtet, daß aus einem Kokon von 2 bis 2,5 mm Durchmesser durchweg 6—9 junge Tiere ausschlüpften. Die Größe derselben schwankte zwischen 2,25 und 4 mm, nachdem sie etwa 24 Stunden den Kokon verlassen hatten. Letztere Zahlen geben auch IJIMA und HALLEZ für die Größe an.

Datum des Einsetzens und Dauer der Hungerperiode bis zur Kokonablage	Datum des Ausschlüpfens und Zahl der jungen Tiere ev. Zahl der Eizellen	Größe der jungen Tiere
<i>Planaria alpina.</i>		
19./2. 1908 bis 8./3. 1908	21./3. 1908 : 8 junge Tiere	2—2,5 mm; normal
" " " 15./3. "	16./4. " : 6 " "	2 junge Tiere = 1,8; 4 = 2 mm
" " " 31./3. "	7./5. " : 3 " "	2 " " = 1,6; 1 = 1,3 "
" " " 5./4. "	19./5. " : 3 " "	1 " " = 1,7; 2 = 1,3 "
" " " 22./4. "	25./5. " : 2 " "	2 " " = 1,5 "
" " " 4./5. "	12./7. " geöffnet	junge Tiere abgestorben
<i>Dendrocoelum lacteum.</i>		
31./3. 1908 bis 20./4. 1908	6./5. 1908 : 6 junge Tiere	2—2,25 mm; normal
" " " 21./4. "	" " " : 5 " "	2—2,25 "
" " " 23./4. "	8./5. " : 6 " "	4 junge Tiere = 1,5 mm; 2 = 1,3 mm
" " " 10./5. "	14./6. " : 4 " "	3 " " = 1,4 " 1 = 1,2 "
" " " 21./5. "	20./6. " : 2 " "	2 " " = 1,2 "
" " " 23./5. "	26. 6. " : 2 Embryonen	conserviert und geschnitten
" " " 3./6. "	6./8. " geöffnet	
	2 Embryonen	

Aus den Tabellen geht hervor, daß sich der Einfluß des Hungers nicht nur bei der Größe der abgelegten Kokons, sondern auch bei der Zahl und Größe der Embryonen geltend macht. Kokons, die von Tieren abgelegt waren, die 3—4 Monate gehungert hatten, kamen, wie gesagt, selten zum Ausschlüpfen. Nachdem sie ungefähr $\frac{1}{2}$ Jahr lang beobachtet waren, wurden sie geöffnet. Es zeigte sich dann, daß die Kokons wenig Dotterkugeln enthielten, wie zu erwarten war. Embryonen waren, wie ich mich auch auf Schnitten durch diese Kokons überzeugte, überhaupt nicht ausgebildet. Der ganze Inhalt stellte eine ziemlich wässrige Flüssigkeit dar aus Mangel an den nötigen Reservestoffen.

In manchen Fällen wird zwar der Kokon selbst im 4.—5. Monat der Hungerperiode vom Tiere noch ausgebildet, so daß man ihn deutlich durchschimmern sieht, aber dem Tiere scheinen die Kräfte zu fehlen, den Kokon zur Geschlechtsöffnung hinauszupressen. Nach weitem 3—4 Wochen gingen solche Tiere ein, ohne den Kokon abgelegt zu haben.

Die Restitution der Geschlechtsorgane.

Unter Restitution versteht DRIESCH „die Wiederherstellung der gestörten Organisation“. Im vorliegenden Falle handelt es sich um die Frage, ob eine Planarie, deren Geschlechtsorgane infolge des Hungers reduziert wurden, imstande ist, sie neu zu bilden, wenn das reduzierte Tier wieder in günstige Lebensbedingungen gebracht wird.

SCHULTZ hatte bereits im Anschluß an seine Reduktionsarbeit über *Dendrocoelum lacteum* Versuche in dieser Richtung angestellt, mußte sie aber „unvorhergesehen“ — wahrscheinlich aus Mangel an Material — aufgeben.

Wenn auch meine eignen Ergebnisse über diese Vorgänge bei weitem nicht als erschöpfend anzusehen sind, so bieten sie doch immerhin einiges Erwähnenswerte.

Die Versuche wurden so angestellt, daß einzelne Exemplare von hungernden Tieren, deren Geschlechtsorgane nach Schnittproben durch Tiere, die ebenso lange hungerten, bis zu einem gewissen Grade reduziert waren, wieder in normale, günstige Lebensbedingungen versetzt wurden. Ich sage absichtlich bis zu einem gewissen Grade, weil man einmal äußerlich nicht auf den jeweiligen Stand der Geschlechtsorgane schließen kann, und dann, weil selbst bei Tieren der gleichen Art Schwankungen hinsichtlich des Grades der Re-

duktion von 1—2 Monaten nichts seltnes sind. Auf letztere Tatsache wurde im Vorstehenden bereits mehrfach verwiesen. Die Tiere wurden zu diesem Versuche wieder in das gleiche Wasser gesetzt, in dem sie im Freien leben. Auch wurden die von den Planarien bevorzugten Wasserpflanzen mit eingepflanzt. Um neben der gewöhnlichen Nahrung, die aus kleinen Krebsen — *Daphnia*, *Cypris*, *Cyclops* usw. — besteht, den Prozeß möglichst zu beschleunigen, erhielten diese Tiere alle 3—4 Tage frisches Ochsenblut. Letzteres scheinen die durch Hunger erschlafften Tiere leicht aufzunehmen. Täglich wurden die Gefäße 2—3 Stunden durchlüftet. Da man nur Tiere, die sich in den letzten Hungerstadien befinden, zu diesem Zwecke verwenden kann, so war, wie leicht erklärlich, das Material recht knapp, zumal da von 10—12 Tieren, die ich zur Fütterung einsetzte, noch die Hälfte gewöhnlich einging.

Die angestellten Versuche bezogen sich auf *Dendrocoelum lacteum*, *Planaria gonocephala*, *torva* und *alpina*. Aus den angeführten Gründen war es mir nicht möglich, die einzelnen Stadien der Restitution an den Geschlechtsorganen zu verfolgen. Wollte man dies annähernd erreichen, so müßte man eine große Zahl — wenigstens 500—600 Exemplare einer Art — hungern lassen, um in den letzten Stadien über das nötige Material zu verfügen.

Wenn Tiere, die 7—8 Monate gehungert hatten und sich dementsprechend in dem früher beschriebenen Zustand befanden, wieder neu gefüttert wurden, machte sich der günstige Einfluß auch äußerlich bald bemerkbar. Nach Ablauf eines Monats hatten die Tiere ihre frühere Beweglichkeit wieder erlangt, und man konnte beobachten, wie sie auch an Körpergröße und Länge immer mehr zunahmen, so daß sie nach 3—4 Monaten fast die ursprüngliche Länge wieder erreicht hatten. Die gesamten Geschlechtsorgane waren, wie ich auf Schnitten feststellen konnte, nach 3—4monatlicher Fütterung wieder entwickelt. Die Copulationsorgane hatten sich von neuem herausgebildet (waren neu entstanden), wenn auch noch nicht in normaler Größe und Ausdehnung, ebenso Ovarien und Oviducte, Hoden und Vasa deferentia. Nur von den Dotterstöcken konnte ich noch nichts nachweisen; jedoch werden auch diese nach längerem Füttern wieder gebildet werden. Zuerst entstehen, wie ich bei *Planaria alpina* nachweisen konnte, Atrium genitale, Penis und Penisscheide, erst später Uterus, Ovarien und Oviducte, Hoden und Vasa deferentia. Bei einer *Planaria alpina*, die 11 Monate gehungert hatte und dann etwa 3 Monate gefüttert worden war, befanden sich

die Geschlechtsorgane auf dem Stadium der Fig. Z, d. h. Penis und Penisscheide waren wieder im Entstehen begriffen, während der Uterus noch fehlte, ebenso Oviducte und Vasa deferentia. Hoden und Ovarien waren ebenfalls vorhanden; dies ist aber nur dann erklärlich, wenn sie zu der Zeit noch nicht ganz reduziert waren, als die Tiere von neuem gefüttert wurden, da sonst Oviducte und Vasa deferentia vorhanden sein müßten, die in normaler Entwicklung wenigstens vor den Ovarien sich bilden.

Nicht alle Tiere scheinen befähigt zu sein ihre Geschlechtsorgane wieder zu entwickeln, da bei einem Exemplar von *Planaria torva*, das 9 Monate gehungert hatte, selbst nach 5monatlichem Füttern noch keine Geschlechtsorgane vorhanden waren. Eine Hungerzeit von 3—4 Monaten, der die Planarien wohl auch im normalen Leben unterliegen können, scheint weiter keinen Einfluß auf die Tiere zu haben, abgesehen von der Reduktion der Dotterstöcke, die sie in günstigen Lebensbedingungen bald wieder ersetzen können. Dies zeigen die Versuche, die ich mit Tieren anstellte, die nur die angegebene Zeit gehungert hatten. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit — 5—6 Wochen — hatten sich diese Tiere bei ständigem Füttern wieder gänzlich erholt, so daß ich von einigen Exemplaren von *Dendrocoelum lacteum* sogar Kokons erhielt, ein Zeichen, daß eine kurze Hungerperiode von Planarien ziemlich gut ertragen werden kann.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

Die Hungererscheinungen an den untersuchten Planarien waren folgende:

1. Im Laufe der Hungerperiode nehmen die Planarien bis zu $\frac{1}{12}$ ihrer normalen Größe und Länge ab. Die Abnahme des Volumens beträgt ungefähr den 300. Teil des normalen Volumens.

2. An Nervensystem und Muskulatur ließen sich infolge der Hungereinwirkung auftretende Degenerationserscheinungen nicht feststellen, hinsichtlich des Darms und Parenchyms war dies nur in geringem Maße der Fall.

3. Die Augen werden bei Hunger und Entziehung des Lichts im Laufe von 7—8 Monaten gänzlich resorbiert, und zwar geschieht dies dadurch, daß sich zuerst der ganze Augenbecher in 2, 3 und mehr Teile teilt, dann das Pigment zerfällt und schließlich auch die Sehzellen und Nerven schwinden.

4. Bei pigmentierten Planarien wird auch das Körperpigment teilweise aufgebraucht.

5. Die Geschlechtsorgane werden ohne Ausnahme reduziert und schwinden zum Schlusse gänzlich. Zuerst treten die Dotterstöcke zurück, dann folgen die Copulationsorgane. Mit letztern gehen auch Oviducte und Vasa deferentia verloren, bald darauf auch die Ovarien, während die Hoden bis kurz vor dem Hungertode resorbiert werden.

6. Die Kokons werden kleiner bis zur Hälfte ihres normalen Durchmessers, und die darin befindlichen Embryonen kommen kaum noch zum Ausschlüpfen. Auch an den Embryonen macht sich die Einwirkung des Hungers an Zahl und Länge bemerkbar.

7. Eine 3—4monatliche Hungerzeit können Planarien ziemlich gut ertragen. Bei guter nachträglicher Fütterung ist eine Restitution der Geschlechtsorgane selbst nach vorhergehendem fast gänzlichem Schwunde derselben möglich.

Zum Schlusse sei es mir gestattet, Herrn Prof. Dr. KORSCHULT, auf dessen Anregung ich die Untersuchung vornahm, für das stete, gütige Interesse meinen ergebensten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER außerordentlich verpflichtet; auch Herrn Dr. TÖNNIGES möchte ich an dieser Stelle nochmals danken.

Literaturverzeichnis.

- BARFURTH, D., Der Hunger als förderndes Princip in der Natur, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 29, 1887.
- BÖHMIG, L., Untersuchungen über rhabducöle Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51, 1895.
- CHILD, C. M., Studies on regulation, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19 u. 20, 1905—1906.
- CURTIS, W., The life history, the normal fission and the reproductive organs of *Planaria maculata*, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 30, No. 7, 1902.
- DRIESCH, H., Die Restitutionen der *Clavellina lepadiformis*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 15, 1902.
- , Der Restitutionsreiz, in: Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, W. ROUX, Heft 7, 1909.
- DU PLESSIS-GOURNET, in: KURT LAMPERT, Das Leben der Binnengewässer, 1910.
- HADZI, J., Rückgängig gemachte Furchung einer Scyphomeduse, in: Zool. Anz., Vol. 34, 1909.
- HALLEZ, P., Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés, in: Trav. Inst. zool. Lille, 1879.
- , Sur la fonction de l'organe énigmatique et de l'utérus des Dendrocoeles d'eau douce, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 104, 1887.
- HESSE, R., Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
- JAENICHEN, E., Beiträge zur Kenntnis des Turbellarienauges, *ibid.*, Vol. 62, 1896.
- IJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwassertricladen, *ibid.*, Vol. 40, 1884.
- V. KENNEL, J., Untersuchungen an neuen Turbellarien, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat., 1888—1889.
- LUCIANI, in: VERWORN, Allgemeine Physiologie, 1897.
- KORSCHULT, E., Regeneration und Transplantation, Jena 1907.

- KRAPFENBAUER, A., Einwirkung der Existenzbedingung auf die Fortpflanzung bei Hydra, 1908.
- LAMPERT, R., Das Leben der Binnengewässer, 1910.
- LOEB, J., On the transformation and regeneration of organs, in: Amer. Journ. Physiol., Vol. 4, 1900.
- MATHIESEN, E., Ein Beitrag zur Embryologie der Süßwasserdendrocoelen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 74, 1904.
- METSCHNIKOFF, E., Zur Lehre über die intracelluläre Verdauung, in: Zool. Anz., Jg. 5, 1901.
- MORGAN, TH., Germ layers and regeneration, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 18, 1904.
- NUSSBAUM, M., Geschlechtsentwicklung bei Polypen, in: Verh. nat. Ver. Bonn, Jg. 49.
- SCHULTZ, E., Über Reduktionen I--III, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 18, 21, 24, 1904, 1906, 1907.
- , Über umkehrbare Entwicklungsprocesse und ihre Bedeutung für eine Theorie der Vererbung, in: Vorträge und Aufsätze über Entwicklungsmechanik der Organismen, W. ROUX, Heft 4, 1908.
- SCHULTZE, FR. FERD., De planarium vivendi ratione et structura penitiori nonnulla. Diss. inaug. Berolinensis 1836.
- STEVENS, N. M., Notes on regeneration in Planaria lugubris, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 17, 1901.
- STOPPENBRINK, F., Der Einfluß herabgesetzter Ernährung auf den histologischen Bau der Süßwassertricladen, Dissert. 1905.
- VOIGT, W., Planaria gonacephala als Eindringling in das Verbreitungsgebiet von Planaria alpina und Polycelis cornuta, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Syst., 1895.
- , Die Fortpflanzung von Planaria alpina (DANA), in: Zool. Anz., Jg. 15, 1892.
- WILHELMI, J., Beiträge zur Kenntnis der Verbreitung und Biologie der Süßwassertricladen, *ibid.*, Vol. 27, 1904.
- , Über die Excretionsorgane der Süßwassertricladen, *ibid.*, Vol. 28, 1905.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Morphologische und experimentelle Studien an *Asellus aquaticus*.

Von

W. Wege.

(Aus dem Zoologischen Institut Marburg.)

Mit Tafel 4—5 und 33 Abbildungen im Text.

Inhalt.

I. Morphologie der 2. Antenne von *Asellus aquaticus*
unter besonderer Berücksichtigung des feinern Baues der Insertionsweise
der Muskeln.

A. Untersuchungsmethode.

B. Größere Morphologie der 2. Antenne.

C. Mikroskopische Anatomie der 2. Antenne.

1. Cuticula.
2. Hypodermis.
3. Nerv.
4. Bindegewebe.
5. Muskulatur.

Insertionsweise der Muskeln.

- a) Beobachtungen anderer Autoren.
- b) Eigene Beobachtungen.

II. Autotomie, Häutung und Regeneration der 2. Antenne von *Asellus aquaticus*.

1. Material.
 - a) Lebensweise.
 - b) Vorkommen von Regeneraten in der Natur.
 - c) Unterbringung der Tiere.
2. Methode der Amputation.

Verhalten der Tiere gegen Verletzungen.
3. Autotomie.
 - a) Reflexbewegung oder Willensäußerung?
 - b) Vorteile, die die Autotomie dem Tiere bietet.
 - c) Mechanik der Autotomie.
 - d) Abhängigkeit der Autotomie von der Amputationsstelle
 - α) bei den beiden langen Schaftgliedern,
 - β) bei der Geißel.
4. Häutung.
 - a) Vorgang der Häutung.
 - b) Beeinflussung der Häutung
 - α) durch das Alter,
 - β) durch die Temperatur,
 - γ) durch die Jahreszeit,
 - δ) durch Amputation eines oder mehrerer Glieder.
5. Regeneration.
 - a) Abhängigkeit der Regeneration von der Häutung.
 - b) Verlauf der Regeneration
 - α) nach Autotomie,
 - β) nach Nichtautotomie,
 1. beim Schaft,
 2. bei der Geißel.
 - c) Die Regeneration als Anpassungserscheinung; bessere Regeneration nach Autotomie?
 - d) Kompensatorische Regulation.
 - e) Unregelmäßigkeiten, Mißbildungen und wiederholte Regeneration.

III. Das Verhalten der Organe und Gewebe bei der Regeneration.

1. Wundheilung.
 2. Regeneration der Antenne.
 - A. Bildung der Spitze des Regenerats.
 - B. Bildung der übrigen Glieder des Regenerats.
 - C. Richtung, in welcher die Differenzierung der einzelnen Teile des Regenerats stattfindet.
 3. Regeneration der innern Organe.
 - A. Regeneration des Nerven.
 - B. Regeneration des Muskels.
- Zusammenfassung.

I. Morphologie der 2. Antenne von *Asellus aquaticus*

unter besonderer Berücksichtigung des feinern Baues der Insertionsweise der Muskeln.

Zur Beurteilung der Regenerationsvorgänge an der Antenne ist eine genauere Kenntnis ihres Baues notwendig, weshalb die Beschreibung ihrer Gestalt und Struktur hier vorausgeschickt wird. Bei dem mit den Regenerationsversuchen verbundenen Studium der normalen Antenne konnte ich Beobachtungen machen, die, soweit mir bekannt ist, bisher noch nicht veröffentlicht worden sind, so daß ein genaueres Eingehen auf die Bauverhältnisse der Antenne auch schon aus diesem Grunde nahe liegt.

Obwohl es sehr genaue und ausführliche Arbeiten über die gesamte Organisation des *Asellus aquaticus* gibt — so besonders eine ältere Untersuchung von O. SARS und eine neuere von B. ROSENSTADT —, so geht doch keiner dieser Forscher auf die Muskulatur genauer ein, die gerade für meine spätern Untersuchungen von großer Wichtigkeit ist. Ich muß diesen Abschnitt daher etwas ausführlicher behandeln, während ich mich bei der Beschreibung der Körperbedeckung und des Nerven kürzer fassen kann und mich hauptsächlich auf die Befunde der schon genannten Forscher SARS und ROSENSTADT, dann aber auch — und das gilt besonders für die Angaben über die Cuticula mit den Sinnesborsten — auf die Arbeiten von F. LEYDIG, O. VOM RATH und CLAUS stütze. Kurze biologische und morphologische Angaben über *Asellus* sind in den letzten Jahren auch noch von PRZIBRAM, ZUELZER und HASEMANN gemacht worden, doch bestätigen sie im wesentlichen nur die Befunde der oben genannten Forscher, ohne erheblich neues hinzuzufügen.

A. Untersuchungsmethode.

Die Untersuchungen wurden teils an Totalpräparaten, hauptsächlich aber an Schnittserien angestellt. Erstere wurden derart hergestellt, daß die Tiere, die in einem Gemisch von Pikrinsäure, Alkohol abs., Formol und Chloroform, welcher Lösung noch ein paar Tropfen Eisessig hinzugefügt wurden, heiß konserviert worden waren, mit Alaun- oder Boraxkarmin gefärbt und dann in Nelkenöl aufgehellt wurden. Man erhält auf diese Weise Präparate von außerordentlicher Durchsichtigkeit, die noch dadurch erhöht werden kann, daß man das teilweise sehr starke und die Durchsichtigkeit störende Pigment mittels Chlor auszieht.

Zum Schneiden der Objekte wandte ich dieselbe Konservierung an; diese hat den großen Vorteil, daß die Tiere beim Übergießen mit der heißen Flüssigkeit in ihr sofort untergehen, wodurch ein Schrumpfen und Reißen der sehr zarten Weichteile vermieden wird, ein Umstand, der bei Konservierung mit ZENKER'scher Flüssigkeit, Sublimat oder Sublimatalkohol fast stets eintrat. Andererseits aber wird das spröde Chitin durch den Zusatz von Eisessig erweicht, so daß es sich gut schneiden läßt. Allerdings hat dies in Paraffin auch seine Schwierigkeit, weshalb ich die Einbettung in Nelkenöl-Collodium vorzog, die noch den Vorteil hat, daß man die Objekte besser orientieren kann. Zur Färbung verwandte ich HEIDENHAIN's Hämatoxylin, VAN GIESON und DELAFIELD's Hämatoxylin mit Eosinnachfärbung, und zwar letztere fast ausschließlich, da sie sehr gute Bilder liefert. Muskulatur, Bindegewebe und Blutflüssigkeit färben sich mit ihr schön rosa, die Nervenfasern blaßrötlich, Kerne blau und das Chitin blaßbläulich.

B. Größere Morphologie der 2. Antenne.

Asellus aquaticus besitzt 2 Paar Antennen, von denen das 1., kleinere über und zwischen dem 2., verhältnismäßig sehr langen Paare inseriert.

Die 1. Antennen setzen sich zusammen aus einem kurzen und dicken Basalgliede, 2 längern und dünnen Mittelgliedern, die zusammen mit dem Basalgliede den Schaft bilden, und einer 10—14-gliedrigen Endgeißel, die außer den gewöhnlichen Borsten 3 oder 4 Geruchszapfen und mehrere sehr zarte Fiederborsten trägt, auf die ich später noch genauer einzugehen habe.

Die 2. Antennen (Textfig. A u. B), denen die folgenden Ausführungen ausschließlich gelten, fallen besonders auf durch ihre Länge, die der des Körpers ungefähr gleichkommt. Sämtliche Forscher, die über *Asellus* gearbeitet haben, geben als Zahl für die Glieder des Schaftes — man kann auch hier, wie bei den 1. Antennen, einen Schaft und eine Endgeißel unterscheiden — 5 an und zwar 3 kurze, gleichstarke Basalglieder, die gegeneinander nach auswärts gekrümmt sind, ein darauf folgendes Glied, das ungefähr ebensolang wie die 3 Basalglieder zusammen, aber nicht ganz so dick ist wie diese, und ein 5. langes Glied, das um die Hälfte länger ist als das 4.

Auch ich glaubte anfangs, daß die 2. Antenne nur 3 Basalglieder besäße, denn bei der Betrachtung durch die Lupe oder das

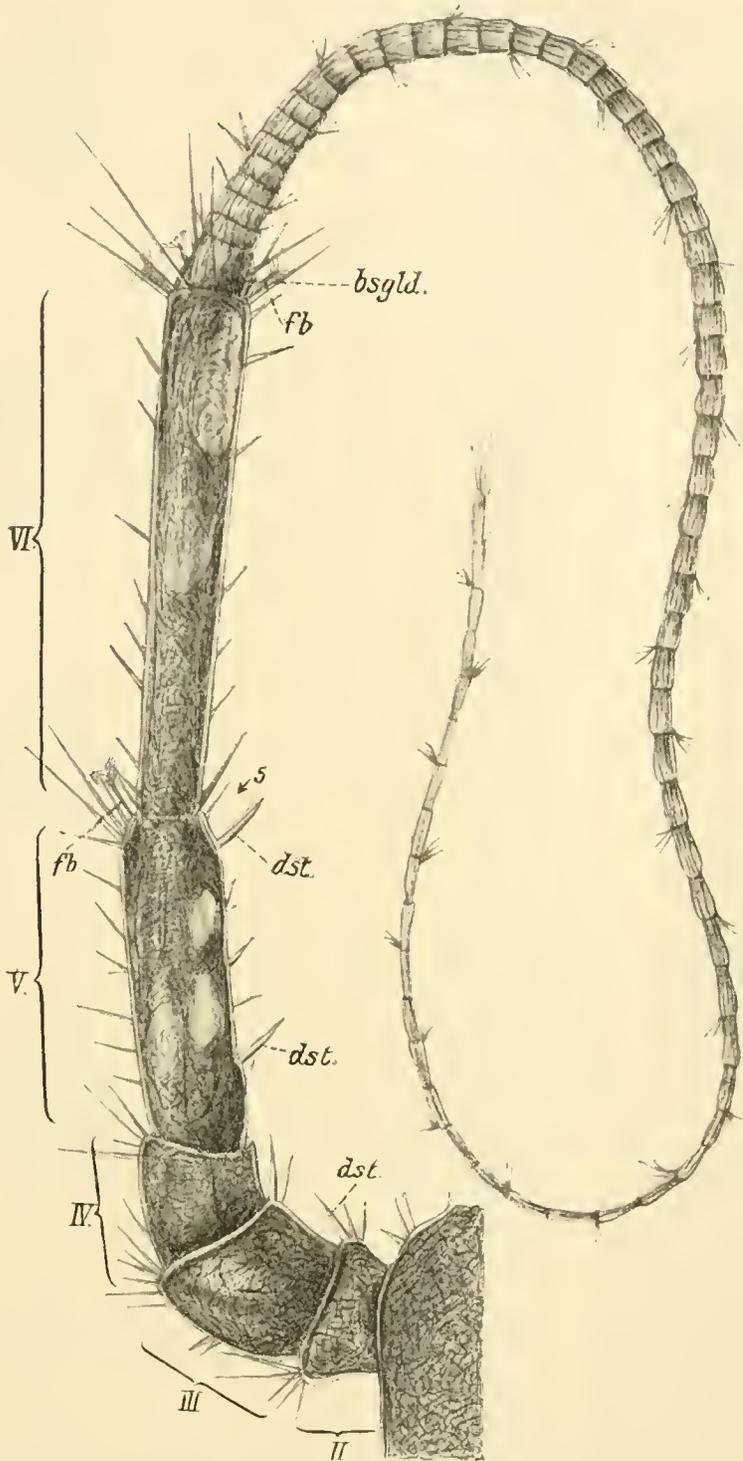


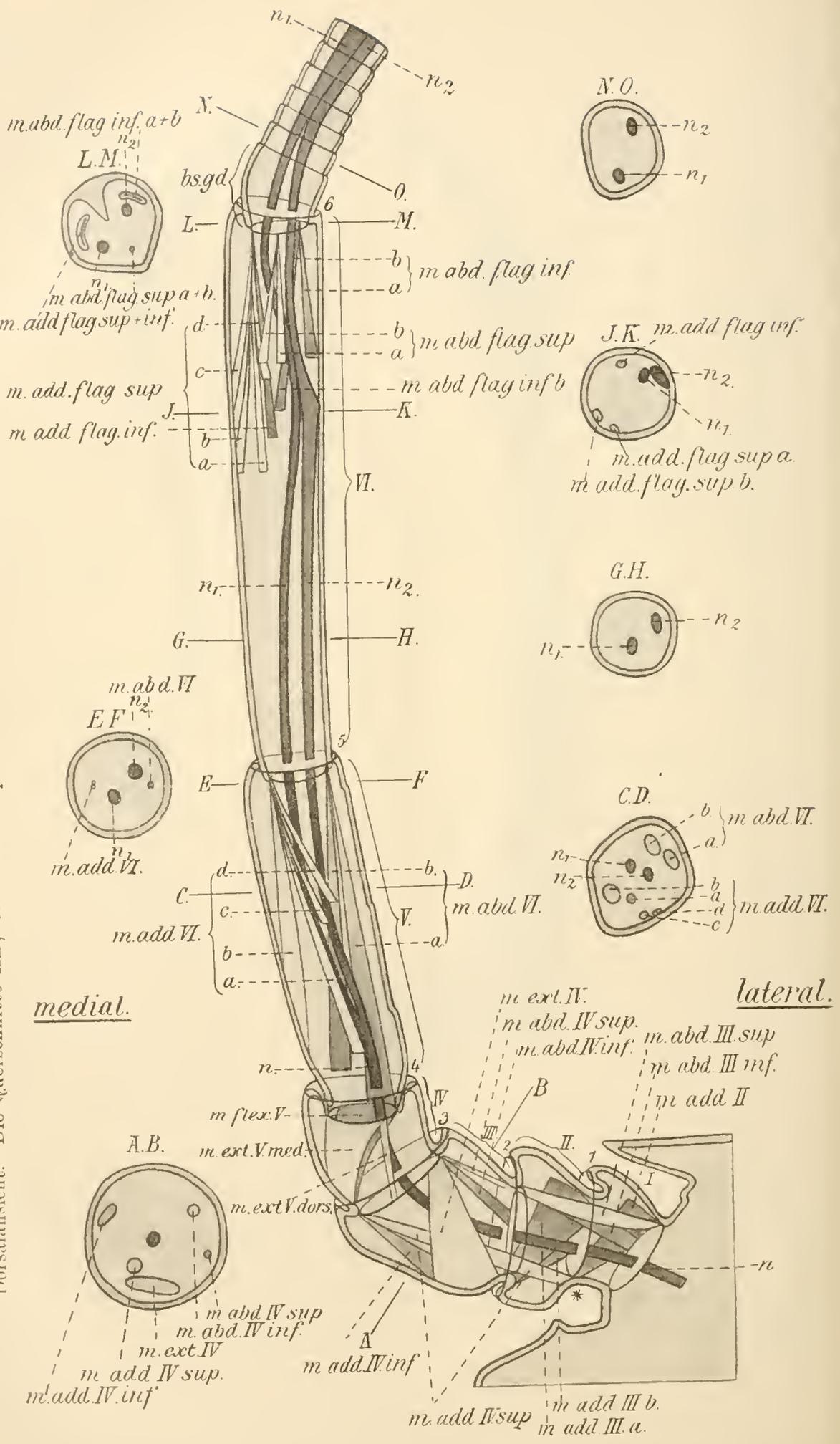
Fig. A. 1)

Außenansicht einer rechten 2. Antenne von *Asellus aquaticus* von der Dorsalseite gesehen. Ok. 1, Obj. 1.

Die Buchstabenerklärung der Figuren findet sich am Ende der Arbeit (S. 318).

1) Sämtliche Figuren wurden mit Benutzung von LEITZ-Objektiven gezeichnet.

Fig. B. Konstruktionsbild einer rechten 2. Antenne von *Asellus aquaticus* zur Darstellung des Verlaufs der Muskeln und des Nerven. Dorsalansicht. Die Querschnitte AB, CD usw. entsprechen der Höhe der Querstriche AB, CD usw. der Hauptfigur.



Mikroskop sieht man auch nicht mehr, weder von der Dorsalseite — Textfig. A stellt eine rechte 2. Antenne von der Dorsalseite gesehen dar — noch von der Ventralseite. Allein auf Schnittserien erkennt man deutlich, daß das eigentliche Ansatzglied nur verdeckt ist durch vorspringende Partien des Kopfes. Dieses Ansatzglied ist allerdings nur bei der ausgewachsenen Antenne als echtes Glied ausgebildet und als solches mit dem folgenden Gliede durch eine Gelenkfalte verbunden. Es kommt jedoch häufig vor, daß diese Gelenkfalte nur an der Lateralseite vorhanden ist und an der Medialseite nur als Einbuchtung der Wandung zutage tritt, wie ich das auf Textfig. B* dargestellt habe.

Dieses Bild kann allerdings auch dadurch entstanden sein, daß die Gelenkfalte durch Abduction der Antenne verstrichen ist und erst bei Adduction derselben wiedererscheinen würde.

Jedenfalls darf man wohl sagen, daß die ausgewachsene 2. Antenne von *Asellus aquaticus* 4 deutlich ausgebildete Basalglieder besitzt, die ich der Einfachheit halber mit I, II, III, IV, die folgenden langen Glieder mit V und VI und die Gelenke zwischen ihnen mit 1, 2, 3, 4, 5 u. 6 — von der Basis aus gerechnet — bezeichnen will.

Die Geißel, deren Glieder an der Basis kurz und dick sind — eine Ausnahme macht nur das 1. Geißelglied *bsgd*, das verhältnismäßig lang und dick ist — werden nach dem Ende zu immer länger und dünner. Ihre Zahl beträgt nach LEYDIG und SARS 60—70, doch konnte ich häufig 90 und mehr Glieder zählen. Während die Glieder des Schaftes mit starken Muskeln versehen sind, besitzt die Geißel keine solchen. Die ganze 2. Antenne ist, wie auch die 1. Antenne, mit Borsten besetzt, doch fehlen die Riechkolben, während einige Fiederborsten vorhanden sind, Verhältnisse, auf die ich bei Besprechung der Cuticula noch näher einzugehen habe.

C. Mikroskopische Anatomie der 2. Antenne.

1. Cuticula.

Die Cuticula besteht aus Chitin von fast glasheller, bisweilen schwach gelblich schimmernder Beschaffenheit und ist von der unter ihr liegenden Hypodermis abgeschieden worden. Beide zusammen bilden die Wandung der Antenne. LEYDIG fand, daß das Chitin von zweierlei, feinen und etwas stärkern, zur Oberfläche senkrecht verlaufenden Kanälchen durchzogen wird. Von der Fläche gesehen stellen die Öffnungen dieser Kanälchen feine Punkte dar, die in

kleinen Vertiefungen der Oberfläche liegen. Während diese Kanälchen nur schwer zu sehen sind, tritt eine deutliche Trennung des Chitins in eine äußere dünne, sich mit Hämatoxylin-Eosin rötlich färbende (Textfig. C *acsch*) und eine viel dickere innere Schicht, die sich blaß-bläulich färbt (*icsch*), deutlich hervor.

Die Cuticula bedeckt die Antenne als ziemlich gleichmäßig dicke Wand, die nur nach dem Ende der Geißel zu ein klein wenig an Dicke verliert. Sie bildet durch einfache Falten die Gelenke

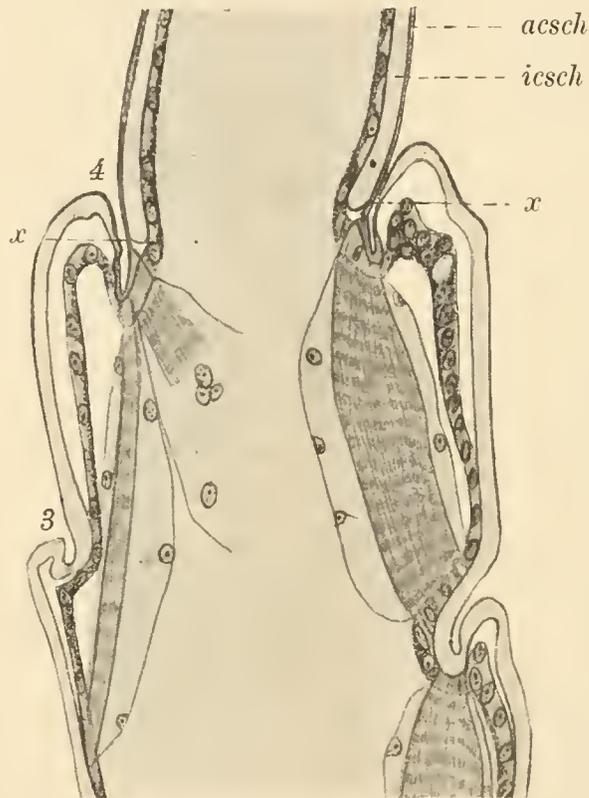


Fig. C.

Sagittalschnitt durch das Bruchgelenk (4) und das 3. Gelenk (3). Ok. 1, Obj. 5.

zwischen den einzelnen Gliedern; auch hier besitzt sie im allgemeinen dieselbe Stärke wie an den übrigen Teilen des Schaftes und der Geißel.

Eine Ausnahme von den gewöhnlichen Gelenken machen nur das 4. und 6. Gelenk, die wahrscheinlich wegen ihrer besondern Funktion etwas modifiziert sind.

Das 4. Gelenk (Textfig. C) ist nämlich dadurch ausgezeichnet, daß es nicht durch eine einfache Faltung des Chitins in seiner ganzen Dicke gebildet wird, sondern daß die innere dicke Schicht *icsch* plötzlich absetzt und nur die äußere dünne Lamelle *acsch* sich

fortsetzt und die eigentliche Gelenkfalte bildet. Erst allmählich erreicht diese äußere Schicht durch Anlagerung der innern wieder ihre normale Stärke. Man findet zwar auf Schnitten durch das 5. und 6. Gelenk ganz ähnliche Bilder wie Textfig. C, aber nur an den Stellen, wo die Sehne der Muskeln in das Chitin der Wandung übergeht (Textfig. D), während sich im 4. Gelenk diese Unterbrechung

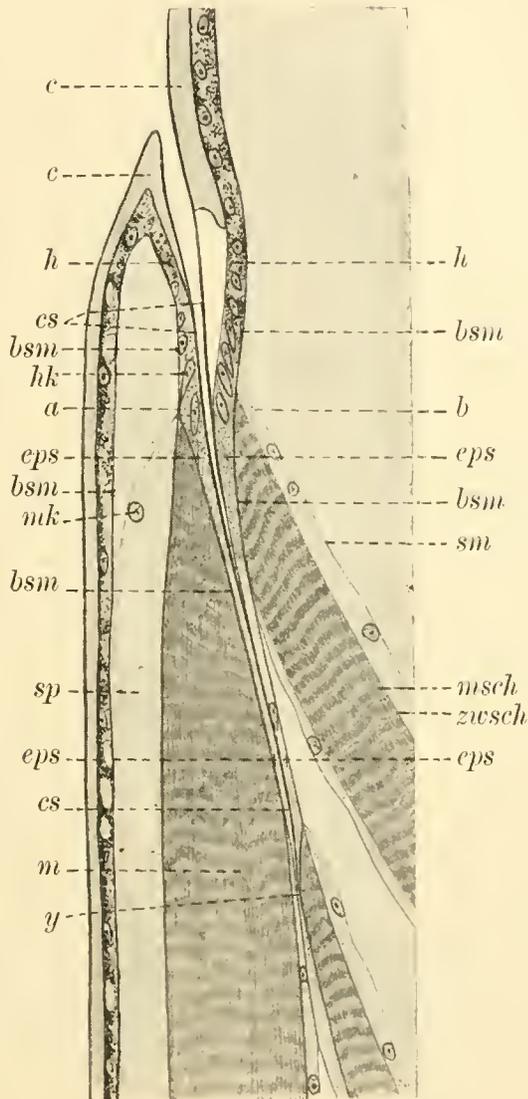


Fig. D.

Längsschnitt durch die Insertionsstelle der muscoli adductores articuli VI (in der Schnittebene *cd* des Querschnitts Fig. J). Etwas schematisiert. Ok. 1, Obj. 7.

der innern Chitinschicht um das ganze Gelenk herumzieht und gleichsam einen Ring bildet. Dadurch daß dieser plötzlich absetzt, wird ein locus minoris resistentiae (Textfig. C *x*) geschaffen, so daß ein Abreißen oder Abwerfen der Antenne an dieser Stelle sehr leicht

stattfinden kann. Wir haben hier also ein typisches Bruchgelenk vor uns, wie es ja in anderer Form außer bei den Crustaceen auch bei andern Arthropoden — so z. B. bei den Phasmiden von BORDAGE und GODELMANN und bei den Spinnen von P. FRIEDRICH — beobachtet worden ist. Ich komme auf diese Verhältnisse später bei den Regenerationsversuchen noch eingehender zu sprechen, möchte hier nur noch bemerken, daß die Muskeln, welche in diesem Gelenk inserieren, sämtlich distal oder proximal von diesem Chitinringe ansetzen.

Eine Verschlusmembran, wie WIRÉN sie im Bruchgelenk des Beines von *Carcinus maenas* beobachtet hat, oder ein Diaphragma, wie es GODELMANN bei *Bacillus rossii* genannt hat, die das Austreten von Blut beim Abreißen des Beines an dieser Stelle verhindern sollen, konnte ich an der Antenne von *Asellus* nicht beobachten, obgleich auch hier bei Autotomie oder künstlicher Abtrennung der Antenne kein Blut austritt. Es ist dies vielleicht dadurch zu erklären, daß vom proximalen Rande des Bruchgelenks sowohl auf der Ventral- als auf der Dorsalseite, schräg an die mediale Wandung des IV. Gliedes gehend, 2 sehr starke Muskeln (Textfig. B *M. ext. V. med* und *M. flex. V*) verlaufen, die sich beim Abreißen der Antenne so kontrahieren, daß die Cuticula mit der an dieser Stelle sehr starken Hypodermis in die Mitte des Lumens der Antenne gezogen wird, so einen direkten Verschuß des Gliedes bildend.

Mehr noch als das 4. Gelenk unterscheidet sich das 6. von den übrigen, insofern als auf der ventromedialen Seite die Wandung des Basalgliedes der Geißel sich kammartig in das Lumen der Antenne hinein vorbuchtet (Textfig. B, Querschnitt *L, M*) und dann allmählich proximalwärts in die Gelenkfalte übergeht. Die Folge davon ist, daß das Lumen ungefähr um die Hälfte des Antennendurchmessers verringert wird und daß die Insertionspunkte der Muskeln, die in der Gelenkfalte liegen, von der Peripherie fort ins Innere gerückt werden. Auf diese Weise wird die Beweglichkeit der Geißel und besonders ihr Ausschlagswinkel nach lateral-dorsalwärts bedeutend vergrößert, was von großem Vorteil ist, da ja die Geißel selbst keine Muskeln besitzt.

Die Cuticula des Antennenschaftes sowohl als die der Geißel ist mit zahlreichen Borsten besetzt, die mit ziemlicher Gesetzmäßigkeit über die ganze Antenne verteilt sind.

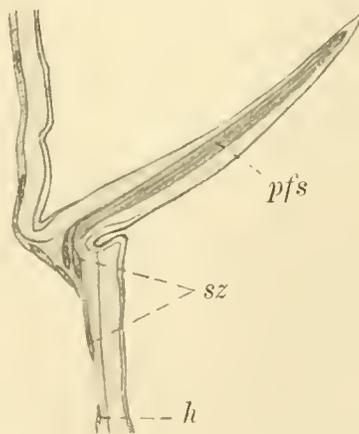
Der Gestalt nach lassen sich 3 Arten von Borsten unterscheiden: dünne, sehr spitze Borsten, dicke Stacheln und zarte Fiederborsten.

Während die dicken Stacheln (Textfig. A *dst*), von denen einer immer am distalen, ein anderer am proximalen Ende des V. Gliedes sitzt, sich nur auf die Lateralseiten der ersten 5 Glieder beschränken, sind die dünnen, spitzen Borsten über die ganze Antenne verteilt. Besonders lang werden sie auf dem äußern Rande der Gelenkfalten, die sie in Form eines Kranzes umgeben. Verhältnismäßig kurz sind sie dagegen an der Geißel, wo sie auch auf dem Außenrande der Gelenkfalte, aber nicht um diese herum stehen. Vielmehr sieht man, wie stets mehrere Borsten, wie die Borsten eines breiten, flachen Pinsels, in einer Querreihe nebeneinander stehen. Diese Querreihen sind dann unter sich wieder zu Längsreihen angeordnet, und diese verteilen sich auf die 4 Seiten der Geißel. In jedem Gelenk steht nur eine Querreihe von Borsten und zwar so, daß die 5. über der 1., die 6. über der 2., die 7. über der 3. usw. steht, also daß zwischen 2 Borstenquerreihen einer Längsreihe stets 4 Segmente ohne Borsten liegen, wie das auch in Textfig. A zum Ausdruck kommt.

Das Geißelendglied ist mit einem Büschel von feinen Borsten, deren Zahl schwankt, besetzt; gewöhnlich sind es 3 bis 5.

Zwischen den erwähnten sehr langen Borsten sitzen — hauptsächlich am distalen Ende des VI. Gliedes, aber auch vereinzelt am V. Gliede — sehr zarte, an der Spitze zweizeilig gefiederte Borsten (Textfig. A *fb*), die von LEYDIG als Tastborsten gedeutet worden sind, eine Ansicht, der sich auch RABL-RÜCKHARD anschließt. SARS hingegen spricht diese Fiederborsten als Hörborsten (*soies audi-*

Fig. E.
Sagittalschnitt durch einen dicken
Stachel (siehe *dst* Fig. A).
Ok. 1, Obj. 7.



tives) an, und diese Meinung wird auch vertreten von Forschern wie HENSEN und O. VOM RATH.

Diese Sinnesborsten oder -Haare unterscheiden sich von den gewöhnlichen, keiner Sinnesfunktion dienenden Borsten nur dadurch, daß — nach LEYDIG — „Nerven die Richtung gegen diese Haut-

anhänge nehmen, um an ihnen gangliös zu enden. Die Hautborste erscheint als Ausrüstung einer Endganglienzelle des Nerven.“

Welche von den oben beschriebenen Borsten und Stacheln als Tastorgane anzusprechen sind und welche nur zum Schutze der Antenne dienen, darüber habe ich bezüglich *Asellus* in der Literatur nichts gefunden. Nur soviel steht fest, daß sich in alle diese Gebilde hinein ein protoplasmatischer Fortsatz der Hypodermis erstreckt (Textfig. E *pfs*).

2. Hypodermis.

Die Verbindung der Hypodermis mit der darüber liegenden Chitinlamelle scheint keine sehr feste zu sein, da sie sich beide beim Konservieren sehr leicht voneinander trennen, ein Umstand, der fast regelmäßig in der Gegend der Gelenkfalten eintritt.

Die Hypodermis (Textfig. F) wird gebildet von einer einschichtigen Zellenlage, die bei jungen Exemplaren dicker ist als bei alten. Zellgrenzen sind fast nie zu unterscheiden, was noch dadurch bedeutend erschwert wird, daß in die Hypodermis sehr zahlreiche Pigmentkörnchen *pk* eingelagert sind, durch die sie oft völlig schwarz gefärbt wird. Betrachtet man die Antenne von außen (Textfig. A), so erscheint dieses Pigment als feines, teils eng-, teils weitmaschiges Netz, das bisweilen, besonders am V. und VI. Gliede, große ovale Flächen freiläßt.

Im Innern der Hypodermis finden sich zahlreiche kleinere oder größere Lacunen (Textfig. F, G, H, J1), die aber nicht mit der Leibeshöhle in Verbindung zu stehen scheinen, wie CLAUS dies bei den Lacunen von *Branchipus* beschreibt, denn ich habe nie Blutzellen in ihnen gefunden, sondern nur Kerne der Hypodermiszellen.

Nach innen zu ist die Hypodermis begrenzt von einer sehr dünnen Lamelle, der Basalmembran (Textfig. D, F u. G *bsm*), die sehr reich an Pigment und nicht chitinisiert ist, wie CLAUS das für *Branchipus* angibt.

Da, wo Borsten auf der Cuticula sitzen, geben die Hypodermiszellen, die durch einen Kanal mit den Borsten in Verbindung stehen, wie schon oben gesagt, feine protoplasmatische Fortsätze an diese ab (Textfig. E *pfs*).

Von besonderer Beschaffenheit ist die Hypodermis noch an denjenigen Stellen, wo Muskeln mit ihr in Verbindung treten; da ich aber später in einem besondern Abschnitte über die Muskulatur und ihre Insertionsweise auf diese Verhältnisse noch eingehender zu

sprechen kommen werde, wende ich mich jetzt erst zur Betrachtung des Nerven.

3. Nerv.

Der Nerv hat nach Untersuchungen von ROSENSTADT seinen Ursprung im Hinterhirn, das bei *Asellus*, zusammen mit der Schlundcommissur, vor- und ventralwärts vom Vorderhirn liegt. Er durchzieht die 4 ersten Glieder als dicker Strang (Textfig. B *n*), teilt sich dann aber etwas distal vom Bruchgelenk in 2 Äste (n_1 u. n_2), die im VI. Gliede sehr dick werden. Sie verlaufen bis hierher ungefähr in der Mitte des Lumens der Antenne, geben aber hier und da Äste an die Hypodermis ab (Textfig. F). Im VI. Gliede tritt sogar fast regelmäßig, wie ich das in Textfig. B dargestellt habe und wie es besonders gut auf Querschnitten zu sehen ist, eine Vereinigung des einen der beiden Äste mit der Hypodermis ein; dergleichen kann man in diesem Gliede häufig für kurze Strecken eine Vereinigung beider Äste untereinander beobachten. Das 6. Gelenk aber passieren sie getrennt, um dann allmählich in die Hypodermis der dorsalen und ventralen Wandung der Geißel überzugehen, wobei sie sich immer mehr abplatten, bis sie überhaupt nicht mehr aus ihr hervortreten. Gleichzeitig mit der Abplattung tritt auch eine mäßige Ausdehnung in die Breite ein.

Aus dem soeben beschriebenen Verhalten geht schon hervor, daß der Nerv in innigster Beziehung zu der Hypodermis steht; ja, es ist sogar bei gewöhnlicher Färbung mit Hämatoxylin-Eosin kaum möglich, beide Elemente voneinander zu unterscheiden. Dasselbe gilt von dem weiteren Verhalten derjenigen Äste und Fasern, die von den Hauptstämmen im V. und VI. Gliede an die Hypodermis abgegeben werden.

Die Untersuchung dieser Verhältnisse wird sehr erschwert durch die starke Pigmentierung der Hypodermis, so daß es sehr eingehender Studien bedürfte, um hier Klarheit zu schaffen. Dasselbe gilt auch von dem Verhalten der Nervenfasern in den Sinnesborsten.

Ich will mich darauf beschränken, hier nur die Ansicht von O. VOM RATH wiederzugeben; er sagt, daß der an die Tastborste herantretende Nerv sich auffasert und daß jede Faser an eine Sinneszelle der an der Basis des Sinneshaares liegenden Sinneszellengruppe herantritt. Jenseits derselben vereinigen sich dann die protoplasmatischen Fortsätze der einzelnen Sinneszellen wieder und treten als Terminalstrang, der seine streifige Natur oft bis an die

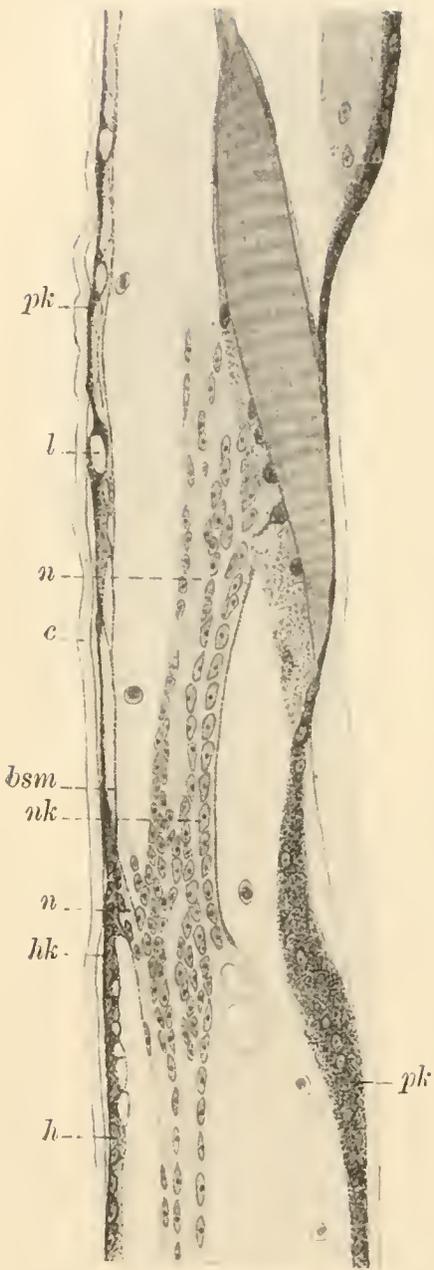


Fig. F.

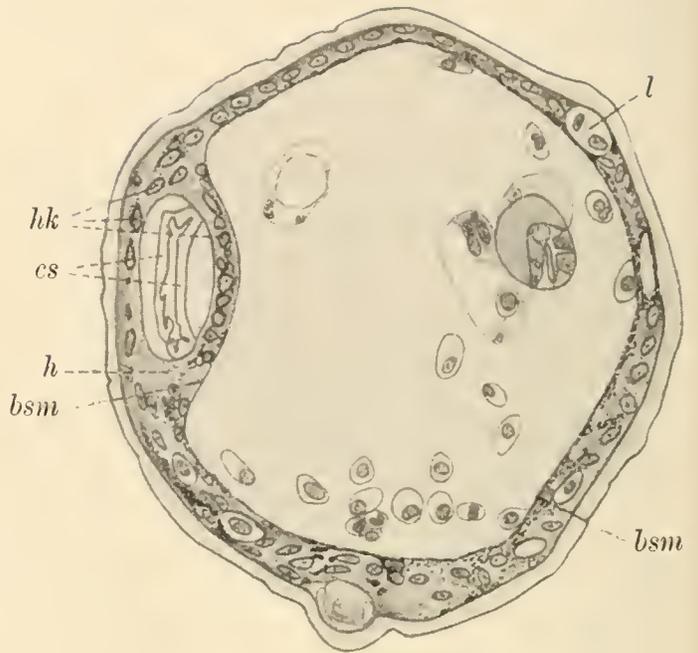


Fig. G.

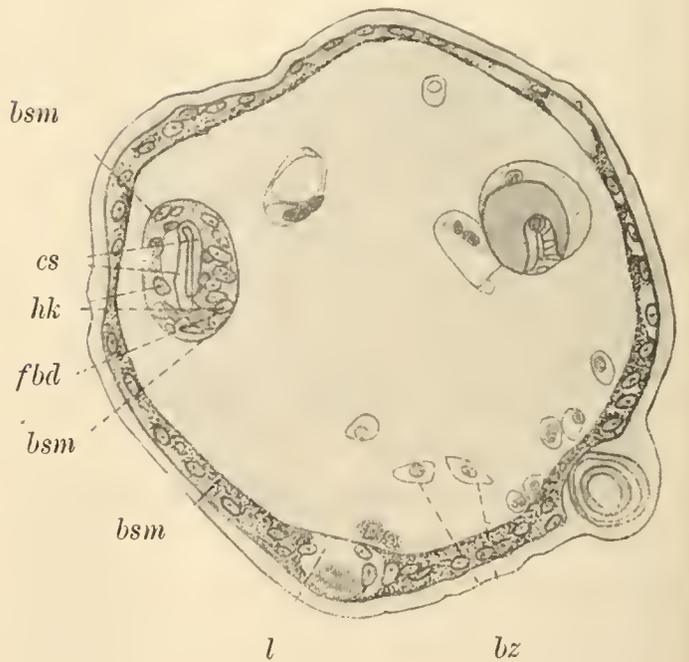


Fig. H.

Fig. F. Horizontalschnitt durch einen Teil der distalen Hälfte des VI. Gliedes. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. G—K. Querschnitte durch das V. Glied der 2. Antenne etwas proximal von der Insertionsstelle der Muskeln dieses Gliedes. (Schnittebene *cd* Fig. J entspricht der Schnittebene *ab* Fig. D.) Querschnitt Fig. G u. H liegen distal, Querschnitt Fig. K proximal von Querschnitt Fig. J. Ok. 1, Obj. 7.

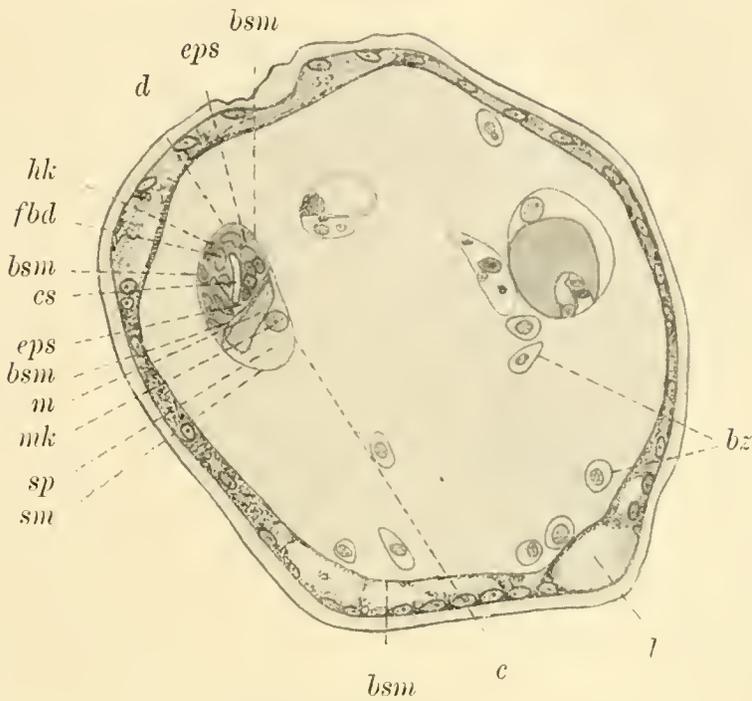


Fig. J.

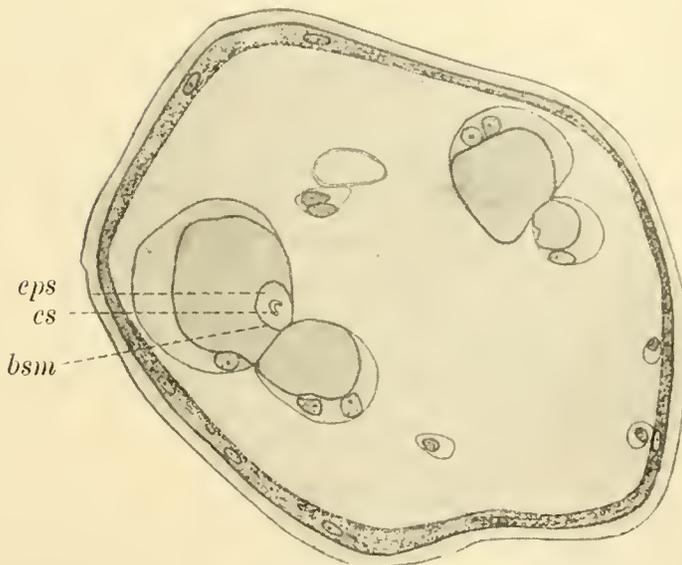


Fig. K.

Spitze des Haares erkennen läßt, in die Borste ein, ein Verhalten, wie es auch auf Textfig. E zu erkennen ist.

Im übrigen verweise ich nur auf die sehr ausführlichen Arbeiten von LEYDIG, CLAUS, WEISMANN, HENSEN, O. VOM RATH und andern, da eine so eingehende Untersuchung, wie sie zur Entscheidung der erwähnten Fragen bei der Antenne von *Asellus* erforderlich wäre, über den Rahmen dieser Arbeit hinausgehen würde. Nur das sei er-

wähnt, daß ich am Grunde irgend einer Borste nie ein Gebilde gefunden habe, das ohne weiteres als Sinneszellengruppe oder Ganglion anzusprechen gewesen wäre. Höchstens könnte man vielleicht die ganze distale Hälfte der beiden Nervenäste des VI. Gliedes mit ihren Anschwellungen und den sehr zahlreichen Kernen (Textfig. F) als Ganglion ansehen. Am Grunde der Borsten aber findet man im günstigsten Falle nur ganz wenige Sinneszellen, die in der Hypodermis zwischen den Hypodermiskernen liegen (Textfig. E *sz*).

Was nun den Bau des Hauptnerven und seiner beiden Äste betrifft, so sind sie umgeben von einer Nervenscheide, in der flache Kerne liegen. Die Grundsubstanz des Nerven besteht aus feinen Fibrillen, die auf Schnitten im allgemeinen als homogene, sich blaßrötlich färbende Substanz erscheint, in die die Nervenkerne eingelagert sind. Diese liegen teilweise so dicht aneinander, daß sie nicht mehr spindelförmig, sondern an ihren Berührungsflächen abgeplattet erscheinen (Textfig. F *nk*). Sonst besitzen diese Kerne, wie gesagt, eine mehr oder weniger spindelförmige, ziemlich dicke Gestalt, doch kommt es auch vor, daß sie sehr dünn sind, wie z. B. in den Fasern, die in der Hypodermis der Geißel liegen. Ihr Inhalt ist fein granuliert und besitzt einen sich mit Hämatoxylin tiefblau färbenden Nucleolus.

Die Zahl der Kerne wechselt sehr; während sie nämlich bis zur Gabelungsstelle teilweise nur sehr gering ist, nimmt sie im V. Gliede zu, um, wie bereits erwähnt, im VI. Gliede — und zwar in seiner distalen Hälfte — am größten zu werden, so daß die Annahme nahe liegt, daß wir hier eine Art Ganglion vor uns haben. Nach der Geißel zu und in dieser nimmt die Zahl der Kerne dann wieder bedeutend ab.

4. Bindegewebe.

Das Bindegewebe stellt ein sehr weitmaschiges Netz dar, dessen Stränge fein granuliert sind und große Kerne enthalten, die protoplasmatische Fortsätze und einen Kernkörper aufweisen. Die Fortsätze gehen zum Teil in die Stränge des Bindegewebes über. Auf Querschnitten sieht man, wie diese Stränge der ganzen Antenne einen inneren Halt geben, indem sie die Basalmembran der Hypodermis, das Sarcolemm der Muskeln und die Nervenscheide miteinander verbinden. Außerdem umgeben diese Bindegewebszüge noch eine Art Blutgefäß, das in seiner Wandung nicht die großen Kerne des Bindegewebes aufweist, sondern solche von dünner, spindelförmiger

Gestalt, ähnlich denen der Nervenscheide. Dieses Gefäß oder dieser Blutsinus durchzieht die ganze Antenne bis in die Spitze der Geißel hinein, wo er sich allmählich verliert. Eine Verengung des Durchmessers dieses Blutgefäßes tritt nur in den Gelenken ein. Es scheint, als ob hier und da in seiner Wandung Lücken aufträten, so daß auf diese Weise eine Kommunikation mit der Leibeshöhle hergestellt wäre. Mit Sicherheit kann ich dies jedoch nicht entscheiden, da es auch möglich ist, daß die erwähnten Lücken künstlich — durch Zerreißen der Wandung beim Schneiden — entstanden sind.

Im Innern des Gefäßes findet man auf Schnitten vereinzelt Blutzellen. Man sollte nun denken, daß, wenn dieses Gefäß wirklich ein Blutgefäß wäre, große Mengen von Blutzellen in ihm anzutreffen sein müßten. Dies ist aber nicht der Fall, denn auch in der übrigen Antenne, in der beim lebenden Tiere eine lebhafte Blut-circulation stattfindet, sind nur wenig Blutzellen anzutreffen.

Diese Blutzellen sind ziemlich große Zellen von mannigfaltiger Gestalt. Sie besitzen einen sehr chromatinreichen Kern, der oft in direkter Teilung begriffen zu sein scheint. Ein Nucleolus ist im allgemeinen nicht wahrzunehmen (Textfig. G, H, I, K *bz*). Umgeben ist der Kern von einem sehr feinkörnigen Protoplasma, das imstande ist protoplasmatische Fortsätze auszusenden. Suspendiert sind die Blutzellen in einer Blutflüssigkeit, die die ganze Antenne erfüllt.

5. Muskulatur.

Die 2. Antenne von *Asellus* besitzt ein System von zahlreichen, gut ausgebildeten Muskeln, die allerdings nur auf den Schaft beschränkt sind, während die Geißel, wie bereits früher erwähnt, keine Muskeln besitzt.

Ihrer Insertionsweise nach lassen sich 2 Arten von Muskeln unterscheiden: solche mit einer chitinösen Sehne und solche, die eine derartige Sehne nicht besitzen. Letztere finden sich ausschließlich in den vier kurzen Basalgliedern und sind deshalb auch zum großen Teil von gedrungener Gestalt, während die andere Art langgestreckt ist und nur im V. und VI. Gliede vorkommt.

Wenden wir uns jetzt zur Besprechung der einzelnen Muskeln, wie ich sie in Textfig. B (S. 222) abgebildet habe; die Zeichnung stellt ein Konstruktionsbild der rechten 2. Antenne von der Dorsalseite gesehen dar, ein Bild, das durch Kombination von Totalpräparaten,

Längs- und Querschnittserien gewonnen wurde. Letztere wurden auch besonders zur Kontrolle herangezogen, indem wieder und wieder die Querschnitte verschiedener Serien mit den Totalpräparaten verglichen wurden. Die Abtönung der Muskeln ist derart gewählt, daß ganz weiß der dorsalen und dunkelgrau der ventralen Seite entspricht. Im übrigen halte ich mich möglichst an die Bezeichnungen, wie sie für die Wirbeltiermuskulatur üblich sind, d. h. ich nehme als Ursprung des Muskels immer den fixierten, in der Antenne stets proximal gelegenen Punkt, als Ansatz den beweglichen, distal gelegenen Punkt an, der hier naturgemäß am untern Rande der Gelenkfalte, auf der Abbildung Textfig B also am proximalen der beiden die Gelenkfalte darstellenden Ringe liegt.

Zum bessern Verständnis der Lagebeziehung zwischen Muskeln und Nerven habe ich noch einige Querschnitte beigelegt.

Wie schon eingangs dieser Arbeit erwähnt, ist die Gelenkfalte zwischen dem I. und II. Gliede oft nur an der Lateralseite vorhanden, während sie an der Medialseite entweder gar nicht ausgebildet oder durch Abduction der Antenne verstrichen ist und dann nur durch eine Einbuchtung der Antennenwandung angedeutet ist.

Ich habe dies auch in Textfig. B* zum Ausdruck gebracht, um damit zu zeigen, daß die Gliederung der Basalglieder der 2. Antenne uns sehr oft in der eben beschriebenen Form entgegentritt und daß die Einbuchtung unter allen Umständen als Grenze zweier Glieder aufzufassen ist, selbst wenn wir annehmen, daß sie bei Adduction der Antenne als Einbuchtung bestehen bliebe und sich nicht zum Gelenk einfaltete, denn diese Einbuchtung dient als Insertionsstelle zweier Muskeln.

Der bessern Übersicht halber habe ich mich bemüht, die Muskeln nach den einzelnen Gliedern, denen sie hauptsächlich angehören, zu behandeln und nach ihrer Hauptwirkung zu benennen.

Glied I.

Adductor articuli II entspringt mit breiter Ansatzfläche an der hintern Hälfte der ventro-lateralen Wandung des I. Gliedes und zieht schräg nach oben dorsalwärts an die Mitte des medialen Teiles der 1. Gelenkfalte. Bei seiner Kontraktion wird Glied II medialwärts bewegt.

Glied II.

Adductor articuli IIIa ist ein breiter, flächenförmiger Muskel, der im hintern Teil des ventro-lateralen Abschnittes der Wandung

von Glied II entspringt und schräg nach oben dorsalwärts nach der Mitte der medialen Seite der 2. Gelenkfalte verläuft. Er bewegt Glied III medialwärts.

Unterstützt wird er hierin von dem *Adductor articuli III b*, der etwas kleiner ist als der vorige Muskel und mit ihm zusammen inseriert, aber seinen Ursprung etwas mehr medial von ihm hat.

Abductor articuli III sup. entspringt an der Stelle, wo die laterale Wandung von Glied I in die Wandung des Kopfes umbiegt, zieht schräg an der 1. Gelenkfalte vorüber und inseriert gemeinsam mit dem *Abd. art. III. inf.* Er bewegt Glied III lateralwärts mit einem Ausschlag nach der Dorsalseite und ist so in letzter Hinsicht Antagonist des untern Abductormuskels.

Abductor articuli III inf. Dieser hat seinen Ursprung da, wo die ventrale Wandung von Glied I in die Kopfwandung umbiegt, und zwar etwas lateralwärts. Er verläuft schräg nach oben dorsalwärts und inseriert in der Mitte der Lateralseite der 2. Gelenkfalte. Er bewegt ebenfalls Glied III lateralwärts, aber mit einem Ausschlag nach der Ventralseite.

Glied III.

Adductor articuli IV. sup. ist ein langer, relativ dünner Muskel, der in der Mitte der medialen Einbuchtung der Antennenwand resp. der 1. Gelenkfalte entspringt und am 2. Gelenk vorbei an die Mitte der medialen Seite der 3. Gelenkfalte zieht. Er bewegt Glied IV medialwärts.

Adductor articuli IV inf. entspringt im hintern Abschnitt der ventro-medialen Wandung von Glied III und verläuft schräg nach oben dorsalwärts an die Mitte des medialen Teiles der 3. Gelenkfalte. Er bewegt Glied IV medialwärts mit einem Ausschlag nach der Ventralseite.

Abductor articuli IV sup. ist ein kleiner, dünner Muskel, der etwas distal von der 2. Gelenkfalte im hintern Abschnitt der dorso-lateralen Wandung von Glied III entspringt und an die Mitte des lateralen Teiles der 3. Gelenkfalte zieht. Er bewegt Glied IV lateralwärts mit einem Ausschlag nach der Dorsalseite.

Abductor articuli IV inf. hat seinen Ursprung ungefähr in der Mitte des ventralen Randes der 2. Gelenkfalte und setzt, dorsalwärts schräg nach oben laufend, im mittlern Teil der Lateralseite des 3. Gelenks an. Er bewegt Glied IV lateralwärts mit einem Ausschlag nach der Ventralseite und ist in letzter Hinsicht Antagonist vom *Abd. art. IV sup.*

Die beiden eben beschriebenen Muskeln zusammen sind wiederum Antagonisten von den beiden *Adductores art. IV sup.* und *inf.*

Extensor articuli IV ist einer der stärksten Muskeln der Basalglieder und von breiter, fächerförmiger Gestalt. Er entspringt im hintern Abschnitt der dorso-medialen Wandung von Glied III etwas distal von der 2. Gelenkfalte und zieht, indem er den *Adductor art. IV. sup.* kreuzt, hinüber zur lateralen Seite der 3. Gelenkfalte, wo er etwas nach der Dorsalseite hin mit ziemlich breiter Ansatzfläche inseriert. Er bewegt Glied IV dorsalwärts mit einem Ausschlag nach der Lateralseite.

Glied IV.

Extensor articuli V dorsalis, ein dünner Muskel, entspringt ungefähr am distalen Rande der Mitte der dorsalen Wandung von Glied III und zieht, auf der Dorsalseite bleibend, nach der Mitte der 4. Gelenkfalte. Er bewegt Glied V dorsalwärts.

Extensor articuli V med. ist dagegen ein sehr kräftiger, fächerförmiger Muskel, der aber im Gegensatz zum *Add. art. II*, *Add. art. III* und *Extens. art. IV*, bei denen der Ursprung breiter war als der Ansatz, sich nach seiner Insertionsstelle zu verbreitert. Er entspringt im hintern Abschnitt des dorso-medialen Teiles der Wandung von Glied IV, fast noch in der 3. Gelenkfalte, und verläuft, indem er etwas ventralwärts nach unten zieht, an die 4. Gelenkfalte, wo er die ganze Dorsalseite bis zur Ansatzstelle des *M. extens. art. V dors.* einnimmt. Er bewegt Glied V dorsalwärts.

Flexor articuli V, der, wie der *M. extens. art. V med.* ausschließlich auf der Dorsalseite, so nur auf der Ventralseite verläuft, entspringt neben diesem nur etwas mehr ventralwärts und inseriert ihm gegenüber am ventralen Rande der 4. Gelenkfalte. Er bewegt Glied V ventralwärts, ist also in dieser Hinsicht Antagonist vom *M. extens. art. V dors. u. med.*

Ich wende mich jetzt zur Besprechung der Muskeln des V. und VI. Gliedes, die sämtlich mittels einer chitinösen Sehne an der Cuticula inserieren.

Auf den feinern Zusammenhang von Muskel und Chitin werde ich später in einem besondern Abschnitt zu sprechen kommen und fahre einstweilen fort, den Verlauf der einzelnen Muskeln zu beschreiben.

Da wir stets Gruppen von Muskeln haben, die an eine gemeinsame Sehne gehen, so habe ich stets die ganze Gruppe nach ihrer Hauptwirkung und die einzelnen Muskeln einer jeden Gruppe mit a, b, c, d bezeichnet.

Glied V.

Adductores articuli VI (a + b + c + d).

Muskel a ist ein langer, schlanker Muskel, der im hintern Abschnitt des V. Gliedes ungefähr im mittlern Teil der dorsalen Wandung entspringt.

Muskel b ist ebenso lang wie der vorige Muskel, aber bedeutend stärker als dieser und entspringt in gleicher Höhe mit ihm, nur mehr nach der Mitte des medialen Teiles des V. Gliedes zu.

Muskel c ist ein schlanker Muskel, der ungefähr halb so lang ist wie die beiden eben genannten. Er hat seinen Ursprung im mittlern Abschnitt des V. Gliedes und zwar im mittlern Teil der dorsalen Wandung.

Muskel d ist wie der Muskel c ein dünner Muskel, aber nicht ganz so lang wie dieser und entspringt etwas distal und lateral von ihm.

Diese 4 Muskeln ziehen, indem sie sich nach ihrer Ansatzstelle zu verjüngen und zugleich in ihrem Verlauf konvergieren, an eine gemeinsame Sehne, die, wie das aus dem Querschnitte (Textfig. B) ersichtlich ist, in der Mitte des medialen Teiles der 5. Gelenkfalte inseriert.

Bei ihrer Kontraktion werden diese 4 Muskeln der Hauptsache nach eine Adduction des VI. Gliedes herbeiführen, allerdings mit einem Ausschlag nach der Dorsalseite.

Abductores articuli VI (a + b).

Muskel a entspringt im ventro-lateralen Teile der 4. Gelenkfalte ungefähr da, wo die laterale Partie des M. flexor art. V inseriert.

Muskel b hingegen hat seinen Ursprung etwas medial und distal

von dem vorigen im hintern Abschnitte des V. Gliedes und zwar auf der Ventralseite desselben.

Beide Muskeln, die an ihrer Ursprungsstelle ziemlich breit sind, durchziehen das ganze V. Glied, indem sie, nach ihrer Ansatzstelle zu konvergierend, sich verjüngen und schließlich an einer gemeinsamen Sehne in der Mitte des lateralen Teiles der 5. Gelenkfalte inserieren.

Diese beiden Abductoren sind die Antagonisten der Gruppe der Adductoren und bewirken bei ihrer Kontraktion eine Lateralbewegung des VI. Gliedes mit einem Ausschlag nach der Ventralseite.

Während wir hier im V. Gliede nur 2 Muskelgruppen vor uns haben, haben wir im VI. Gliede deren 3: eine Gruppe von Adductoren der Geißel, die in 4 Adductores flagelli sup. und einen Adductor flagelli inf. zerfällt, und 2 Paare von Abductoren, deren Insertionspunkte ich auf Textfig. B etwas verlegt habe, um die Übersichtlichkeit des Bildes nicht zu beeinträchtigen. Der Querschnitt *LM* dagegen gibt die Lageverhältnisse der 3 Insertionspunkte richtig wieder.

Glied VI.

Adductores flagelli superiores (a + b + c + d).

Muskel a entspringt ungefähr in halber Länge des VI. Gliedes etwas medialwärts von der Mitte der dorsalen Wandung.

Muskel b hat seinen Ursprung etwas mehr medialwärts, aber in derselben Höhe wie der vorige Muskel.

Muskel c entspringt über und etwas distal von b, und

Muskel d hat seinen Ursprung dorso-lateral von c.

Adductor flagelli inferior. entspringt ungefähr in der Mitte der ventralen Wandung von Glied VI, etwas distal vom M. add. flag. sup. a.

Die 4 gesonderten Muskelbündel des M. add. flag. sup. sowie der M. add. flag. inf. sind dünne, schlanke Muskeln, die, nach ihrer Insertionsstelle zu konvergierend, sehr fein auslaufen und an eine gemeinsame lange Sehne gehen, die im dorso-medialen Teile der 6. Gelenkfalte ansetzt.

Die Adductores flag. sup. werden die Geißel nach medialwärts mit einem Ausschlag nach der Dorsalseite bewegen, der Add. flag. inf. dagegen wird einen Ausschlag nach der Ventralseite hin bewirken. Die

Abductores flag. sup. a u. b sind 2 ziemlich dünne Muskeln, deren Länge ungefähr $\frac{1}{4}$ der Länge des IV. Gliedes beträgt. Sie entspringen dicht nebeneinander in der Mitte der dorsalen Wandung von Glied IV und ziehen, indem sie konvergieren und sich verjüngen nach der Mitte des dorsalen Teiles der 6. Gelenkfalte, wo sie mit gemeinsamer Sehne inserieren. Sie bewegen die Geißel lateralwärts mit einem Ausschlag nach der Dorsalseite. Die beiden

Abductores flag. inf. a u. b, die etwas kräftiger entwickelt sind als die beiden vorher genannten Muskeln, sind von ungleicher Länge, und zwar ist der

Muskel a der kürzere: Er entspringt im ventro-lateralen Teile der Wandung von Glied VI ungefähr in gleicher Höhe mit den beiden *Abd. flag. sup.*

Muskel b ist länger als der vorher beschriebene und hat seinen Ursprung annähernd in der Mitte der ventralen Wandung von Glied VI, etwas distal von der Ursprungsstelle des *M. add. flag. inf.* Seine Länge beträgt also ungefähr $\frac{1}{3}$ der Länge des VI. Gliedes.

Diese beiden Muskeln bewegen die Geißel lateralwärts mit einem Ausschlag nach der Ventralseite. In letzter Hinsicht sind sie also Antagonisten von den *M. abductores flag. sup.*, mit diesen zusammen aber Antagonisten von den *M. adductores flag. sup. u. inf.*

Wenn sich diese 3 Muskelgruppen des 6. Gliedes nacheinander kontrahieren und gleich darauf wieder ausdehnen, so wird eine Rotation der Geißel zustande kommen.

Ich habe mich im vorhergehenden darauf beschränkt, die Hauptbewegungen der einzelnen Muskeln sowie der Muskelgruppen anzugeben, verzichte aber darauf einzugehen, welche Bewegungsmöglichkeiten sich außerdem noch durch Kombination verschiedener Muskelkontraktionen erdenken ließen.

Erwähnen will ich noch, daß es häufig vorkommt, daß jeder einzelne Muskel wieder aus mehreren Muskeln gebildet wird und daß ich nur diejenigen Muskeln beschrieben habe, die ich beim Vergleich der verschiedenen Schnittserien und Totalpräparate stets wiedergefunden habe.

Der bessern Übersicht halber lasse ich die einzelnen Muskeln noch einmal zu einer Tabelle zusammengestellt folgen.

Glieder I.

Adductor articuli II.

Glieder II.

Adductor articuli III (a + b).

Abductor „ „ superior.

„ „ „ inferior.

Glieder III.

Adductor articuli IV superior.

„ „ „ inferior.

Abductor „ „ superior.

„ „ „ inferior.

Extensor „ „

Glieder IV.

Extensor articuli V dorsalis.

„ „ „ medialis.

Flexor „ „

Glieder V.

Adductores articuli VI (a + b + c + d).

Abductores „ „ (a + b).

Glieder VI.

Adductores flagelli superiores a + b + c + d.

Adductor flagelli inferior.

Abductores flagelli superiores a + b.

„ „ inferiores a + b.

Insertionsweise der Muskeln.

Beim Studium der Schnittserien fand ich nun eine ganze Reihe von Schnitten, die zur Untersuchung des feinern Zusammenhanges von Muskel und Cuticula besonders geeignet waren. Bevor ich jedoch zur Beschreibung meiner eigenen Befunde komme, möchte ich erst — soweit dies möglich ist — die darauf bezügliche Literatur einer kurzen Besprechung unterziehen, da dies zum Verständnis der nachfolgenden Ausführungen wesentlich beitragen dürfte.

Die Insertionsweise der Arthropodenmuskulatur ist bereits wiederholt untersucht worden, doch ist es bis auf den heutigen Tag noch nicht gelungen, die Verbindungsweise der Muskeln mit der Cuticula mit Sicherheit festzustellen. Die Ansichten der verschie-

denen Forscher gehen selbst für ein und dieselbe Tierart beträchtlich auseinander.

Es würde zu weit führen, wollte ich hier die sämtlichen in Frage kommenden Untersuchungen berücksichtigen, um so mehr als E. VERNON eine kurze zusammenfassende Darstellung der ältern Literatur bereits gegeben hat; es ist auch unmöglich, aus diesen Arbeiten etwas bestimmtes zu entnehmen, da die Ergebnisse, zu denen die einzelnen Autoren gekommen sind, zu sehr voneinander abweichen. Heute, wo ein Teil dieser Arbeiten mit Hilfe der verfeinerten Technik widerlegt ist, ist das anders geworden, wenn freilich auch noch immer gewisse Meinungsverschiedenheiten bestehen. Zum bessern Verständnis wird es nötig sein, die hauptsächlich in Frage kommenden Angaben zu besprechen. Nach Lage der Dinge und um sich ein Urteil bilden zu können, dürfte es wünschenswert erscheinen, die in Frage kommenden Anschauungen zum Teil mit den eigenen Worten der betreffenden Autoren wiederzugeben.

a) Beobachtungen anderer Autoren.

Zurückgehen möchte ich nur bis auf ALEX. NIC. VITZOU. Dieser Forscher untersuchte im Jahre 1882 die Insertionsweise der Muskeln an *Platycarcinus pagurus* und stellte fest, daß die Muskelbündel nicht direkt am Chitin, sondern an der untern Partie der Hypodermiszellen, d. h. an ihrer Basalmembran ansetzen.

Auch LIST läßt bei *Palaemon* die Muskelzellen sich an die Hypodermiszellen setzen. (Auf fig. 8, tab. 4 seiner Arbeit sieht man aber in der Verlängerung der Muskelfasern auch in und zwischen den Hypodermiszellen Faserbündel.)

Dagegen war JANET ein Jahr vorher bei *Myrmica rubra* zu dem Ergebnis gelangt, daß die Muskeln direkt an das Chitin gehen. Er sagt: „Du côté de l'insertion étalée, chaque fibre s'insère, à plein diamètre, sur le squelette chitineux.“ Sind Chitinsehnen vorhanden, so teilt sich jede dieser Sehnen in soviel feine Fasern, als der Muskel Fibrillen hat. Jede Faser der Sehne endigt dann mit einer kelchartigen Erweiterung, deren innere Fläche der Muskelfibrille als Ansatz dient.

Einen noch innigern Zusammenhang zwischen Muskel und Cuticula findet HECHT 1899 bei *Microdon mutabilis*. Bei diesem Objekt konnte er beobachten, wie die Muskelfasern sich ohne Unterbrechung bis in die Chitinsubstanz hinein fortsetzen.

Dasselbe findet auch HOLMGREN auf Schnitten durch die Scheide von *Sarcophaga*. Auch hier lassen sich die Muskelfibrillen bis ins Chitin hinein verfolgen, ja ihre distalen Enden sind sogar chitiniert, so daß der Verfasser zu dem Schluß kommt, daß hier Chitin durch Muskelzellen gebildet sein müsse.

Während also die beiden zuletzt genannten Forscher die Muskeln

bis in das Chitin hinein verfolgen konnten, kommt SNETHLAGE bei ihren Untersuchungen über den Muskelansatz bei den Insecten, Spinnen und Crustaceen zu dem Ergebnis, daß die Muskeln wohl auch unmittelbar am Chitin des Außenskelets befestigt sind, vom Eindringen in dieses hinein aber findet sie nichts. „Seitlich,“ sagt sie, „geht die ihn (den Muskel) umgebende, mehr oder weniger deutliche Plasmahülle ohne jede Grenze in das Plasma der Hypodermis über. Die Basalmembran der letztern biegt um und bildet das Sarcolemm des Muskels. Die unmittelbar unterhalb des Chitins liegenden Muskelzellen (deren Kerne an Gestalt den Muskelkernen gleichen, sich aber wie Hypodermiskerne färben) haben sowohl Muskelfibrillen als Chitin gebildet. Man könnte sie auffassen als Epithelmuskelzellen, da sie die Funktion beider Gewebe ausführen.“

Diese letztgenannten Forscher vertreten also die Ansicht, daß der Muskel sich bis unmittelbar an das Chitin, bzw. in dieses hinein, fortsetzt. Zwischen dieser Auffassung und derjenigen, daß die Muskeln nur bis an die Hypodermis gehen, steht eine dritte, sozusagen vermittelnde Anschauung, die heute wohl von den meisten Autoren, wenn auch mit gewissen Einschränkungen, geteilt wird, nämlich die, daß zwischen Muskel und Cuticula Fasern oder Fibrillen eingeschaltet werden, von denen die einen behaupten, daß sie zur Hypodermis, die andern, daß sie zum Muskel zugehörig seien, während wieder andere diesen Punkt unentschieden lassen. Zu letztern gehört auch LEYDIG, der bei der Larve von *Hydrophilus piceus* zu dem Ergebnis kam, daß die Substanz der Scheiben (Muskelscheiben) fein zerschlissen ausgeht und die auf diese Weise entstandenen Fransen übergangen in das nach unten ebenfalls sich auffasernde Schwammwerk des Protoplasmas der Matrix- oder Hypodermiszellen des Integuments.

BERTKAU, der den Zusammenhang von Muskulatur und Cuticula am Kaumagen von *Atypus* untersuchte, fand, daß an der Stelle, wo sich die Muskelfasern anheften, von denselben nur die Kerne unverändert übrig geblieben sind, während das Zellplasma faserig geworden ist und in die Muskelfasern übergeht. Die Grenze, sagt er, zwischen dem Faseranteil der Epithelzelle und der Muskelzelle macht sich meistens noch bemerkbar.

Auch FRENZEL, der sich hauptsächlich gegen VITZOU wendet, stellt bei *Astacus* und *Scyllarus* faserige Muskelsehnen, die sich an die Cuticula ansetzen, fest. Ob diese Muskelsehnen chitinöser oder bindegewebiger Natur sind, wagt er jedoch nicht zu entscheiden, hält aber das letztere für wahrscheinlicher.

Auch CLAUS beschreibt 1886 derartige Muskelsehnen bei *Branchipus* und zwar wie folgt: „Die subcuticularen Matrikalzellen, in Größe und Form überaus wechselnd, zeigen an vielen Stellen, insbesondere da, wo sich Muskeln anheften oder Connectivfasern entwickeln, eine ausgeprägte Tendenz zur Umbildung des Protoplasmas in festere, streifige Substanz, bzw. in schräg absteigende Faserzüge, welche die Bedeutung bindegewebiger Sehnen gewinnen und als solche die Befestigung der Muskeln an der Chitindecke vermitteln.“

3 Jahre später sagt derselbe Forscher: „Sowohl am äußern Integument, als an gleichwertigen Hautbildungen dieser Darmabschnitte (Mund- und Afterdarm der Nebaliden) durchsetzen die Sehnenfasern der heran-

tretenden Muskeln die äußere Grenzmembran, um zwischen den Hypodermiszellen hindurchzustrahlen und an der viel stärkern geschichteten Cuticula, bzw. Intima ihren Ansatz zu nehmen.“

Sehr genau und ausführlich hat DUBOSCQ die Insertionsweise der Muskeln von *Lithobius piceus* beschrieben. Unter dem Chitin, sagt er, sieht man eine Reihe von epithelialen Zellen, deren Cytoplasma sehr fibrillös ist. Es sind dies, wie man sagen könnte, wirkliche Sehnenzellen (cellules tendineuses). Eine Basalmembran existiert nicht. Man sieht vielmehr häufig, daß sie umbiegt und zum Sarcolemm des Muskels wird. Indessen sieht man eine dunkle Linie (ligne sombre), die die Muskelfibrillen von der Epithelzelle trennt. Sie ist nichts anderes als eine Verdickung von Fibrillen, von denen man nicht sagen kann, ob sie zu den Epithel- oder den Muskelfibrillen gehören, indem man die einen nicht von den andern unterscheiden kann. Bisweilen verwachsen diese Verdickungen und täuschen eine Basalmembran vor. So ist also der Zusammenhang zwischen Epithel- und Muskelfibrille ein vollständiger. Die Muskelfibrillen lassen sich in die Epithelzellen hinein verfolgen, wo sie nach der basalen Verdickung einen Teil der epithelialen Fibrillen bilden.

JANET, von dessen Arbeit mir leider nur ein kleiner Auszug vorliegt, scheint seine Ansicht über die Verbindung von Muskel und Chitin etwas geändert zu haben. Während er nämlich, wie weiter oben bereits angeführt wurde, früher glaubte, daß sich die Muskeln direkt an das Chitin setzen, sagt er 1902, daß die Muskelfasern sich nicht direkt durch das Epithel hindurch an dem Chitin inserieren, sondern daß die Epidermiszellen in sich chitinige „fibrilles de résistance“ ausscheiden und zugleich jede das Ende einer Muskelfaser umfassen. Diese Resistenzfibrillen durchsetzen das Chitin bis zur äußersten Schicht, während die Muskelfaser ihr Sarcolemm beibehält und mit der Epidermiszelle durch eine ganz dünne Kittschicht verklebt.

Ein Jahr darauf veröffentlichte MAZIARSKI seine sehr eingehenden Untersuchungen über die Beziehung der Muskeln zur Cuticula bei einigen Crevettinen, Copepoden, *Phronima* und *Mysis*, der er sehr schöne und instruktive Abbildungen beifügt. Er kommt zu dem Schluß, daß sich zwischen Epithel und Muskelgewebe eine deutliche, etwas wellenförmige Grenze befindet, die teils homogen ist, aber die an den Stellen, wo sie mit den Muskelansätzen korrespondiert, sich zusammensetzt aus einer großen Menge von kleinen „corpuscules“, die sich stärker färben als die übrige Linie. Von diesen Körperchen aus gehen dünne Fibrillen, welche die Epithelzellen einzeln oder als konische Bündel durchsetzen und sich einerseits mit kleinen Verdickungen an die innere Fläche der Cuticula setzen. Andererseits setzen sie sich an die Muskelfibrillen fort — mit diesen verbunden durch die „corpuscules“.

Die genannten Fibrillen sind besondere Differenzierungen des Protoplasmas der Epithelzellen, eines „protoplasme supérieur“, das sich in diesen unter der Form von Filamenten zeigt, die Verf. „Tonomitome“ nennt und die durchaus verschieden sind von den Muskelfibrillen.

Zu ganz ähnlichen Ergebnissen kommt LABBÉ bei *Nebalia*. Auch er sagt, daß es einen Substanzzusammenhang zwischen der epithelialen

Tonofibrille und der Muskelfibrille gäbe. Die Grenze liege in der Ebene der letzten Muskelscheiben (*disques minces*), die mit der epithelialen Basalmembran, die nicht unterbrochen ist, eine fortlaufende Membran bilden. Das ganze Epithel funktioniert als Muskelsehne.

Auch STAMM faßt seine an einem sehr reichhaltigen Material — er untersuchte *Branchipus*, *Balanus*, *Asellus*, *Phronima*, *Astacus*, *Palaemon*, dann verschiedene Spinnen, wie z. B. *Argyroneta*, *Epeira*, *Clubiona*, besonders aber Hexapoden wie *Lepisma*, *Periplaneta*, *Forficula*, *Agrion* und andere — angestellten, schönen Untersuchungen dahin zusammen, daß sich zwischen Chitin und Muskelsubstanz stets eine epitheliale Sehne schiebt, die ein Stück umgebildeter Epidermis ist und sich durch feinere oder gröbere Längsfibrillen auszeichnet. Die Basalmembran ist meist deutlich und enthält wahrscheinlich auch an diesen Stellen das Sarcolemm. In der Regel ist die Sehne ebenso dick wie die gewöhnliche Epidermis ringsum, kann aber auch etwas dünner oder ungemein dick sein. Ist die Basalmembran äußerst dünn, so sieht es aus, als gingen die Fibrillen der Sehne und des Muskels ineinander über.

Als letzte Arbeit sei die von HENNEGUY erwähnt, die mir aber leider nicht zugänglich war und daher nur aus einem Auszuge der Jahresberichte bekannt ist; er sagt, die Verbindung von Muskel und Cuticula sei derart, daß die Muskelzellen dicht unter dem Epithel zu einem „*cordon continu*“ verschmelzen. An seiner Peripherie differenzieren sich die Fibrillen; zugleich entstehen in den Epithelzellen feine Tonofibrillen, die vom Chitin bis zur Basalmembran reichen und sich hier mit den Muskelfibrillen verbinden.

In neuester Zeit ist dann noch eine Veröffentlichung von STAMM erschienen, in der dieser sich, unter Wiederholung seiner früheren Resultate, gegen SNETHLAGE und HOLMGREN wendet.

SNETHLAGE hatte als Vertreterin der direkten Insertionsweise an den Befunden STAMM's Kritik geübt, indem sie glaubte, seine Bilder einer indirekten Insertion seien wahrscheinlich durch Schrägschnitte von angrenzenden Muskeln nur vorgetäuscht.

STAMM hingegen hält die von SNETHLAGE gegebenen Abbildungen für nicht beweisend, da sie starke Spuren von Schrumpfung aufweisen. Auch meint er, „daß die sonderbaren ‚Epithelmuskelzellen‘ von SNETHLAGE durch verbesserte Technik und mehr eindringende Untersuchung als indirekte Insertion hervortreten werden.“

In der Hauptsache aber tritt STAMM der schon erwähnten Arbeit von HOLMGREN entgegen und weist nach, daß die Insertionsweise, wie dieser sie in der früher zitierten Arbeit beschrieb und die er, wie aus den Abbildungen allerdings auch deutlich hervorgeht, in einer neuern Arbeit etwas anders darstellt, keine direkte, sondern nur noch eine „Variation des indirekten Modus“ sei.

Vergleicht man nun die auf den ersten Blick so verschiedenartig erscheinenden Ergebnisse dieser Arbeiten, denen ich übrigens noch manche hätte hinzufügen können, wenn nicht schon die Aufführung der wichtigsten unter ihnen zu viel Raum fortgenommen hätte, genauer, so sieht man doch bald, daß sich im wesentlichen nur 3 Anschauungen gegenüber-

stehen, was auch schon bei der Zusammenstellung der Literatur berücksichtigt wurde.

Auf der einen Seite stehen VITZOU und LIST, nach denen die Muskeln an der Hypodermis und nicht an der Cuticula ansetzen, und auf der andern Seite JANET, HECHT, HOLMGREN und SNETHLAGE, die behaupten, daß die Muskeln sich direkt bis ins Chitin fortsetzen, bzw. bis an das Chitin gehen.

Die große Mehrzahl der Autoren aber vertritt die Ansicht, daß die Verbindung zwischen Muskel und Cuticula eine indirekte sei, d. h. es wird eine Sehne eingeschaltet, die entweder bindegewebigen (FRENZEL und CLAUS) oder hypodermalen (DUBOSCQ, MAZIARSKI, LABBÉ und STAMM) Charakter tragen kann.

Bisher wurden bei Literaturzusammenstellungen auch noch diese 3 Gruppen von Autoren getrennt und LEYDIG und DUBOSCQ den andern gegenübergestellt, weil sie für eine Auffaserung der epithelialen und muskulären Fibrillen eintraten. Ich glaube jedoch, daß dem Bestreben, die mannigfaltigen Insertionsweisen der Arthropodenmuskulatur möglichst auf eine einheitliche zurückzuführen, wenig gedient sein dürfte, wenn man zu sehr ins einzelne geht, denn es kommt doch nur darauf an nachzuweisen, ob die Muskelfibrillen sich als solche bis an die Cuticula fortsetzen oder ob sie zum Ansatz eines hypodermalen Verbindungsstückes bedürfen. Das letztere nehmen auch LEYDIG und DUBOSCQ und, wenn ich recht verstanden habe, auch BERTKAU an, weshalb ich sie zusammengestellt habe mit Autoren wie CLAUS, JANET, MAZIARSKI, LABBÉ, STAMM und HENNEGUY.

Ein strittiger Punkt ist noch der, ob die Grenze zwischen der querstreiften Muskelsubstanz — darüber, daß die Muskelfibrillen beim Eintritt in die Hypodermis ihre Querstreifung verlieren, sind heute wohl ziemlich alle Forscher einig — und dem Faserteil der Hypodermis von der Basalmembran derselben gebildet wird oder ob sie durch Modifikation der Muskelfibrillen an dieser Stelle entsteht. Betrachtet man die Abbildungen z. B. von BERTKAU (tab. 20, fig. 7) und STAMM (tab. 1, fig. 1, 3, 7, 10, 12 und tab. 2, fig. 17, 18, 19, 23, 24, 26 u. 29), so gewinnt man entschieden den Eindruck, als ob die Basalmembran der Hypodermis sich direkt zwischen diese und den Muskel schiebe, und STAMM beschreibt das auch für fig. 3, 7, 23, 24 u. 29. Zu demselben Ergebnis kommt auch LABBÉ, während DUBOSCQ, MAZIARSKI und SNETHLAGE sich gegen eine derartige Auffassung aussprechen. Letztere beschreibt zwar auch die von DUBOSCQ erwähnte „ligne sombre“ an Schnitten von *Asellus*, glaubt aber, sie würde vorgetäuscht durch Anastomosieren einzelner Muskelfasern untereinander und durch eingelagerte Pigmentkörner; letztere würden dagegen meines Erachtens eher für eine Basalmembran sprechen, da diese ja sehr reich an Pigment ist, während es doch seltsam wäre, wenn plötzlich quer durch den Muskel hindurch — nach SNETHLAGE geht dieser ja unmittelbar an das Chitin — Pigmentkörner aufträten.

Was das Sarcolemm betrifft, so sind STAMM und SNETHLAGE sich darin einig, daß es aus der Basalmembran hervorgeht, indem diese einfach umbiegt und in das Sarcolemm übergeht.

Auch MAZIARSKI sagt, daß das Sarcolemm sich innig an die Membran der Epithelzellen anheftet und zwar vermittelt einer sich stärker als die Nachbarpartien färbenden dreieckigen Verdickung.

Mögen nun auch die Ansichten der verschiedenen Autoren im einzelnen noch auseinandergehen, so scheint doch das eine aus den angeführten Arbeiten hervorzugehen, daß nämlich bezüglich der Muskelinsertion bei den Crustaceen in der Beziehung eine ziemliche Übereinstimmung herrscht, daß die meisten Autoren zwischen dem Chitin und dem quergestreiften Muskel eine Zone festgestellt haben, die die einen als zum Muskel, die andern als zur Hypodermis zugehörig betrachten, daß die Verbindung beider also nicht eine direkte, sondern eine indirekte ist.

b) Eigene Beobachtungen.

Wie ich bereits in einer kurzen vorläufigen Mitteilung „über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an *Asellus aquaticus*“ dargetan habe, läßt sich die Verbindung der quergestreiften Muskeln mit dem Chitin besonders gut studieren an Schnitten, die durch die Muskeln des V. Gliedes geführt sind.

Diese Muskeln zeichnen sich, wie ich das ja schon früher beschrieben habe, dadurch aus, daß stets mehrere, mindestens aber 2 Muskeln an eine gemeinsame chitinöse Cuticularsehne herantreten. Ich habe das in Textfig. D u. L dargestellt.

Die Sehne wird — und das ist ja bekannt — dadurch gebildet, daß sich die Cuticula an einer Stelle der Gelenkfalte einstülpt und als röhrenförmiger, sich allmählich verengernder Schlauch ins Innere der Antenne hinabsteigt, wobei sich die Wände des Schlauches schließlich vereinigen und einen ganz feinen chitinösen Strang bilden (Textfig. D).

Mit der Cuticula stülpt sich auch die Hypodermis ein und umgibt als Schlauch die Sehne, wie sowohl aus Textfig. D als auch besonders aus den Querschnittsbildern Textfig. G u. H ersichtlich ist. Sie zeigt in ihrem obern Abschnitt ihre normale Beschaffenheit, d. h. in einem oft körneligen Protoplasma liegen unregelmäßig verteilt die Kerne, die reichlich Chromatin und einen Nucleolus enthalten. Zellgrenzen sind nicht wahrzunehmen. Nach innen zu wird sie begrenzt von der Basalmembran *lsm*; Protoplasma sowohl als Kerne färben sich mit Hämatoxylin-Eosin blau und zwar letztere tiefblau.

An diese Sehne tritt also nun der Muskel heran. Derselbe färbt sich mit der ebengenannten Färbung intensiv rot und läßt eine sehr deutliche Längsfaserung, die durch Aneinanderlagerung der einzelnen Primitivbündel oder Muskelfibrillen entsteht, und eine ebenso deut-

liche Querstreifung erkennen. Soweit sich dieser quergestreifte Muskel erstreckt, ist er umgeben von einem Sarcolemm, und der Raum zwischen beiden ist ausgefüllt von einem feinkörnigen Plasma, dem Sarcoplasma, in dem die großen Muskelkerne liegen (Textfig. D u. I).

Betrachten wir nun die Verbindung der quergestreiften Muskelfasern mit der Cuticularsehne. Da diese Cuticularsehne, wie wir eben

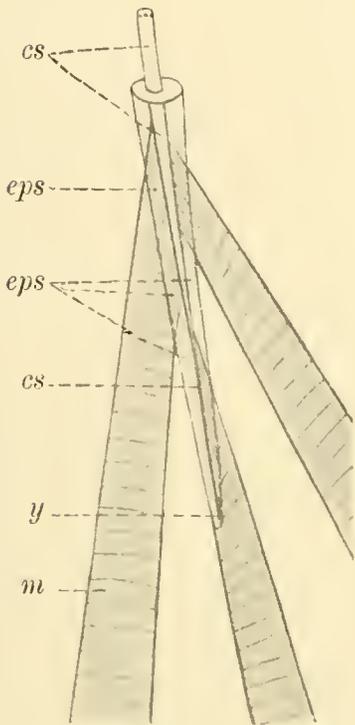


Fig. L.

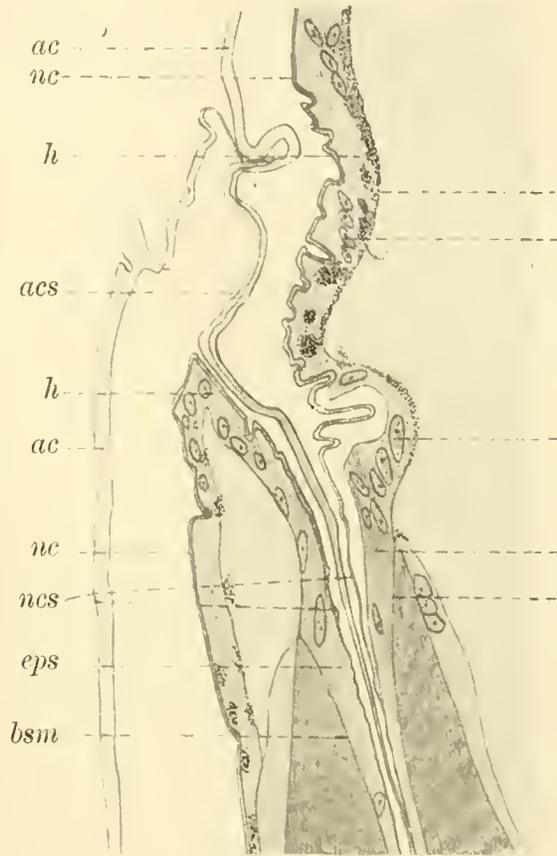


Fig. M.

Fig. L. Schematische Darstellung der Insertionsweise der Musculi adductores articuli VI.

Fig. M. Horizontalschnitt durch die Insertionsstelle der Musculi adductores articuli VI kurz vor der Häutung. Ok. 1, Obj. 7.

sahen, in ihrem ganzen Verlaufe von der Hypodermis umkleidet wird, so vermag der Muskel nicht unmittelbar an sie heranzutreten, sondern es muß sich zwischen ihn und die Sehne eben die Hypodermis einschalten. Dieser Teil der Hypodermis ist nun in charakteristischer Weise modifiziert, er ist zu einer „epithelialen Sehne“, wie STAMM ihn genannt hat, umgewandelt worden. Diese epitheliale Sehne zeigt (Textfig. D u. M) eine mehr oder weniger deutliche Faserung, und zwar verlaufen die einzelnen Fasern in der Richtung der Muskelfibrillen, bilden aber

nicht die direkte Fortsetzung derselben, so daß etwa je einer Muskelfibrille eine derartige Faser entspräche; vielmehr ist die Zahl der letztern oft bedeutend größer als die der quergestreiften Muskelfibrillen.

Häufig kommt es vor, daß eine Reihe solcher Fasern sich zu Faserbündeln vereinigt und daß diese dann zwischen sich kleine Spalträume (Textfig. R u. S *spr*) lassen, ein Verhalten, auf das ich später noch ausführlicher zurückkommen werde.

Diese Fasern oder Faserbündel setzen sich nun einerseits direkt an die Cuticularsehne, also das Chitin, andererseits an die quergestreiften Muskelfasern. Da, wo Cuticularsehne und Muskelfasern zusammenstoßen, ist eine deutliche Trennungslinie wahrzunehmen. In dieser Linie, die, wie ich später zeigen werde, nichts anderes ist als die Basalmembran der Hypodermis, findet nun eine innige Vereinigung der epithelialen Fasern und der Muskelfibrillen statt. Dadurch, daß letztere an ihrer Basis zusammenfließen, kann allerdings der Eindruck einer etwas verwischten Linie entstehen, so daß die Grenze zwischen epithelialen und muskulären Fibrillen nicht so scharf ist wie gewöhnlich.

STAMM sagt: „Der quergestreifte Muskel endet mittels einer dünnen, dunklen Scheibe, der Zwischenscheibe an der innern Grenze des Epithels u. s. w.“ Hiernach müßte also diese Zwischenscheibe parallel der Grenzlinie zwischen Muskel und epithelialer Sehne laufen. Dieses Verhalten trifft auch entschieden zu für diejenigen Muskeln, die sich nur mittels einer epithelialen Sehne an das Chitin anheften und wie ich sie später noch beschreiben werde, nicht aber für diejenigen Muskeln, die außer dieser epithelialen Sehne noch eine cuticulare Sehne besitzen. Bei letztern verlaufen die Muskelscheiben und Zwischenscheiben der Muskelsubstanz vielmehr stets unter einem Winkel zur Grenzlinie zwischen diesen und der epithelialen Sehne (Textfig. D). Allerdings kann man oft (Textfig. M) beobachten, wie die Muskelscheiben versuchen, sich dieser Grenzlinie möglichst parallel anzuordnen; ganz wird dies aber nie erreicht.

Was nun die Fasern der Faserbündel anbetrifft, so sind sie ja bereits von LEYGIG, BERTKAU und DUBOSCQ beschrieben worden, doch lassen diese Forscher es dahingestellt sein, ob sie dem Muskel oder dem Epithel zuzurechnen sind. FRENZEL und CLAUS hingegen halten sie für bindegewebige Fasern.

In neuester Zeit hat sich nun die Auffassung etwas geändert, indem die meisten Forscher die genannten Fasern als Ausscheidungen

oder Umbildungen der Hypodermiszellen ansehen und ihnen entsprechende Namen beilegen. So bezeichnet JANET sie als „fibrilles de résistance“, MAZIARSKI als „Tonomitome“, LABBÉ und HENNEGUY als „Tonofibrillen“, während STAMM nur von einer epithelialen Sehne spricht und darunter den fasrig umgewandelten Teil der Hypodermis versteht, soweit er in Berührung mit dem Muskel tritt.

Auch ich muß mich nach meinen Beobachtungen der Ansicht der eben genannten Forscher anschließen und will versuchen, das im Folgenden näher zu begründen.

Daß diese epitheliale Sehne in ihrer Gesamtheit wirklich nichts anderes ist als die umgewandelte Hypodermis, geht erstens daraus hervor, daß sie sich mit Hämatoxylin-Eosin (STAMM verwandte Hämatoxylin-Orange G.) nie intensiv rot färbt, wie das die quergestreiften Muskelfibrillen stets tun, sondern daß sie immer eine bläuliche Färbung annimmt, die allerdings — auch bei gut differenzierten Schnitten — etwas ins Rötliche spielen kann, wie das aber auch die Hypodermis oft tut; die Farbe ist dann also mehr eine violette.

Zweitens liegen zwischen den Fasern oder Faserbündeln Kerne, die sich entweder gar nicht von denen der Hypodermis unterscheiden, oder höchstens etwas mehr langgestreckt als diese erscheinen — vielleicht infolge des auf sie ausgeübten Zuges —, ein Umstand, dem aber keine große Bedeutung beizulegen ist, da die Gestalt der Hypodermiskerne auch sonst mancherlei Veränderung unterworfen ist.

Drittens ist an der Stelle, wo die Hypodermis in die epitheliale Sehne übergeht, keine deutliche Grenze wahrzunehmen; vielmehr setzt sich die Körnelung des Protoplasmas der Hypodermis noch ein Stück weiter fort bis zwischen die einzelnen Fasern (Textfig. D u. M). Die Grenze wird auch noch dadurch undeutlicher, daß die bläuliche Färbung der Hypodermis erst ganz allmählich in die etwas rötliche der epithelialen Sehne übergeht.

Als vierter und meines Erachtens wichtigster Punkt, der für den hypodermalen Charakter der epithelialen Sehne spricht, kommt nun das Verhalten der Basalmembran der Hypodermis in Betracht. Diese setzt sich nämlich ohne Unterbrechung fort und bildet einerseits die Grenze zwischen der epithelialen Sehne und dem quergestreiften Muskel, andererseits geht sie in das Sarcolemm des Muskels über.

In letzterer Hinsicht herrscht ja unter den meisten Autoren eine Übereinstimmung. Was aber die Fortsetzung der Basalmembran als Grenze zwischen epithelialer Sehne und Muskel betrifft, so wird sie

besonders von DUBOSCQ und SNETHLAGE bestritten, während LABBÉ, STAMM und HENNEGUY sie als wirklich vorhanden ansehen. STAMM hat sie vor allem auch bei dem Ansatz der Muskeln des Abdomens von *Asellus aquaticus* nachgewiesen und bringt dies auch in einer Abbildung zum Ausdruck.

Um mir nun über diese Frage völlige Gewißheit zu verschaffen, untersuchte ich außer den Längsschnitten, die ja die Fortsetzung der Basalmembran schon ziemlich klar erkennen lassen, noch eine Reihe von Querschnittserien. Textfig. G, H, J u. K stellen einige solcher Querschnitte durch das V. Glied der rechten 2. Antenne, und zwar etwas proximal von der Insertionsstelle der *M. adductores* und *abductores* art. VI dar. Die Schnittebene *ab* des Längsschnittes Textfig. D entspricht der Schnittebene *cd* des Querschnittes Textfig. J, Textfig. G u. H sind distal, Textfig. K etwas proximal von Textfig. J geführt.

Verfolgen wir den Schnitt, den Textfig. J darstellt, und zwar nur den Querschnitt des linken Muskelbündels, in der Richtung *cd*, so stoßen wir zuerst auf das Sarcolemm *sm*. Der Raum zwischen diesem und dem Muskel *m* ist ausgefüllt von dem Sarcoplasma *sp*, in dem ein Muskelkern *mk* liegt. Der Muskel wird auf der *d* zugewendeten Seite begrenzt von einer scharfen Linie, die den Muskel von der epithelialen Sehne *eps*, deren Fasern hier zu Bündeln *fbd* vereinigt sind, trennt. Diese Trennungslinie nenne ich *bsm*. Auf die Querschnitte der Faserbündel der epithelialen Sehne, in der auch einige Querschnitte von Kernen liegen, folgt die cuticulare Sehne *cs*, die hier noch ein Rohr bildet und auf dem Querschnitt als feiner Spalt sichtbar ist. Dann folgt die epitheliale Sehne des zweiten Muskels mit den Querschnitten der Faserbündel *fbd* und den Hypodermiskernen *hk*. Die Begrenzung dieser epithelialen Sehne bildet hier noch die Basalmembran der Hypodermis, wie wir sie in Textfig. G u. H *bsm* sehen. Auf Textfig. J geht diese Basalmembran aber einerseits über in das Sarcolemm und andererseits in die Linie, die den von diesem Sarcolemm umgebenen Muskel von der epithelialen Sehne des andern trennt.

Da aber auch aus den Längsschnitten (Textfig. D u. M) diese Trennungslinie als Fortsetzung der Basalmembran erscheint, so dürfte wohl damit erwiesen sein, daß die genannte Trennungslinie und die Basalmembran der Hypodermis identisch sind, weshalb ich erstere auch mit *bsm* bezeichnet habe.

Erleidet aber die Basalmembran keine Unterbrechung an der

Ansatzstelle der Muskeln, so ist man doch wohl genötigt, alles, was von dieser Membran aus nach der Cuticula — in diesem Falle also der cuticularen Sehne — zu liegt, als der Hypodermis, alles was nach der andern Seite zu liegt, dagegen als dem Muskel zugehörig zu erklären.

Auch weiter proximalwärts sieht man noch, wie die epitheliale Sehne, die die cuticulare Sehne umkleidet, gegen den Muskel hin abgegrenzt ist durch die Basalmembran (Textfig. K).

Soweit nun die Cuticularsehne reicht, ist sie eingeschlossen von der epithelialen Sehne. Beide zusammen legen sich dann gewöhnlich einem der an sie herantretenden Muskeln an (Textfig. D dem linken) und werden von ihm blattscheidenartig umfaßt (Textfig. K). Nie tritt die Cuticularsehne in unmittelbare Berührung mit dem Muskel, sondern zwischen beiden findet sich als Trennungsschicht stets die epitheliale Sehne, mag sie auch so dünn sein, daß sie kaum wahrzunehmen ist. Oft sieht es auf Längsschnitten aus, als ob das Ende der Cuticularsehne direkt in den Muskel überginge. Bei genauerer Untersuchung aber findet man, daß, wie ich das der Klarheit halber in einer schematischen Abbildung (Textfig. L) dargestellt habe, wie es aber auch auf Textfig. D zu erkennen ist, auch hier das Ende der cuticularen Sehne umgeben ist von der epithelialen Sehne und daß der Muskel nicht in der direkten Verlängerung der Sehne, sondern etwas seitlich an diese herantritt, ganz wie die andern Muskeln auch.

Daß die Cuticularsehne ihrer ganzen Ausdehnung nach umgeben ist von der epithelialen Sehne, ist von großer Wichtigkeit für die Häutung.

Bekanntlich häuten sich auch die Sehnen der Arthropoden, und man kann diese Sehnen — natürlich nur, soweit es sich um cuticulare Sehnen handelt — ganz deutlich im Lumen der abgestreiften Haut der 2. Antenne von *Asellus aquaticus* erkennen. Wie wird nun aber die neue Sehne gebildet?

Eine sehr ausführliche Beschreibung hierüber gibt uns WAGNER in seiner Arbeit über die Häutung der Spinnen. WAGNER, der die direkte Insertionsweise der Muskeln vertritt, stellt fest, daß sich an der Klaue der Tarantel kurze Zeit, bevor sich das Tier häuten will, eine anormale Entwicklung der Matrix vollzieht. Diese wächst an der Sehne entlang und schiebt sich da, wo die Muskeln sich ansetzen, zwischen diese und die Sehne. Dann wird mit großer Schnelligkeit die neue Sehne ausgeschieden, die dann in ihrem Innern

die Bündel der alten Sehne einschließt. Ist die neue Sehne gebildet, so beginnt die Matrix dünner zu werden, während die neue Sehne an Stärke zunimmt. Dann erfolgt das Abwerfen der alten Haut. Die junge Sehne, die anfangs noch hohl ist, wächst noch einige Tage weiter und schließt sich durch Bildung eines Chitinpfropfs. Die Zellen der Matrix fangen nun an sich in die Länge zu strecken und spindelförmig zu werden, um schließlich wieder in der ganzen Ausdehnung der Sehne zu verschwinden.

Ganz anders und viel einfacher erfolgt die Neubildung der Sehne in der 2. Antenne von *Asellus*. Wie schon erwähnt, ist die alte Sehne vollkommen umgeben von der epithelialen Sehne. Will das Tier sich nun häuten, so wird einfach in der ganzen Ausdehnung der epithelialen Sehne nach dem Innern des Hohlkegels hin Chitin ausgeschieden. Einige Stunden vor der Häutung hat man dann ein Bild vor sich, wie ich es in Textfig. M dargestellt habe. Die Hypodermis *h* hat sich von der alten Cuticula *ac* zurückgezogen und hat eine neue, stark gefaltete Chitindecke *nc* ausgeschieden, aber nicht nur da, wo sie uns als echte Hypodermis der Körperwandung entgegentritt, sondern auch in der ganzen Ausdehnung der epithelialen Sehne (*ncs*).

Ich glaube nicht zu weit zu gehen, wenn ich hierin einen weitem und zwar fünften Beweis für den hypodermalen Charakter der epithelialen Sehne erblicke, da sie doch in diesem Fall dieselbe Funktion leistet wie die echte Hypodermis.

In der neugebildeten Sehne *ncs* liegt noch die alte *acs*, die dann bei der Häutung ohne weiteres mit der Körperhaut aus ihr herausgezogen wird. Die neue Sehne, die anfangs hohl ist, wird allmählich — wenigstens an ihrem proximalen Ende — massiv, indem sich die Wände dicht aneinander legen.

Dadurch, daß hier die epitheliale Sehne die Funktion der Hypodermis übernommen hat, ist der komplizierte und eigenartige Vorgang des Vorwanderns der Matrixzellen und ihr späteres Wiederrückweichen, wie es WAGNER beschreibt, überflüssig geworden.

Die hypodermale Natur der epithelialen Sehne tritt vielleicht noch deutlicher zutage an der Ursprungsstelle der Muskeln und an denjenigen Muskeln, die ohne Cuticularsehne, nur mittels der genannten epithelialen Sehne an das Chitin ansetzen. Es ist hier eigentlich zwischen Ursprungs- und Ansatzstelle kein Unterschied zu machen, da in beiden Fällen die Verbindung der Muskelfibrillen mit der Cuticula von der epithelialen Sehne gebildet wird (Textfig. S).

Diese kann nun ihren hypodermalen Charakter fast ganz bewahrt haben und ist dann kaum von der Hypodermis zu unterscheiden, indem auch die Faserung noch so wenig ausgebildet ist, daß sie unter Umständen kaum wahrzunehmen ist (Textfig. N). Daß in der ganzen Sehnenpartie fast kein Kern liegt, ist nicht weiter auffallend, da oft ebenso große Teile der echten Hypodermis kernlos sind.

Ist in dem in Textfig. N abgebildeten Falle die Sehne sehr schmal, so kann sie in andern Fällen einerseits noch schmaler sein, so daß es oft den Anschein hat, als ob sie ganz fehle, andererseits aber kann sie auch zu einer beträchtlichen Höhe anwachsen (Textfig. R u. S). In diesem Falle vereinigen sich dann gewöhnlich mehrere Fasern der epithelialen Sehne zu Bündeln *fbd* und lassen zwischen sich kleinere oder größere Spalträume *spr*. Zwischen diesen beiden Extremen findet man alle Übergänge, deren ich nur ein paar in Textfig. O, P u. Q abgebildet habe und wie das auch STAMM beschreibt.

Auch hier finden wir wieder, ganz wie in der oben beschriebenen Weise, zwischen den einzelnen Fasern oder Faserbündeln Kerne, die denen der Hypodermis vollkommen gleichen oder doch wenigstens sehr ähnlich sind. Sie liegen stets zahlreicher an der Stelle, wo die Hypodermis, die hier übrigens immer die jeweilige Höhe oder Stärke der epithelialen Sehne annimmt, in diese letztere übergeht, also an der Peripherie derselben, während sie im Zentrum fast gänzlich fehlen, wie das auf Querschnitten sehr gut zu sehen ist. Auch die Basalmembran der Hypodermis setzt sich einerseits als Trennungslinie zwischen quergestreiftem Muskel und epithelialer Sehne, andererseits als Sarcolemm fort. Daß alle drei Membranen ineinander übergehen können, habe ich ja bereits oben gezeigt. Charakteristisch für das Sarcolemm ist das, daß es gewöhnlich nicht allmählich in die Basalmembran verstreicht oder umgekehrt, sondern daß es sich da, wo letztere mit der Trennungslinie von Muskel und epithelialer Sehne zusammenstößt, stets unter einem mehr oder weniger großen Winkel von der Basalmembran abhebt, wie ich das auch in den betreffenden Abbildungen zum Ausdruck gebracht habe.

Die Grenze zwischen dem quergestreiften Muskel und der epithelialen Sehne fällt, wie erwähnt, bei den Muskeln der vier Basalglieder der 2. Antenne, besonders bei den fächerförmigen, immer zusammen mit einer dunklen Zwischenscheibe des Muskels (Textfig. O, Q, R u. S).

Zu erwähnen ist noch, daß bei diesen letztern Muskeln, besonders

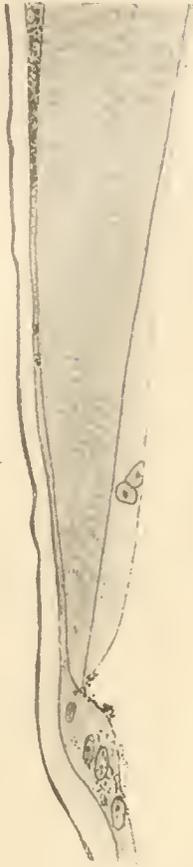


Fig. N.

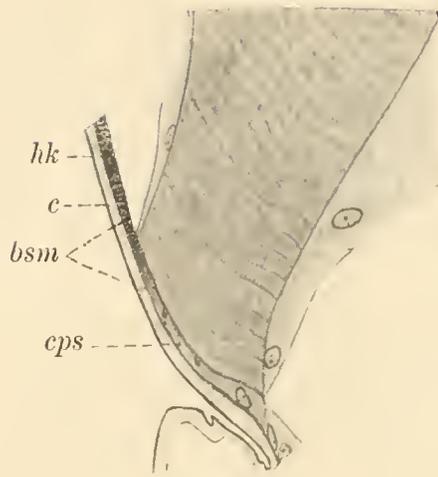


Fig. O.

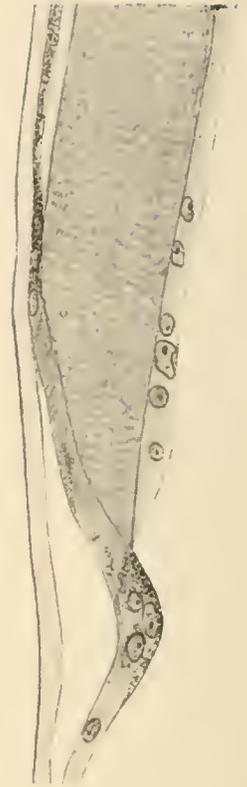


Fig. P.

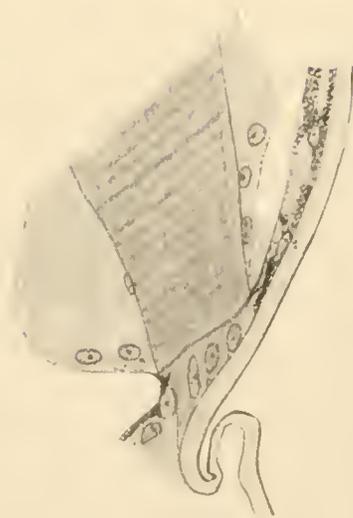


Fig. Q.

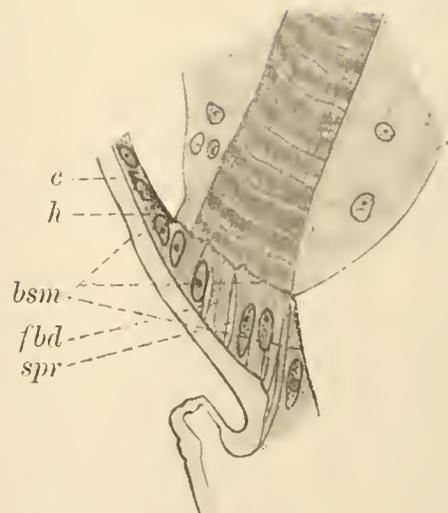


Fig. R.

Fig. N—R. Horizontalschnitte durch die Ursprungsstellen verschiedener Muskeln und zwar Fig. N u. P durch solche des V. Gliedes, Fig. O, Q u. R. durch solche des IV. Gliedes. Ok. 1, Obj. 7.

wenn große Faserbündel ausgebildet sind, dieselben an ihren Enden zu einer sich stärker färbenden kleinen Scheibe (Textfig. *S sch*), mit der sie sich direkt an das Chitin anheften, verschmelzen können.

Sowohl in die epitheliale Sehne als in die Linie, die diese von

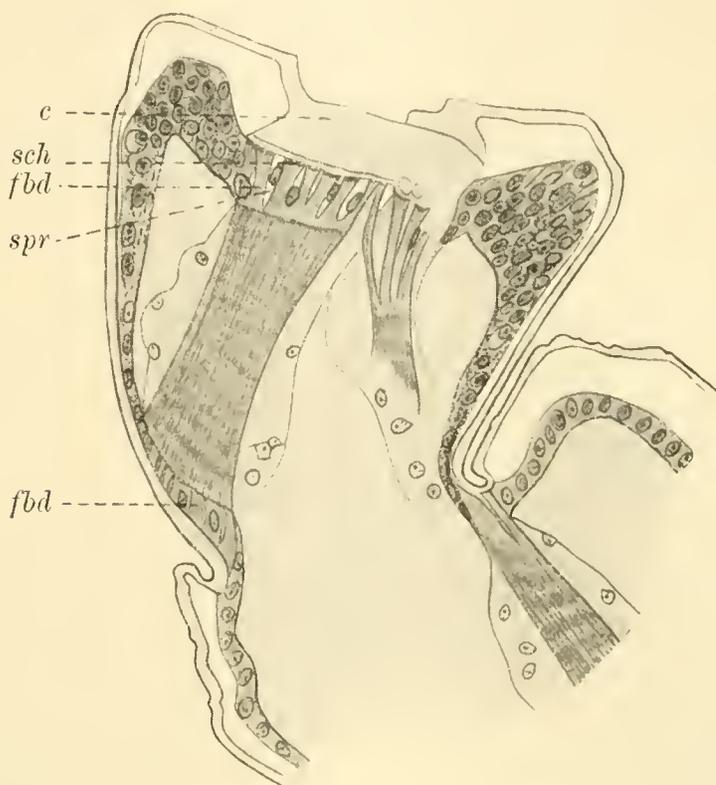


Fig. S.

Längsschnitt (Flachschnitt) durch das IV. Glied der 2. Antenne und den Musculus extensor articuli V. medialis und einen Teil des Musculus extensor articuli V. dorsalis. Ok. 1, Obj. 5.

dem Muskel trennt, also der Fortsetzung der Basalmembran, kann Pigment in Form feiner Körnchen eingelagert sein, doch ist diese Zone im allgemeinen pigmentfrei.

Die Neubildung der Cuticula vor der Häutung erfolgt analog der Bildung der Cuticularsehne durch Chitinabsonderung des zur epithelialen Sehne umgewandelten Teiles der Hypodermis.

Wenn ich jetzt noch mit einigen Worten meine Befunde mit denen STAMM'S und SNETHLAGE'S, die ja an demselben Objekt gearbeitet haben, vergleichen darf, so wäre vor allem zu erwähnen, daß sie sich, wie ich das ja auch bereits in einer früheren Veröffentlichung hervorgehoben habe, durchaus mit denen STAMM'S decken, so daß ich an dieser Stelle nichts mehr hinzuzufügen hätte.

Was aber die Arbeit von SNETHLAGE betrifft, so muß ich noch mit ein paar Worten auf einige Punkte derselben eingehen.

Bezüglich des Sichfortsetzens der Basalmembran als Grenze zwischen epithelialer Sehne und Muskel sagt SNETHLAGE, daß sie auf ihren Schnitten eine dunkle, bei oberflächlicher Betrachtung als Fortsetzung der hypodermalen Basalmembran erscheinende Linie, die sie zunächst an die von DUBOSCQ erwähnte ligne sombre (welche allerdings auf der von diesem Forscher gegebenen Abbildung sehr viel weniger deutlich hervortritt) erinnerte, beobachtet habe. Bei näherer Untersuchung habe sich aber erwiesen, daß dieselbe teilweise durch eingelagerte Pigmentkörnchen — entsprechend der am Unterrande der Hypodermis stark entwickelten Pigmentschicht —, teils durch Anastomosieren einzelner Muskelfasern untereinander veranlaßt würde.

Beides ist richtig und auch von mir beobachtet worden, aber dennoch setzt sich auch die Basalmembran fort, wie ich das ja weiter oben bewiesen habe.

Weiter sagt SNETHLAGE: Die Basalmembran biegt um und bildet das Sarcolemm. Auch ich konnte das Übergehen dieser beiden Membranen ineinander feststellen, ob aber das Sarcolemm wirklich von der Basalmembran „gebildet“ wird, möchte ich dahingestellt sein lassen.

Was nun aber die unter dem Chitin liegenden Zellen, die also in ihrer Gesamtheit die epitheliale Sehne darstellen, und die SNETHLAGE als „Epithelmuskelzellen“, die sowohl Muskelfibrillen als Chitin gebildet haben sollen, bezeichnet, betrifft, so kann ich mich dieser Auffassung durchaus nicht anschließen. Ich halte diese Epithelmuskelzellen, um es noch einmal zu wiederholen, für modifizierte Hypodermiszellen, die zur Verbindung der quergestreiften Muskelsubstanz mit dem Chitin Fasern ausgeschieden oder ihr eigenes Plasma in solche umgewandelt haben.

Der wirkliche Beweis hierfür kann allerdings nur durch die Histogenese erbracht werden, doch glaube ich wenigstens zur Genüge dargetan zu haben, daß diese „Epithelmuskelzellen“ nur der Hypodermis zuzurechnen sind und mit den quergestreiften Muskelfibrillen nichts gemein haben.

Hiergegen sprächen allerdings die Arbeiten von REED und OST, die beide nachweisen, daß bei der Regeneration der ganze Muskel aus dem Ectoderm gebildet wird. Ich komme hierauf noch des nähern in einem spätern Abschnitt dieser Arbeit zu sprechen.

SNETHLAGE findet sogar, daß auch normalerweise, d. h. in der Ontogenie, die Muskulatur von *Artemia salina* aus der Hypodermis

also dem Ectoderm hervorgeht, was STAMM allerdings bezweifelt, indem er sagt: „. . . meiner Meinung nach sind jedenfalls die gegebenen Bilder sehr unklar und als Beweise in einer bestimmten Richtung garnicht verwendbar.“

Einen kleinen Beitrag zur Klärung dieser Frage hoffe auch ich in einem spätern Abschnitt dieser Arbeit zu geben.

II. Autotomie, Häutung und Regeneration der 2. Antenne von *Asellus aquaticus*.

1. Material.

Asellus aquaticus ist über ganz Europa verbreitet und nach Sars zu jeder Jahreszeit zu finden. Dies wird von Leydig in Abrede gestellt, denn, wie er sagt, hat es ihm oft Mühe gekostet, während der Sommermonate ein Exemplar dieser Gattung aufzutreiben. Für Marburg und Umgegend trifft dies nicht zu, denn ich konnte die Tiere jederzeit erhalten. Ich sammelte mein Material teils aus einem mit Bäumen umstandenen Teiche, dessen Grund naturgemäßerweise mit faulendem Laub bedeckt war, teils aus einem Bassin des Zoologischen Instituts, in welchem die Tiere sich gleichfalls in großer Zahl an Wasserpflanzen und zwischen den am Grunde liegenden Blättern vorfanden. Sie ziehen die Dunkelheit dem Lichte vor, weshalb sie auch gewöhnlich an der Unterseite der Blätter sitzen.

Für das Aufsuchen der Unterseite der Blätter kommt aber außerdem noch der Umstand in Betracht, daß die trockenen, im Wasser aufgeweichten und faulenden Blätter der Wasserassel als Nahrung dienen. Wie Zuelzer so konnte auch ich beobachten, daß die Blätter der Eiche und des Ahorns denen anderer Bäume vorgezogen wurden. Aus diesen Blättern fressen sie alles, bis auf die Blattnerven, heraus und zwar von der Unterseite her, da hier ja die Cuticula weniger stark ist als auf der Oberseite.

Beim Durchsehen des Materials fiel es mir nun auf, daß eine große Anzahl von Tieren einzelne Körperanhänge aufwiesen, die sich durch ihre weißliche Färbung und geringere Größe auffallend von den übrigen unterschieden. Es lag die Vermutung nahe, daß es sich hier um regenerierte Extremitäten handele, eine Annahme, die sich auch bei näherer Untersuchung bestätigte. Diese Regenerate sind wahrscheinlich dadurch zustande gekommen, daß dem Tiere von Feinden, z. B. dem Rückenschwimmer, irgendein Glied abgerissen

wurde und regenerierte. Aus der Häufigkeit des Vorkommens solcher Regenerate in der Natur ließ sich schon mit ziemlicher Sicherheit der Schluß ziehen, daß *Asellus aquaticus* für Regenerationsversuche sehr geeignet sein möchte, was übrigens im Gegensatz zu Ost auch von ZUELZER betont wurde. Dazu kommt noch, daß die Tiere, was Nahrung anbetrifft, äußerst anspruchslos sind.

Ich hielt sie während meiner Versuche teils zusammen in Aquarien, dessen Boden mit Sand bedeckt war, teils dagegen isoliert in gewöhnlichen Wassergläsern. Als Nahrung dienten in beiden Fällen trockene und dann aufgeweichte Blätter und zur Sauerstoffversorgung des Wassers einige Wasserpflanzen, wie Elodea, Myriophyllum und Chara fragilis. Die Gefäße wurden dann noch mit einer Glasscheibe gut verschlossen. Auf diese Weise hielt sich das Wasser dauernd frisch, und nur selten kam es vor, daß ein Tier starb.

2. Methode der Amputation.

Sollte ein Tier operiert werden, so wurde es mittels einer Glasröhre aus seinem Behälter herausgehoben und in eine flache Uhrschale gesetzt, aus der es dann leicht mit einem Pinsel — als solcher diene ein ganz weicher, ziemlich großer Haarpinsel — herausgenommen und auf Fließpapier gesetzt werden konnte. Hier wartete ich, bis das Tier sich beruhigt hatte, streckte die zu operierende Antenne mit dem Pinsel, schnitt sie durch und setzte dann das Tier — wieder mittels des Pinsels — sofort in seinen Behälter zurück.

Diese Methode hat den großen Vorteil, daß das Tier während der Operation vollkommen ruhig daliegt und man in aller Ruhe, bei kleinen Individuen unter Zuhilfenahme der Lupe, die Amputation der 2. Antennen an jeder gewünschten Stelle ausführen kann, ohne befürchten zu müssen, eine andere als die gewollte Stelle zu treffen.

Es schadet zwar auch nichts, wenn man die Assel vorsichtig zwischen Daumen und Zeigefinger nimmt und dann die Operation ausführt — ein Verfahren, das sich besonders wegen seiner schnellern Ausführbarkeit da bewährt, wo es sich um die Operation einer großen Anzahl von Tieren handelt —, doch muß man in diesem Falle einen starken Druck vermeiden, da sonst der Blutverlust ein zu großer ist.

Zur Amputation selbst zog ich eine feine, spitze Schere dem Skalpell vor, da beim Schneiden mit der Schere ein Zug, der leicht Selbstamputation des zu operierenden Gliedes herbeiführen könnte, wie wir später sehen werden, leichter vermieden werden kann.

Die Tiere überstehen die Amputation eines oder mehrerer

Glieder sehr gut. Selbst wenn der Blutverlust ein relativ großer war, wie es die Amputation z. B. mehrerer Beine doch mit sich bringt, erholen die Tiere sich doch bald wieder, da die Blutung im allgemeinen schon nach kurzer Zeit steht. Eine Infektion von der Wundfläche aus tritt nur sehr selten ein, weshalb auch die Sterilität der Schere keine absolute zu sein braucht. Die Tiere kriechen ja doch sofort nach der Operation wieder zwischen die oft faulenden Blätter und in den Schlamm. Auch dürften die Fang- oder Freßwerkzeuge der den Asseln nachstellenden Feinde kaum steril sein, und trotzdem tritt, wie die vielen Regenerate der freilebenden Asseln zeigen, in diesen Fällen keine Infektion ein, ein Umstand, der *Asellus* noch geeigneter für Regenerationsversuche macht.

3. Autotomie.

Betrachtet man die Regenerate von in der Natur gefundenen Wasserasseln, so findet man, daß in den Fällen, wo es sich um ein Regenerat der 2. Antenne handelt, dieses fast ausnahmslos an ein und derselben Stelle und zwar im Gelenk zwischen dem IV. und V. Gliede seinen Ursprung hat. Nur selten kommen Regenerate vor, die nur den distalen Teil der Antenne, von der Mitte des V. oder VI. Gliedes aus, ersetzen.

Die Erklärung hierfür liegt darin, daß, wie ich das ja bereits eingangs dieser Arbeit ausführlich beschrieben habe, das Gelenk zwischen dem IV. und V. Gliede in ein Bruchgelenk umgewandelt ist und daß bei Verletzungen der 2. Antenne im V. oder VI. Gliede häufig Selbstamputation oder Autotomie in diesem Bruchgelenk eintritt. Diese Tatsache ist auch bereits von HASEMANN, wenigstens für eine amerikanische Wasserassel (*Mancasellus macrourus*), beschrieben worden, während ZUELZER wohl von Autotomie bei den Beinen und der Furca, nicht aber von einer solchen bei der 2. Antenne von *Asellus* spricht.

Über das Phänomen der Autotomie im allgemeinen ist so ausführlich geschrieben worden, daß ich mich hierüber wohl nicht näher zu verbreiten brauche, doch verweise ich, um einige herauszugreifen, auf die Arbeiten von FRÉDÉRICQ, BORDAGE, CHILD u. YOUNG, GODELMANN, FRIEDRICH, KORSCHOLT, PRZIBRAM, OST, KLINTZ u. A.

Nur auf einen Punkt möchte ich etwas ausführlicher eingehen, nämlich den, ob die Autotomie einen Reflexakt darstellt oder ob sie dem Willen des Tieres unterworfen ist.

Beide Ansichten haben ihre Verteidiger. Schon FRÉDÉRICQ sagt, daß bei den Krabben das Abwerfen der Scheren lediglich ein Reflexakt sei und stets eintrete, wenn der Nerv mechanisch, chemisch, thermisch oder elektrisch gereizt werde. Fortgeleitet werde der Reiz durch das Bauchmark und die sensiblen und motorischen Nerven der Schere.

Für die Ansicht des eben genannten Forschers sprechen auch die Versuche von CONTEJEAN und GODELMANN. Ersterem gelang es nicht nur bei dekapitierten Heuschrecken Autotomie hervorzurufen, sondern sogar an einem isolierten Metathorax, und GODELMANN erzielte ebenfalls bei *Bacillus rossii* an dekapitierten Tieren Autotomie.

Desgleichen hat P. FRIEDRICH an Spinnen gezeigt, daß noch Autotomie stattfindet, wenn das Oberschlundganglion durch einen Nadelstich zerstört worden war. Wurde dagegen das Bauchmark gelähmt, so trat keine Autotomie ein, woraus hervorgeht, daß sie ein reiner Reflexakt sein muß.

Derselben Ansicht ist auch ANNA DRZEWINA, die ihre Versuche an *Grapsus varius* anstellte. Trotzdem sie bei diesem Tier die Commissuren durchschnitten hatte, trat — und zwar oft erst nach mehreren Stunden — Autotomie ein. Von dem Moment an aber, sagt sie, wo sich nach Isolierung der Cerebralganglien Autotomie ohne heftige Erregung vollziehen kann, gibt es kein Recht, in diesem Phänomen einen dem Willen unterworfenen, psychischen Akt zu sehen, dessen Sitz die Cerebralganglien sein würden, sondern man muß die Autotomie auch fernerhin als Reflexakt betrachten.

Wird in den oben zitierten Arbeiten der reflectorischen Autotomie das Wort geredet und eine dem Willen unterworfenen Autotomie entschieden in Abrede gestellt, so findet diese letztere doch einen eifrigen Verteidiger in H. PIÉRON. Dieser Forscher stellt durch das Experiment fest, daß sich zweierlei Arten von Autotomie nachweisen lassen und zwar eine „autotomie protectrice“ und eine „autotomie évasive“, die er auch „Autospasie“ nennt. Die a. protectrice wird hervorgerufen durch einen starken Reiz des Nerven, z. B. durch Zerschneiden eines Gliedes. Sie bleibt auch bestehen, wenn man die ventrale Ganglienmasse, von der bei den Krabben die Nerven der 10 Glieder ausstrahlen, isoliert — ist also reflectorisch.

Die a. évasive hingegen ist gebunden an die Cerebralganglien, kann also nach Isolierung der ventralen Ganglienmasse nicht mehr eintreten. Diese a. évasive ist es, welche dem Willen des Tieres

unterworfen sein kann (bei *Grapsus*, *Pagurus bernhardus* und einigen Orthopteren).

Die im Vorhergehenden angeführten Versuche sind im allgemeinen nur auf die Beine oder Scheren der betreffenden Tiere beschränkt, während über die Autotomie der Antennen, soweit mir bekannt ist, keine experimentellen Versuche vorliegen. Man ist daher einstweilen noch auf Beobachtungen angewiesen. Aus diesen kann man dann eventuell auf die Art der Autotomie — ob reflectorisch oder dem Willen unterworfen — schließen. In diesem Sinne sind auch die folgenden Ausführungen gedacht.

Wie bei den Krabben (PIÉRON) so kommt auch bei *Asellus aquaticus* eine Schutz- und eine Fluchtautotomie, wenn ich mich der PIÉRON'schen Bezeichnungswiese bedienen darf, vor, doch kann ich mich nicht ganz dem Eindruck entziehen, als ob auch die Schutzautotomie dem Willen des Tieres unterworfen sein könnte.

Beobachtet man nämlich ein Tier, dem die 2. Antenne im V. oder VI. Gliede amputiert wurde, so sieht man, wie es sich gleich nach der Operation heftig krümmt und versucht, den übriggebliebenen Stumpf zwischen die Mandibeln zu nehmen und ihn nach Möglichkeit abzureißen. In vielen Fällen gelingt dies bald, und das Tier ist von dem Augenblick an ruhig, als ob nichts geschehen sei.

Oft dagegen dauert es Stunden, selbst Tage, bis das Tier es fertig bringt, sich des Stumpfes zu entledigen. Stets sieht man dann, wie das Tier sich von Zeit zu Zeit bemüht, den Antennenstumpf zu fassen und zu entfernen. Die Bewegungen sind zwar nicht mehr so intensiv wie gleich nach der Operation — wohl infolge Aufhörens oder Nachlassens des Schmerzes —, aber immerhin noch charakteristisch genug, um dem Beobachter sofort aufzufallen. Gelingt es der Assel, den Stumpf abzureißen, so geschieht dies stets im Bruchgelenk. Ein ähnliches Verhalten ist übrigens auch von WAGNER bei der Tarantel beobachtet worden. Auch diese Spinne führte, wenn man ihr das Bein an einer andern Stelle als der Coxa abschnitt, dasselbe an die Kiefer und riß es bis zur Coxa ab.

Bedenkt man nun, daß dem Tiere durch diesen Akt der „Selbstamputation“ Vorteile erwachsen, wie später gezeigt werden soll, und vergleicht man dann damit das eben beschriebene Verhalten des Tieres nach der Operation, so liegt meines Erachtens der Schluß nicht zu fern, daß in diesem Falle kein Reflex- sondern ein Willensakt die Autotomie auslöste.

Eine Schutzautotomie aber ist es, weil sie hervorgerufen worden

ist durch einen starken Reiz, nämlich den Schnitt. Daß diese Autotomie aber auch durch einen Reflexakt zustande kommen kann, geht aus folgender Beobachtung hervor.

Es kommt nämlich oft vor, daß in demselben Moment, in dem man die 2. Antenne mit der Schere berührt, um sie abzuschneiden, und indem man sie ja auch durchschneidet, der Stumpf schon abgeworfen ist. Dies kann auch dann eintreten, wenn die Antenne mittels einer Pinzette gekniffen wird.

Der Zeitraum zwischen dem Reiz und dem Abwerfen des Stumpfes ist in diesen beiden Fällen so gering, daß ein Willensakt wohl ausgeschlossen sein dürfte und man es hier mit einem reinen Reflexakt zu tun hätte.

Zweifelhaft, welche Art von Autotomie vorliegt, erscheinen mir dagegen diejenigen Fälle, wo es sich um „Fluchtautotomie“ handelt. Hält man nämlich eine 2. Antenne von *Asellus* mit dem Finger oder einem Pinsel fest, so genügt oft ein leichtes Zucken ihres Körpers, um Autotomie im Bruchgelenk eintreten zu lassen. Andererseits aber kann man oft die Antenne längere Zeit festhalten, ohne daß sie abgeworfen wird; dies tritt vielmehr erst in dem Augenblick ein, wo das Tier fortkrabbeln will.

Der Beweis für die eine oder die andere Art von Autotomie kann natürlich nur erbracht werden durch das Experiment, und zwar wird man zu diesem Zwecke größere Objekte als *Asellus* heranziehen müssen, da sich an ihr Durchschneidungen der Commissuren, wie DRZEWINA und PIÉRON sie ausgeführt haben, kaum vornehmen lassen dürften.

Ich habe zwar versucht nach dem Vorbilde FRIEDRICH'S das Oberschlundganglion bei *Asellus* zu zerstören und zwar mittels einer spitzen glühenden Nadel. Es trat zwar keine Autotomie der 2. Antenne mehr ein, doch möchte ich diesen Umstand nicht zugunsten einer durch den Willen des Tieres hervorgerufenen Autotomie ausnutzen, da bei der Kleinheit des Objekts nie der Umfang der Zerstörung mit Sicherheit festzustellen ist.

Dagegen konnte ich bei dekapitierten Asseln Autotomie der Beine, hervorgerufen durch Kneifen derselben, aber keine Autotomie der 2. Antennen an dem abgetrennten Kopfe beobachten. Hiernach können also die Beine rein reflectorisch abgeworfen werden, was ja auch mit den Beobachtungen von CONTEJEAN und GODELMANN übereinstimmt.

Im übrigen lassen sich aus den experimentellen Versuchen dieser

sowie der übrigen früher zitierten Forscher keine Schlüsse auf die Autotomie der 2. Antenne ziehen, weil es sich bei diesen Versuchen durchweg um Isolierung der Beine, die ja vom Bauchmark innerviert werden, handelt, während die Nerven der 2. Antenne ihren Ursprung im Hinterhirn haben.

Was nun die Vorteile betrifft, die die Autotomie den Tieren bietet, so sind sie verschiedener Natur. Durch sie kann sich z. B. ein Tier vor Feinden schützen, indem es das von diesen gepackte Glied einfach abwirft, oder es kann sich bei der Häutung frei machen, falls dieselbe sich nicht glatt vollzieht. Ferner ist das Tier in den Stand gesetzt, „mißgebildete Regenerate loszuwerden, indem dieselben die Haut nicht glatt zu passieren vermögen, an der Basis abreißen und dann durch normale ersetzt werden (Daphniden-Antennen, Mantidenvorderbein, PRZIBRAM)“.

Dann aber bedingt die an einer präformierten Bruchstelle eintretende Autotomie auch Unterdrückung des Schmerzes, Aufhören der Blutung und eine leichtere Regeneration (PIÉRON). Auf die beiden letzten Punkte hatte auch schon WIRÉN hingewiesen.

Die Annahme, daß die Autotomie eine Schutzeinrichtung sei, liegt also ziemlich nahe und ist heute auch wohl fast allgemein anerkannt, wenn es auch auf der andern Seite nicht an Beobachtungen fehlt, die gegen eine solche Auffassung sprechen. Ich erwähne nur das Verhalten von einer Krabbe (*Carcinus maenas*), die, wie WIRÉN das beschreibt, sich nicht durch Autotomie des Beines rettet, wenn sie von einer Möve oder Eidergans an diesem erfaßt wird.

Dagegen läßt einem eine andere Krabbe (*Grapsus varius*) — und mag man sie noch so vorsichtig anfassen — die Beine in der Hand zurück und entflieht. Diese Art der Autotomie bezeichnet PIÉRON deshalb auch als Fluchtantotomie.

Es drängt sich einem nun die Frage auf, ob die Autotomie als Anpassungserscheinung aufzufassen sei oder nicht. Entschieden vertreten wird diese Ansicht von WEISMANN, indem er sagt: „Die Autotomie dagegen ist eine Einrichtung, die jederzeit — phylogenetisch gesprochen — neu entstehen konnte, wo sie notwendig war, vorausgesetzt, daß die vorhandenen Teile sich demgemäß anordnen und abändern ließen.“

Auch FRIEDRICH kommt zu dem Schluß, daß die präformierte Stelle im Chitinpanzer der Spinnen eine im Kampf ums Dasein erworbene „sekundäre Einrichtung“ sein muß; denn weder beim Ab-

streifen der Eihülle noch bei den zahlreichen Häutungen tritt die Autotomie jemals in Tätigkeit.

Direkte Gegner hat diese Auffassung von der Autotomie eigentlich nicht gefunden; dieselben wenden sich vielmehr nur gegen die Regeneration als Anpassungserscheinung, doch werde ich hierauf erst später eingehen können.

Vergleiche ich nun meine Beobachtungen, die ich bei der Autotomie der 2. Antenne von *Asellus* gemacht habe mit denen der genannten Autoren, so muß ich sagen, daß sie ziemlich übereinstimmen. Ganz entschieden erwachsen dem Tiere Vorteile durch sie, wie z. B. das Aufhören der Blutung, auf das ich ja bereits bei der Beschreibung des Bruchgelenkes hingewiesen habe. Dann aber hört auch sicherlich sofort nach eingetretener Autotomie der Schmerz auf, was aus dem veränderten Benehmen der Tiere vor und nach der Autotomie hervorgeht; auch das habe ich ja bereits ausführlicher beschrieben.

Was aber das leichtere Regenerieren betrifft, so ist das ein Punkt, über den man verschiedener Ansicht sein kann, und ich behalte es mir vor, darauf an einer spätern Stelle zurückzukommen.

Bezüglich der Annahme, daß die Autotomie eine im Kampf ums Dasein erworbene sekundäre Einrichtung sei, muß ich mich unbedingt dieser WEISMANN'schen Auffassung anschließen. Hierfür spricht nicht nur der Umstand, daß das Tier infolge der Einrichtung der Autotomie vor unnötig großem Blutverlust geschützt ist, sondern auch, daß es weniger leicht von seinen Feinden ergriffen werden kann, indem das gepackte Glied einfach dem Feinde überlassen wird.

Besonders geeignet aber, um eine Entstehung der Autotomie durch Anpassung an gegebene Verhältnisse zu erklären, ist die Tatsache, daß, während allen Körperanhängen, wie den Beinen, den beiden *Pedes spurii* und den 2. Antennen, die Fähigkeit, diese an einer bestimmten Stelle abzuwerfen zukommt, diese Fähigkeit den 1. Antennen fehlt.

Als Erklärung hierfür dürfte hinreichend die geringe Größe und die geschützte Stellung derselben — zwischen und etwas über den 2. Antennen — sein. Falls eine Antenne in die Gefahr kommt, verletzt oder abgerissen zu werden, so ist es stets die sehr lange 2. Antenne, die deshalb auch wohl keine Riechkolben trägt. Diese sind vielmehr lediglich beschränkt auf die geschützten 1. Antennen.

Auch habe ich in der Natur nie Regenerate der 1. Antennen gefunden — trotzdem sie ebensogut regenerieren wie alle übrigen

Körperanhänge — während die Beine und die *Pedes spurii* sehr häufig ersetzt sind.

Schon der ganze Bau des Bruchgelenks, den ich ja eingangs dieser Arbeit ausführlich besprochen habe, läßt auf eine Umbildung aus einem gewöhnlichen Gelenk schließen, indem der durch plötzliches Absetzen der innern, dicken Chitinschicht zustande gekommene *locus minoris resistentiae*, der ursprünglich nur an den Ansatzstellen der Muskeln bestanden hatte, sich nun um das ganze Gelenk herumzog und so einen Ring bildete, an dem die Antenne leicht abreißen konnte.

Ich muß an dieser Stelle noch mit ein paar Worten auf die Mechanik der Selbstamputation eingehen.

Nach FRIEDRICH lassen sich 2 Arten derselben unterscheiden, entweder eine Autotomie, die durch Muskelkontraktion entstanden ist — sie ist dann gewöhnlich das Werk eines Augenblicks —, oder eine solche, die durch eine langsame Loslösung infolge von Degenerationsvorgängen an der präformierten Bruchstelle zustande kommt und die dann erst nach einigen Stunden eintritt.

Beide Arten von Selbstamputation wies auch GODELMANN für *Bacillus rossii* nach.

Für *Asellus aquaticus* trifft dies nicht zu. Hier wird vielmehr die 2. Antenne, vorausgesetzt daß, wie ich das ja beschrieben habe, kein Abreißen vermittelt der Mundwerkzeuge stattfindet, die Autotomie lediglich durch Muskelkontraktion hervorgerufen — wenigstens aller Wahrscheinlichkeit nach. Jedenfalls läßt sich die Erscheinung vollkommen dadurch erklären, daß sich, infolge des Schnitts oder sonst einer einen starken Reiz ausübenden Verletzung, die Muskeln des IV. und V. Gliedes gleichzeitig kontrahieren, wobei unbedingt die Antennenwandung an der Stelle, wo sie am meisten geschwächt ist — und das ist eben die präformierte Bruchstelle — nachgeben oder bei sehr starker Kontraktion zerreißen muß.

Ob nicht auch beim Abreißen mittels der Kauwerkzeuge gleichzeitig noch dieser Akt durch eine solche Muskelkontraktion unterstützt wird, ist natürlich nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen.

Es ist verschiedentlich darauf hingewiesen worden, daß ein Zusammenhang bestehen würde zwischen dem Ausgelöstwerden von Autotomie und der Lage der Amputationsstelle. So beobachtete

schon OST, daß bei *Porcellio scaber* Autotomie nur dann eintrete, wenn über die Hälfte des II. Gliedes der 2. Antenne abgeschnitten würde.

Sehr eingehend wurden dann 1 Jahr später diese Verhältnisse von KLINTZ, und zwar auch an der Kellerassel, untersucht. KLINTZ fand nun, daß die 2. Antenne von *Porcellio scaber* 2 präformierte Autotomiestellen besitzt und daß die erste, die an der Ursprungsstelle des I. Gliedes (von der Basis aus gerechnet) am Stiel gelegen ist, in Funktion tritt, wenn die Antenne innerhalb des I., II. oder III. Gliedes (im ersten Drittel oder in der Hälfte eines dieser Glieder) abgeschnitten wird.

Die 2. Autotomiestelle liegt im Gelenk vom III. zum IV. Gliede und tritt in Funktion, wenn das V. Glied im ersten Drittel oder in der Hälfte durchschnitten wird.

Hiernach läge es also in der Hand des Experimentators. Autotomie hervorzurufen oder auszuschalten, je nachdem, ob er eines der genannten Glieder distal oder proximal der Mitte, das ist der Hälfte des betreffenden Gliedes, abschneidet — es dürfte also auch nie Selbstamputation eintreten, wenn eins dieser Glieder proximal von der Hälfte, also etwa im ersten Drittel amputiert würde.

Schon bei meinen Versuchen an *Asellus aquaticus* fand ich, daß unter ganz gleichen Bedingungen das eine Mal die 2. Antenne nach Amputation eines Teiles derselben abgeworfen wurde, während das andere Mal der Stumpf behalten wurde. Ich habe nach und nach an etwa 1000 Tieren die 2. Antennen an den verschiedensten Stellen des Schaftes, distal vom Bruchgelenk, abgeschnitten und dabei gefunden, daß stets eine große Anzahl von Exemplaren — fast immer über die Hälfte der operierten Tiere — autotomierten, während die übrigen den Rest des amputierten Stumpfes behielten.

Da das Ergebnis der in dieser Richtung angestellten Versuche durchweg das gleiche war, so beschränke ich mich darauf, hier nur die Resultate einiger weniger Versuche anzuführen.

Die beiden Tabellen I u. II füge ich bei, weil aus ihnen ersichtlich ist, daß, abgesehen von denjenigen Tieren, die unmittelbar nach der Amputation autotomierten und die in den Tabellen deshalb nicht aufgezeichnet sind, die meisten Tiere den nach der Amputation übrig gebliebenen Stumpf innerhalb der nächsten 24 Stunden abwerfen: es kann jedoch auch noch nach mehreren Tagen, wie das besonders aus Tabelle II hervorgeht, Autotomie eintreten.

Für das Verhältnis der autotomierenden Tiere zu den nicht autotomierenden lasse ich jetzt einige Zahlen sprechen.

So autotomierten von 100 Asseln, denen eine 2. Antenne im zweiten Drittel des VI. Gliedes amputiert war, im Verlauf von 3 Tagen 69 Exemplare (Tabelle I).

Von einer andern Versuchsreihe von Tieren, die in derselben Weise operiert waren, autotomierten von 50 Individuen 33.

Von 50 Wasserasseln, denen die 2. Antenne im ersten Drittel des VI. Gliedes amputiert wurde, autotomierten 37 (Tabelle II).

Von 150 Tieren, denen beide 2. Antennen in der Hälfte des V. Gliedes abgeschnitten worden waren, autotomierten im ganzen 105 Exemplare und zwar 59 nur eine, 46 Tiere dagegen beide Antennen.

Ich konnte die Schnittebene nun durch jedwede Stelle der beiden langen Glieder des Schaftes legen, und stets trat dasselbe ein: Die größere Hälfte — oft bis zu $\frac{2}{3}$, gelegentlich aber auch einmal weniger als die Hälfte — der operierten Tiere autotomierte, während der übrige Teil den Stumpf behielt.

Es war mir mithin bei *Asellus aquaticus* nicht möglich, durch

Tabelle I.

Operiert 100 Asseln im 2. Drittel des VI. Gliedes.

	Autotomiert	Von diesen regeneriert	Nicht autotomiert	Von diesen regeneriert
Okt. 2	53		47	
3	+ 14		(47 — 14 =) 33	
4	+ 2		(33 — 2 =) 31	
5				
6				
7				
8				
9				
10				
11				
12		3		
13		5		
14		6		10
15		12		1
16		12		5
17		5		3
18		8		4
19		7		1
20		3		0
21		2		2
22		2		0
23		2		1
24		2		4
	69	69	31	31

Tabelle II.

Operiert 50 Asseln im 1. Drittel des VI. Gliedes.

	Autotomiert	Von diesen regeneriert	Nicht autotomiert	Von diesen regeneriert
Okt. 4	16		34	
„ 5	+ 6		(- 6 =) 28	
„ 6	+ 2		(- 2 =) 26	
„ 7	+ 4		(- 4 =) 22	
„ 8	+ 0			
„ 9	+ 3		(- 3 =) 19	
„ 10	+ 1		(- 1 =) 18	
„ 11	+ 0			
„ 12	+ 2		(- 2 =) 16	
„ 13	+ 3		(- 3 =) 13	
„ 14				
„ 15		3		2
„ 16		0		0
„ 17		3		7
„ 18		2		1
„ 19		0		0
„ 20		4		2
„ 21		1		1
„ 22		3		
„ 23		2		
„ 24		2		
„ 25		0		
„ 26		0		
„ 27		1		
„ 28		3		
„ 29		7		
„ 30		2		
„ 31		0		
Nov. 1		3		
„ 2		1		
	37	37	13	13

eine entsprechende Wahl der Amputationsstelle mit Sicherheit Autotomie hervorzurufen oder zu vermeiden, was ja nach den Befunden von KLINTZ möglich sein muß.

Ich sah mich deshalb veranlaßt, die KLINTZ'schen Resultate noch einmal nach dieser Richtung hin zu prüfen, aber nicht deshalb, weil ich seine Ergebnisse an sich anzweifelte, sondern nur weil mir eine Verallgemeinerung derselben gewagt erschien. Daß aber eine allgemeine Gültigkeit seiner Befunde von KLINTZ angenommen wurde, trotzdem er diese Versuche über Autotomie nur an 24 Exemplaren angestellt zu haben scheint, dürfte aus der Art der Darstellung seiner Ergebnisse hervorgehen.

Ich habe nun wiederholt einer größern Zahl von Landasseln,

sowohl *Porcellio scaber* als *Oniscus murarius*, Teile der 2. Antennen entfernt und bin doch zu der Überzeugung gelangt, daß, genau wie bei der Wasserassel, die Autotomie nicht so gesetzmäßig erfolgt, wie KLINTZ es angenommen zu haben scheint.

KLINTZ sagt: „Schneidet man das V. Glied im ersten Drittel (*a*) oder in der Hälfte (*b*) ab, so tritt bestimmt Autotomie ein bis zum vierten Gliede.“ Ich fand aber, daß von 30 so operierten Kellerasseln 2, von 30 Mauerasseln gar nur 1 Exemplar autotomierte.

Ferner soll nach KLINTZ Autotomie am Stiel eintreten, wenn das I., II. oder III. Glied im ersten Drittel oder in der Hälfte amputiert wird.

Auch hier bin ich zu etwas andern Resultaten gelangt, denn von 10 *Porcellio scaber*, die im ersten Drittel des IV. Gliedes operiert wurden, autotomierten 4, von 10 in der Hälfte operierten 2, von 30 im ersten Drittel des III. Gliedes operierten *Porcellio scaber* 23, von 30 so operierten *Oniscus murarius* 21.

Ich zweifle keinen Augenblick, daß, wenn ich dieselben Versuche ein paar Mal wiederholen wollte, ich jedesmal zu andern Resultaten — vielleicht gelegentlich zu ganz ähnlichen wie KLINTZ — kommen würde, und möchte deshalb den Schluß aus diesen Beobachtungen ziehen, daß sich bezüglich des Eintretens von Selbstamputation — wenigstens für *Asellus aquaticus*, *Porcellio scaber* und *Oniscus murarius* — keine Regeln aufstellen lassen und daß mithin kein Zusammenhang besteht zwischen der Lage der Amputationsstelle und dem Eintreten der Autotomie.

Was dagegen die Tiere veranlaßt, das eine Mal den nach der Amputation übrig gebliebenen Stumpf abzuwerfen, das andere Mal ihn aber zu behalten, vermag ich nicht zu entscheiden. Es ist jedoch die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß ein Grund für dieses verschiedene Verhalten in der verschiedenen Lebensfähigkeit der Tiere liegt, denn ich konnte beobachten, daß, je lebensfähiger ein Tier war — die stärkere Vitalität äußerte sich in der größern Lebhaftigkeit — desto leichter Autotomie, und zwar gewöhnlich schon bei oder sofort nach der Amputation, eintrat, ein Umstand, auf den auch schon CONTEJEAN, BORDAGE und ANNA DRZEWINA hingewiesen haben.

Es wurde bisher nur von denjenigen Fällen gesprochen, bei denen der Schaft und zwar eines der beiden langen Schaftglieder an irgendeiner Stelle amputiert worden war, und nicht von der Geißel der 2. Antenne.

Der Grund hierfür liegt in dem verschiedenartigen Verhalten

beider gegenüber der Autotomie. Man kann nämlich die Antennen-geißel an jedweder Stelle amputieren, ohne daß jemals Autotomie einträte — wenigstens habe ich nie eine solche beobachtet, trotzdem ich eine große Zahl von Wasserasseln daraufhin untersucht habe.

4. Häutung.

Bevor nun auf die Regeneration als solche eingegangen wird, soll erst mit einigen Worten eines Vorganges gedacht werden, der auf die Regeneration von größtem Einfluß ist: es ist dies die Häutung.

Wie bekannt, treten bei den Arthropoden periodische Häutungen auf, an die das Wachstum der Individuen gebunden ist.

Die Häutung geht nun in folgender Weise vor sich. Einige Zeit — gewöhnlich sind es 12—24 Stunden —, bevor das Tier die alte Haut abstreifen will, beginnt die Hypodermis sich von der Körperdecke zurückzuziehen, wobei sie sich an manchen Stellen stark faltet, ein Umstand, der wohl auch mit auf das gleichzeitige Wachstum zurückzuführen sein dürfte. Mit diesem Zurückziehen von der Körperdecke geht die Ausscheidung einer neuen Chitinhaut von seiten der Hypodermis einher. Sobald diese stark genug ist, platzt die alte Haut rings um den Körper herum und zwar zwischen dem 4. und 5. Thoraxsegment. Dann wird, was auch von M. ZUELZER beschrieben worden ist, gewöhnlich zuerst die hintere Körperhälfte, bestehend aus 3 Thoracalsegmenten und den Abdominalsegmenten — natürlich mit sämtlichen Körperanhängen — und darauf die vordere Körperhälfte, also die übrigen 4 Thoracalsegmente und der Kopf, von ihrer alten Haut befreit.

Zwischen dem Abstreifen der hintern und dem der vordern Körperhaut vergehen oft 12—24 Stunden.

Fast immer erfolgt die Häutung des Nachts — wenigstens in der Gefangenschaft —, doch konnte ich auch des öftern sehen, wie ein Tier sich am Tage häutete.

Nie habe ich beobachtet, daß, wie OST dies für *Porcellio* beschrieb, Beine oder Antennen während der Häutung abrissen. Es ist dieser Vorgang sonst sehr verbreitet bei den Arthropoden. So sagt PRZIBRAM: „Auf diese ‚exuviale‘ Autotomie weisen UZEL (1898) für die in einem Knäuel über dem Kopfe aufgerollten Fühler des Apterygogeneen *Macrotoma*, BORDAGE für die Vorderbeine der Grillen, derselbe Forscher und GODELMANN für alle Beinpaare der Phasmiden hin.“

Nach BORDAGE starben sogar von 100 *Raphiderus* 9 Exemplare

in der Häutung. Auch das habe ich bei *Asellus* nie gesehen, trotzdem ich eine größere Zahl von Tieren — etwa 100 — daraufhin beobachtet habe, was natürlich nicht ausschließt, daß es bisweilen doch vorkommen kann.

Die abgestreifte Haut ist sehr dünn und von milchig weißer Farbe. Wie bereits früher erwähnt wurde, häuten sich auch die Sehnen, soweit sie aus Chitin bestehen, wie man das z. B. sehr deutlich an der abgestreiften Haut der 2. Antenne, nachdem man sie in Nelkenöl aufgehellt hat, sehen kann.

Während nun bei vielen Arthropoden die Häutungen mit der Geschlechtsreife des Tieres aufhören, ist dies bei der Wasserassel nicht der Fall, sondern sie setzen sich auch späterhin noch fort und zwar wahrscheinlich bis zum Tode, denn ich habe noch ausgewachsene Tiere von etwa 13 mm Länge sich häuten sehen.

Die Zeit, welche zwischen den einzelnen Häutungen liegt, ist verschieden und schwankt im allgemeinen zwischen 8 und 30 Tagen, doch kann es vorkommen, daß zwischen zwei Häutungen 60 und mehr Tage vergehen. Diese Schwankungen werden nun bedingt durch dreierlei Faktoren, das Alter der Tiere, die Temperatur des sie umgebenden Mediums und die Jahreszeit.

Was den Einfluß des Alters der Tiere auf die Häutung betrifft, so sagt M. ZUELZER, muß „die allmähliche Verlangsamung der Häutungsgeschwindigkeit als die für das Asselwachstum normale Gesetzmäßigkeit“ angesehen werden, woraus schon hervorgeht, daß bei jungen Individuen die einzelnen Häutungen schneller aufeinander folgen als bei alten Tieren. Diese Beobachtung, die auch aus der von mir beigefügten Tabelle III hervorgeht, denn außer bei den Tieren No. 13, 14, 15, 21, 22, 26 u. 30 ist überall eine Zunahme der zwischen den einzelnen Häutungen liegenden Zeit zu konstatieren, wie das deutlich aus den Durchschnittszahlen zu ersehen ist, kann ich bestätigen.

Auch ist bei den erwähnten Ausnahmen, außer bei Tier No. 13, bei dem überhaupt keine dritte Häutung abgewartet wurde, und bei Tier No. 22 nur die erste Häutung beschleunigt, die darauf folgende aber schon wieder verlangsamt.

Man könnte hier vielleicht einwenden, daß die mit zunehmender Jahreszeit abnehmende Temperatur — die Versuche waren von Oktober bis Ende Dezember gemacht — die Zunahme der Häutungsintervalle veranlaßt habe, doch ist dies ausgeschlossen, da die Tiere im geheizten Zimmer bei stets gleicher Temperatur gehalten wurden.

Tabelle III.

Tier No.	Häutungsintervalle																		
	I Halb gehäutet	I Ganz gehäutet	II Halb gehäutet	II Ganz gehäutet	III Halb gehäutet	III Ganz gehäutet	IV Halb gehäutet	IV Ganz gehäutet	V Halb gehäutet	V Ganz gehäutet	VI Halb gehäutet	VI Ganz gehäutet	1. Mal	2. Mal	3. Mal	4. Mal	5. Mal	6. Mal	
1.	17./10.	1908 0./10.	28./10.	19./10.	13./11.	3./11.	18./11.	19./11	10./12.	11./12.			9 11	10 15 16	16 23	22	22	11	
2.	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben
3.	18./10.	6./10.	14./10.	15./10	24./10.	25./10	12./11.	12./11.	9./12.	10./12.			9	10	18	18	10	10	
4.	3./10.	19./10.	30./10.	31./10.	23./10	24./10.	9./11.	9./11.	25./11.	25./11.			12	12	16	12	12	12	
5.	18./10.	4./10.	18./10.	14./10.	23./10	24./10.	9./11.	9./11.	9./11.	10./12.			10	10	16	10	10	10	
6.	3./10.	18./10.	18./10.	31./10.	13./11.	14./11.	12./11.	12./11.	13./11.	13./11.			13	14	13	13	13	13	
7.	15./10.	15./10.	27./10.	28./10.	13./11.	14./11.	14./11.	14./11.	17./11.	17./11.			13	17	14	14	14	14	
8.	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben
9.	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben
10.	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben	gestorben
11.	22./10.	6./10.	8./11.	18./10.	8./11.	9./11.	4./12.	4./12.	5./12.	5./12.			12	22	26	26	22	22	
12.	23./10.	23./10.	8./11.	9./11.	29./11.	30./11.	15./11.	15./11.	16./11.	16./11.			16	21	22	21	21	16	
13.	5./10.	5./10.	16./10.	17./10.	17./10.	3./11.	15./11.	15./11.	16./11.	16./11.			12	17	13	17	17	12	
14.	3./10.	3./10.	24./10.	25./10.	2./11.	3./11.	14./11.	14./11.	20./11.	21./11.			22	20	13	20	20	22	
15.	6./10.	6./10.	24./10.	24./10.	25./10.	8./11.	26./11.	27./11.	27./11.	27./11.			18	15	19	15	15	15	
16.	4./10.	4./10.	16./10.	14./10.	21./10.	22./10.	6./11.	6./11.	3./12.	4./12.			10	8	15	8	8	10	
17.	7./10.	7./10.	17./10.	17./10.	27./10.	28./10.	13./11.	13./11.	4./12.	4./12.			8	12	19	12	12	8	
18.	10./10.	10./10.	16./10.	17./10.	31./10.	1./11	12./11.	13./11.	20./11.	21./11.			11	11	16	11	11	11	
19.	7./10.	7./10.	17./10.	18./10.	17./10.	31./10.	13./11.	13./11.	21./11.	21./11.			11	14	16	14	14	11	
20.	7./10.	8./10.	20./10.	21./10.	15./11.	16./11.	4./12.	4./12.	5./12.	5./12.			13	13	18	13	13	13	
21.	17./10.	18./10.	2./11.	3./11.	15./11.	16./11.	7./12.	7./12.	19./11.	19./11.			16	13	7	13	13	16	
22.	6./10.	7./10.	16./10.	17./10.	31./10.	31./10.	19./11.	19./11.	23./11.	23./11.			10	14	14	14	14	10	
23.	19./10.	20./10.	30./10.	31./10.	13./11.	13./11.	19./11.	19./11.	23./11.	23./11.			11	13	13	13	13	11	
24.	7./10.	8./10.	24./10.	25./10.	8./11.	9./11.	5./12.	5./12.	23./11.	23./11.			12	14	16	14	14	12	
25.	11./10.	11./10.	24./10.	25./10.	8./11.	9./11.	19./11.	19./11.	23./11.	23./11.			14	15	14	15	15	14	
26.	13./10.	13./10.	26./10.	26./10.	9./11.	9./11.	19./11.	19./11.	23./11.	23./11.			15	17	29	17	17	15	
27.	15./10.	16./10.	2./11.	3./11.	19./11.	20./11.	18./12.	18./12.	19./12.	19./12.			18	17	29	17	17	18	
28.	15./10.	16./10.	2./11.	3./11.	19./11.	20./11.	18./12.	18./12.	19./12.	19./12.			15	15	29	15	15	15	
29.	18./10.	19./10.	3./11.	3./11.	17./11.	18./11.	16./12.	17./12.	17./12.	17./12.			15	13	20	13	13	15	
30.	11./10.	11./10.	26./10.	26./10.	7./11.	8./11.	27./11.	28./11.	28./11.	28./11.			15	13	20	13	13	15	

Durchschnittszahl der Häutungsintervalle

371 : 28 = 13 Tg.
 410 : 28 = 15 Tg.
 343 : 18 = 19 Tg.
 100 : 5 = 20 Tg.

Damit ist schon angedeutet, daß die Temperatur einen sehr großen Einfluß auf das Häutungstempo ausübt, denn ich konnte beobachten, daß die Tiere, die ich im ungeheizten Keller des Instituts hielt, in bedeutend größeren Zwischenräumen häuteten als die bei Zimmertemperatur gehaltenen.

Deshalb wird auch wohl in der Natur der Winter das Häutungstempo der Asseln verlangsamen, wie das auch von KLINTZ für *Porcellio scaber* angegeben wird, der Sommer dagegen beschleunigen.

Werden die Tiere bei gleicher Temperatur gehalten, so hat die Jahreszeit so gut wie gar keinen Einfluß auf die Häutung.

Haben im Vorhergehenden die natürlichen Faktoren, die auch im Freien die Häutung der Wasserassel regulieren, kurz Erwähnung gefunden, so muß im Folgenden noch mit einigen Worten auf die künstliche Beeinflussung derselben eingegangen werden und zwar auf die, welche hervorgerufen werden kann durch Amputation eines oder mehrerer Glieder des Tieres.

Ich darf wohl vorausschicken, daß meine eigenen Erfahrungen in dieser Beziehung nur gering sind, und verweise deshalb auf die schon des öfters zitierte Arbeit von M. ZUELZER, die diese Verhältnisse bei *Asellus* sehr eingehend untersucht hat. Sie kommt zu dem Resultat, daß ein Tier, dessen normale Häutungszeit durch Beobachtung mehrerer aufeinanderfolgender Häutungen bekannt ist und dem man Gliedmaßen amputiert hat, nach der Amputation mehrere Häutungen beschleunigt, bis die betreffenden Glieder vollständig regeneriert sind. Ist dies eingetreten, so tritt wieder die normale Tendenz zur Verlangsamung der Häutungen, die ja mit dem zunehmenden Wachstum verbunden ist, ein.

Desgleichen stellte auch GODELMANN für *Bacillus rossii* fest, „daß eine tiefgreifende Operation die Häutung des Insekts beschleunigt und daß diese dann zum Nachteil des Tieres verfrüht erfolgt“.

Zu genau entgegengesetzten Befunden gelangte FRIEDRICH an den Spinnen, bei denen durch Entfernung mehrerer Beine die nächste Häutung bedeutend hinausgeschoben wird.

Dagegen hat ZELENY für *Gelasimus*, *Alpheus* und *Cambarus* unzweideutig nachgewiesen, daß diese Krebse nach Abtrennung von Gliedmaßen rascher häuten als nichtoperierte Tiere und zwar in dem Maße schneller, je größer die Zahl der entfernten Glieder war.

Was nun diesen ersten Punkt des Schnellerhäutens nach Ampu-

tationen betrifft, so machen meine eigenen Versuche, wie schon gesagt, keinen Anspruch darauf, für oder wider die Befunde ZUELZER's zu sprechen.

Ich hatte von den 30 in der Tabelle III angeführten Tieren, die zwecks Beobachtung der Häutung isoliert worden waren, nur 5 Tieren eine 2. Antenne amputiert, aber nur bei einem Tiere die zweite Häutung nach der Amputation abgewartet; diese war allerdings um einen Tag beschleunigt (Tier No. 15).

Die erste Häutung aber war bei einem Tiere (No. 6) die gleiche wie vorher, bei den übrigen 3 dagegen verlangsamt (No. 1, 4 u. 16).

Erwähnen will ich noch, daß die 5 Tiere am Tage der Häutung operiert wurden, in welchem Falle nach ZUELZER am ersten Beschleunigung der nächsten Häutung zu erwarten ist.

5. Regeneration.

a) Abhängigkeit der Regeneration von der Häutung.

Die Versuche über Autotomie führen zu den eigentlichen Regenerationsversuchen hinüber, denn es stellt sich sofort die Frage ein: was wird aus den amputierten Gliedmaßen nach der Häutung, wird das verloren gegangene Stück ersetzt oder nicht?

Zur Beantwortung dieser Frage will ich gleich vorausschicken, daß ich unter den vielen Wasserasseln, denen ich die 2. Antenne amputiert habe, nur eine einzige fand, die nach der folgenden Häutung nicht regeneriert hatte, trotzdem zwischen der Amputation und der Häutung 20 Tage lagen.

In allen übrigen Fällen habe ich stets Regenerate erhalten und zwar sowohl bei jungen Tieren als bei alten. Bei letztern danert die Regeneration allerdings infolge der längern Häutungsperioden länger.

Regeneriert werden außer den 1. und 2. Antennen die Pedes spurii und sämtliche Beine, desgleichen kleine Teile des letzten Abdominalsegments.

Das Zutagetreten des Regenerats ist nun gebunden an die Häutung, und somit hat das Tier in dem Falle, wo die Amputation bald nach der Häutung ausgeführt worden ist, bis zur nächsten Häutung relativ viel Zeit, das verloren gegangene Stück zu regenerieren. Es wird also ohne weiteres einleuchten, wenn unter diesen Umständen das Regenerat größer wird, als wenn zwischen Amputation und Häutung nur wenige Tage liegen.

Dies trifft denn auch für *Asellus* größtenteils zu, obgleich Unregelmäßigkeiten in dieser Beziehung sehr häufig sind.

So findet man z. B. oft, daß ein Tier mehrere Wochen nach der Operation noch auf dem Stadium der Wundheilung steht, obgleich es unter den gleichen Umständen, in demselben Gefäß gelebt hatte wie die übrigen und auch sonst keine Zeichen von Schwäche zeigte.

Äußerlich sind derartige Stadien schon dadurch zu erkennen, daß sie noch bis zur Amputationsstelle ihr Pigment besitzen, ein Umstand, auf den ich noch ausführlicher zurückzukommen habe.

Ist dagegen die Zeit zwischen Operation und Häutung sehr kurz, so beschränkt sich das Tier nur darauf, unter dem Wundpfropf, der sich nach der Operation gebildet hat und der mit der nächsten Häutung abgeworfen wird, eine neue Hypodermis und eine neue Chitinschicht, unter der dann die weitere Regeneration erfolgt, zu bilden (Textfig. V *nc*), oder aber es wird mit der Häutung der amputierte Stumpf im Bruchgelenk einfach abgeworfen, und die Regeneration erfolgt dann von diesem aus.

Daß mit der Länge der Zeit nicht auch in allen Fällen eine entsprechende Größe des Regenerats einhergeht, zeigen die Ergebnisse von BRINDLEY und ZELENY bei *Stylopyga* und *Cambarus*, bei welchen Tieren es ganz gleich war, ob zwischen Operation und Häutung 43 oder 106, bzw. 58 bis 181 Tage lagen — das Regenerat zeigte in jedem Falle dieselbe Länge.

Dagegen scheinen die Verhältnisse bei einer amerikanischen Wasserassel *Mancasellus macrourus* ganz ähnliche zu sein wie bei unserer heimischen Wasserassel, denn, um verschiedene aufeinanderfolgende Stadien zu erhalten — es handelt sich um die Zahl der Geißelglieder des Regenerats —, sagt ZELENY in einer andern Arbeit, war es notwendig, „to depend upon the variety in relation between the operation and the time of the first moult“, womit die Abhängigkeit der Größe des Regenerats von der Zeit ja ausgedrückt ist.

b) Verlauf der Regeneration.

Ist, wie gesagt, die Zeit zwischen Operation und Häutung sehr kurz, etwa 1—3 Tage, so ist in dieser Zeit noch nichts von einer regenerierten Antenne zu sehen, sondern es zeigt sich uns ein Bild, wie Textfig. V es darstellt.

Wir sehen an diesem mit Boraxkarmin gefärbten und in Nelkenöl durchsichtig gemachten Totalpräparat, daß an Stelle des auf Textfig. T und U noch vorhandenen Wundpfropfes *wpf.* der aber mit der Häutung

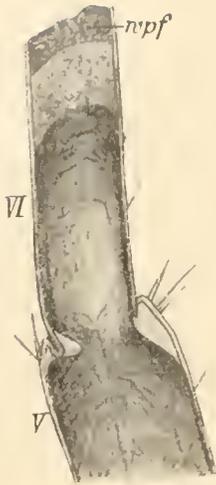


Fig. T.

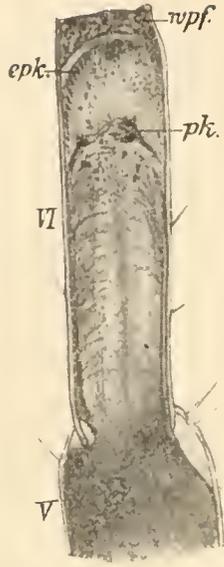


Fig. U.

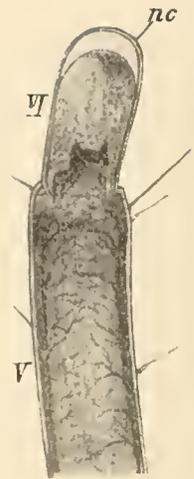


Fig. V.

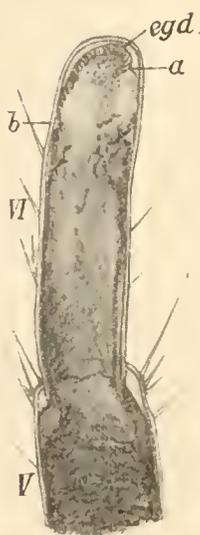


Fig. W.



Fig. X.

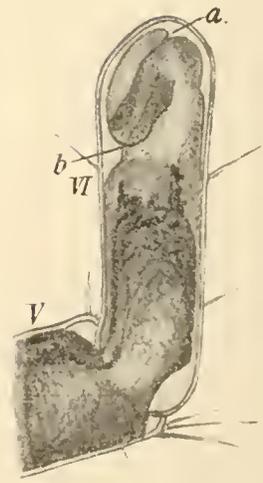


Fig. Y.

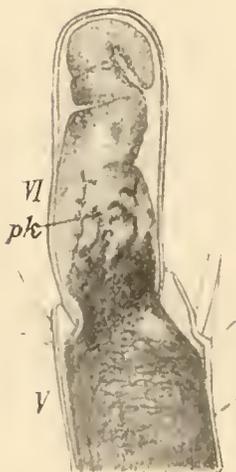


Fig. Z.

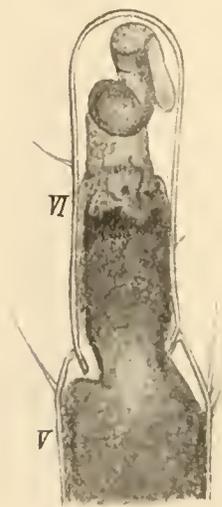


Fig. A¹.

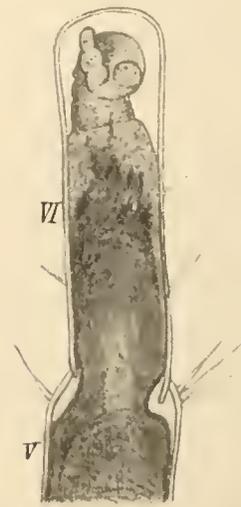
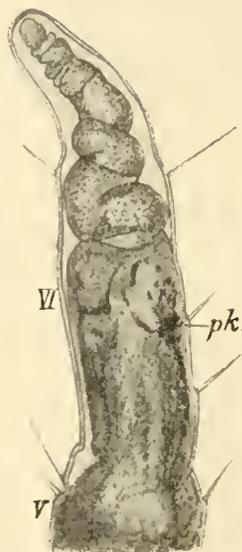
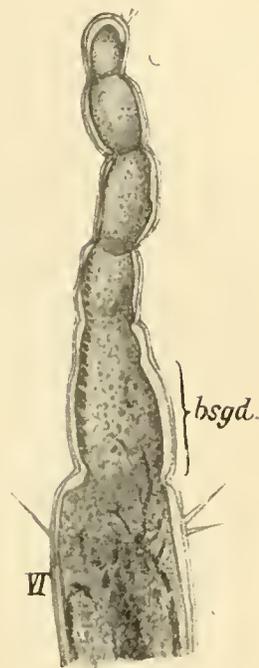


Fig. B¹.

Fig. T—D¹.

Entstehung eines Regenerats nach Amputation des letzten Drittels des VI. Gliedes der 2. Antenne und zwar Fig. T Bildung des Wundpfropfes *wpf*, Fig. U Bildung eines neuen Epithels *epk* unter dem Wundpfropf. Fig. V stellt ein gleiches Stadium nach der Häutung dar (das Tier war 3 Tage vor der Häutung operiert). Das junge Epithel hat eine neue Cuticula ausgeschieden, und unter dieser erfolgt die Weiterentwicklung des Regenerats, wie es Fig. W—C¹ zeigt. Nach abermaliger Häutung entsteht dann ein Regenerat, wie es Fig. D¹ zeigt.

Fig. C¹.Fig. D¹.

abgeworfen worden ist, eine neue Chitindecke *nc* getreten ist. Unter ihr ist dann deutlich der Anfang der Regeneration zu erkennen, bestehend aus einer knospenartigen Abrundung der Hypodermis.

Diese knospenartige Abrundung wird später zur Spitze des Regenerats, d. h. zum Endgliede der Geißel. Von hier aus erfolgt dann, und zwar in zentripetaler Richtung, durch Rückdifferenzierung der alten Hypodermis die Bildung des sog. Regenerats.

Auf die Einzelheiten dieser Vorgänge kann ich an dieser Stelle nicht eingehen, da eine rein makroskopische Betrachtungsweise leicht zu Irrtümern führen könnte. Ich verweise deshalb auf den histologischen Teil dieser Arbeit, in welchem die angedeuteten Punkte eine eingehendere Besprechung finden.

Hier beschränke ich mich nur darauf, in groben Zügen die Weiterentwicklung des Regenerats zu schildern.

Erwähnen darf ich vielleicht an dieser Stelle noch, daß es für den Verlauf der Regeneration ganz gleichgültig ist, ob kurze Zeit nach der Operation die Häutung eintritt und somit der Wundpfropf abgeworfen wird oder ob vorläufig keine Häutung erfolgt und der Wundpfropf auf diese Weise noch längere Zeit erhalten bleibt.

Der einzige Unterschied besteht nur darin, daß in letzterm Falle von der knospenartigen Abrundung der Hypodermis vorläufig kein neues Chitin ausgeschieden wird, da die Regeneration ja unter dem

Schutze des Wundpfropfes erfolgen kann. und darin, daß die Regeneration hiernach nur einer Häutung erfolgt, während im andern Falle zwei Häutungen nötig sind.

Gleichzeitig mit der Rückdifferenzierung der alten Hypodermis zu den neuen Gliedern des Regenerats geht auch ein Wachstum derselben einher, so daß das Regenerat bald nicht mehr genügend Platz hat, um in seinem engen Futteral ausgestreckt liegen zu können. Die Folge davon ist, daß es sich hakenförmig krümmt oder bei noch stärkerem Wachstum schrauben- oder knäuelartig dreht bzw. windet; ich habe einige solcher Formen in Textfig. Y—C¹ abgebildet.

Dieser Vorgang des Sichkrümmens des Regenerats unter der alten Chitinhülle ist für *Asellus* bereits in KORSCHOLT'S Buch über „Regeneration und Transplantation“ beschrieben worden, und auch ZUELZER hat ihn bei demselben Tiere beobachtet.

Ferner ist auf ihn hingewiesen worden von VOLDEMAR WAGNER bei der Tarantel, von BORDAGE bei den Phasmiden und von OST bei *Porcellio scaber*.

Mit der allmählichen Ausbildung des Regenerats einher geht eine Resorption des Pigments. Dies zeigt sich äußerlich schon dadurch, daß die Spitze des operierten Stumpfes ein helles Aussehen annimmt, im Gegensatz zu dem übrigen Teil, der durch das Pigment fast schwarz gefärbt ist.

Dieses Zurückweichen des Pigments, verbunden mit dem Auftreten bleicher Stümpfe oder heller Kegel, wie KLINTZ es nennt, ist auch von OST bei *Porcellio* beschrieben worden, und auch ich konnte dasselbe sowohl bei diesem Tiere als auch bei *Oniscus* beobachten. Stets ist das Auftreten dieser bleichen Stümpfe ein Zeichen dafür, daß unter der alten Chitindecke bereits Formbildungsvorgänge stattgefunden haben, wie das aus Textfig. T—C¹ auch deutlich zu ersehen ist.

Nach der Häutung tritt dann das noch fast gänzlich pigmentlose Regenerat (Textfig. D¹) zutage, ist aber jetzt noch um ein bedeutendes kleiner als die normale Antenne. Die endgültige Länge wird erst, wie das auch ZUELZER beschrieben hat, erst nach 2—3, doch möchte ich sagen, oft erst nach 3—4 Häutungen erreicht und zwar in der Weise, daß das Basalglied der Geißel (Textfig. E¹ *bsgd*) neue Geißelglieder abschnürt, ein Vorgang, auf den ich noch zurückkommen werde. Oft scheint es zwar, als ob auch die einzelnen Geißelglieder sich segmentierten, wie z. B. in Textfig. E¹ das Endglied, doch

habe ich dafür keine Beweise, da sich der Verlauf dieser Vorgänge am lebenden Tiere nicht mit Sicherheit nachweisen läßt.

Nach 3–4 Häutungen nimmt endlich das Regenerat auch wieder das Aussehen der normalen Antenne an, indem das Pigment von dem alten Stumpf aus auf dieses übergewuchert ist. Anfangs sieht man nur lange Fäden von Pigmentkörnchen, die sich aber bald verästeln und ein dichtes Netz bilden.

Hier muß nun noch erwähnt werden, daß man aus der äußern Form des Regenerats noch lange nicht mit absoluter Sicherheit auf seine innere Organisation schließen kann, denn es kommen äußerlich wohlausgebildete Regenerate vor, die noch keine Muskeln aufweisen, obwohl die Gelenke schon ausgebildet sind.

Die Bewegung erfolgt in diesem Falle lediglich von den Muskeln des alten Stumpfes aus.

Es muß nun unterschieden werden zwischen einer Regeneration, welche stattfindet nach Nichtautotomie — oder wenn ich mich eines vielgebrauchten Ausdrucks, der aber die Verhältnisse falsch darstellt, bedienen darf, von der „Schmittstelle“ aus — und einer solchen, die auftritt nach vorhergegangener Autotomie.

Der Vorgang der Regeneration an sich ist bei beiden genau derselbe, nur das Endresultat ist ein etwas verschiedenes.

Betrachten wir zuerst, in welcher Weise der amputierte Teil der Antenne ersetzt wird, wenn keine Autotomie vorhergegangen ist, so sehen wir, daß die Regeneration genau so verläuft, wie ich es weiter oben schon beschrieben habe. Dabei ist es vollkommen gleich, an welcher Stelle eines Gliedes der Amputationsschnitt geführt wird. Stets wird zuerst das Endglied der Geißel gebildet, dann die übrigen, und erst zuletzt wird das durchschnittene Glied vervollständigt. Die ganze Regeneration erfolgt gewöhnlich auf Kosten dieses durchschnittenen Gliedes, oft auch noch des nächsten, wie das in Textfig. F¹ zu erkennen ist, indem die alte Hypodermis dieses Gliedes zum Aufbau der neuen Geißelglieder dient.

Zum bessern Verständnis der Textfig. F¹ möchte ich noch hinzufügen, daß sie ein 20 Tage altes Regenerationsstadium kurz vor

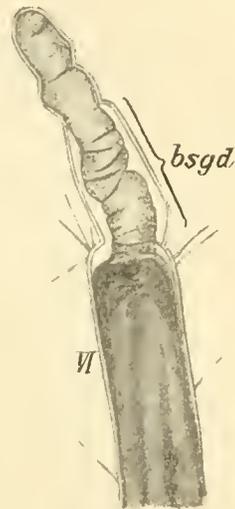


Fig. E¹.

Wachstum eines Geißelregenerats durch Segmentabschnürung im Basalglied *bsgd* der Geißel.

der Häutung darstellt. Der Amputationsschnitt ist durch das zweite Drittel (von der Basis aus gerechnet) des VI. Gliedes geführt worden, wie noch an dem Wundpfropf *wpf* zu erkennen ist. Zuerst gebildet wurde die Spitze *a*, das spätere Endglied der Geißel; dann

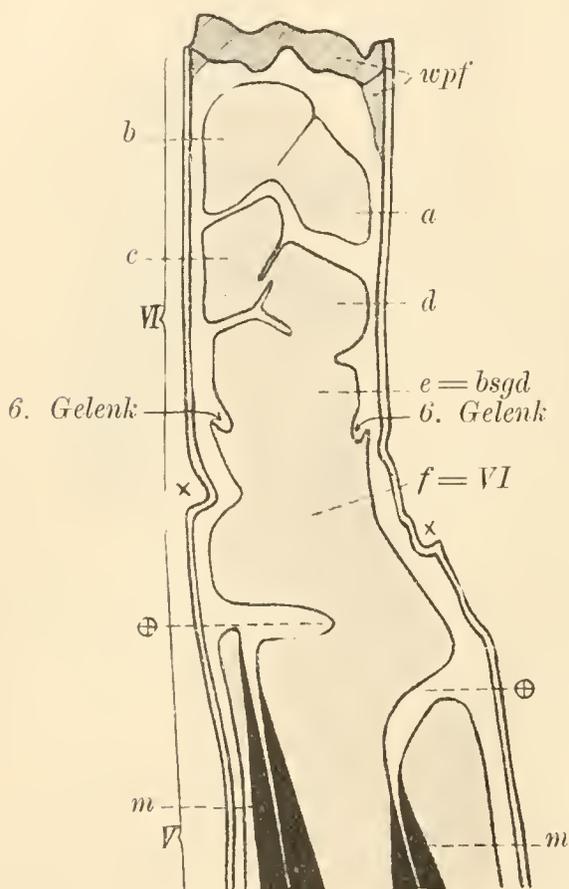


Fig. F¹.

Verlauf der Regeneration in zentripetaler Richtung (zuerst wurde *a*, dann *b*, *c*, *d* usw. gebildet) durch Umbildung der Hypodermis des alten Stumpfes. Die Bildung des Regenerats beschränkt sich nicht auf das amputierte VI. Glied, sondern geht über auf das V. Glied, so daß die Ansatzstellen der Muskeln *m* weiter proximal zu liegen kommen.

diesem ein Teil entfernt worden ist, das V. Glied also jetzt länger ist als das VI., trotzdem nach der Häutung diese beiden Glieder oft wieder eine den normalen Verhältnissen ziemlich entsprechende Länge der Glieder aufweisen — natürlich in verkleinertem Maßstabe.

Was nun die Zahl der nach Nichtautotomie regenerierten Geißelglieder betrifft, so ist sie im allgemeinen sehr gering; das meiste,

folgen einige weitere Teile der Geißel *b*, *c*, *d* und *e*, das Basalglied derselben — womit jedoch nicht gesagt sein soll, daß *b* dem 2., *c* dem 3. und *a* dem 4. Geißelsegment (von der Spitze aus gerechnet) entspreche —; dann erst erfolgt die Bildung des VI. Gliedes des Schaftes *f*, die hier zum großen Teil durch Umbildung der Hypodermis des V. Gliedes des alten Antennenstumpfes vor sich gegangen ist. Zwischen dem neugebildeten VI. Glied *f* und dem Basalglied der Geißel *e* sieht man deutlich die 6. Gelenkfalte.

Dadurch, daß ein Teil des alten V. Gliedes zum Aufbau des neuen VI. Gliedes verwandt wird, wird ersteres natürlich bedeutend kürzer, denn die Insertionsstelle der Muskeln dieses Gliedes, die früher bei \times gelegen hatte, liegt jetzt weiter proximal bei \oplus .

Hierdurch wird es auch vielleicht verständlich, weshalb bei Nichtautotomie das V. und VI. Glied, nachdem doch von

was ich gezählt habe, waren 19 Segmente, doch mögen gelegentlich ein paar mehr vorkommen, denn die Zahl hängt ja, wie schon früher erwähnt, von der Zeit ab, welche zwischen der Operation und der Häutung liegt.

Eine Ausnahme von dem oben geschilderten Verlauf der Regeneration macht nur die Geißel, d. h. wenn sie selbst amputiert wird doch gehe ich, um mich nicht zu sehr wiederholen zu müssen, hierauf erst später ausführlicher ein. An dieser Stelle darf ich vielleicht nur bemerken, daß, wenn man ein Stück der Geißel entfernt, sich zuerst das durchschnittene Segment zum Endglied der Geißel vervollständigt und daß dann die weitere Bildung neuer Segmente von dem Basalgliede der Geißel übernommen wird.

Was nun die Regeneration nach vorhergegangener Autotomie betrifft, so unterscheidet sie sich von der, die ohne Autotomie erfolgt ist, nur dadurch, daß eine bessere Proportionalität der ganzen Antenne erzielt wird. Diese äußert sich darin, daß verhältnismäßig viele Geißelsegmente regeneriert werden, so daß die Geißel, wie bei der normalen Antenne, länger ist als der Schaft.

Überhaupt ist, was die Masse anbelangt, die Regeneration nach Autotomie stets eine größere als nach Nichtautotomie. Daher kommt es auch, daß das Regenerat in diesem Falle viel häufiger knäuelartig gewunden (s. KORSCHOLT „Regeneration und Transplantation“ fig. 41) in seiner Chitinkapsel liegt als sonst, ein Umstand, der aber auch darauf zurückzuführen ist, daß infolge der Kürze der Basalglieder, die ja das ganze Regenerat in sich aufnehmen müssen, der Raum viel kleiner ist, als wenn die Regeneration nach Nichtautotomie, also von der „Schnittstelle“ aus, erfolgt.

Ich erwähnte schon, daß dieser Ausdruck schief ist, d. h. eine falsche Vorstellung über die Art der Regeneration erwecken könnte. Das ist insofern der Fall, als die eigentliche Schnittstelle da liegt, wo sich der Wundpfropf bildet und später an dem Regenerat überhaupt nicht mehr vorhanden ist. Auch findet ja die Regeneration gar nicht von der Schnittstelle aus statt, sondern hat, wie ich das schon gezeigt habe und später noch ausführlicher besprechen werde, ihren Ursprung unter derselben.

c) Die Regeneration als Anpassungserscheinung.

Durch die experimentellen Untersuchungen von MORGAN und PRZIBRAM hat die WEISMANN'sche Anschauung, daß die an die Auto-

tomie gebundene Regeneration eine durch Selektion hervorgerufene Anpassung sei, eine entschiedene Gegnerschaft gefunden. Auch hat sich im Laufe der Jahre das Material, das gegen die Auffassung von WEISMANN spricht, derartig vermehrt, daß PRZIBRAM am Schlusse seines Werkes über Experimental-Zoologie 2. Teil sagen konnte: „Die Regenerationsfähigkeit ist unabhängig von der Verlustwahrscheinlichkeit, der Gebrechlichkeit oder der Lebenswichtigkeit eines Körperteiles, außer wenn diese Umstände physiologische Regeneration begünstigen.“

Daß die Regeneration nicht an eine bestimmte Stelle, also etwa das Bruchgelenk, gebunden ist, zeigten schon BORDAGE, MORGAN, PRZIBRAM, E. SCHULTZ, FRIEDRICH, OST, KLINTZ, ZUELZER und andere, wenn auch MORGAN an *Pagurus* nachwies, daß sie nach Autotomie „schneller“ erfolgt. Eine „vollkommenere“ Regeneration nach Autotomie beobachteten BORDAGE und GODELMANN bei den Phasmiden, FRIEDRICH bei den Spinnen, PRZIBRAM bei der ägyptischen Gottesanbeterin und OST und KLINTZ bei *Porcellio scaber*, und hierin wurde von GODELMANN, FRIEDRICH und OST ein Beweis für die WEISMANN'sche Auffassung erblickt.

Auch ich habe nun festzustellen versucht, ob die Regeneration nach vorhergegangener Autotomie eine vollkommenere ist und zwar in der Weise, daß ich einer Reihe von Asseln die eine 2. Antenne ungefähr im zweiten Drittel des VI. Gliedes amputierte, die andere dagegen durch Autotomie entfernte. Nach erfolgter Häutung und Regeneration zeigte sich dann, daß von 21 Tieren 13 die durch Autotomie entfernte Antenne länger regeneriert hatten als die andere. Bei 5 Tieren jedoch war das Gegenteil der Fall, also diejenige Antenne, die nicht autotomiert hatte, war die längere, und bei 3 Tieren waren beide Antennen gleichlang.

Aus diesen Resultaten dürfte nun wohl der Schluß zu ziehen sein, daß in der Tat die Regeneration durch die Autotomie günstig beeinflußt wird, insofern als nach vorhergegangener Autotomie das Regenerat größer, also auch wohl vollkommener ist, und so ließe sich diese Tatsache wohl zugunsten der WEISMANN'schen Auffassung verwenden; im übrigen aber möchte ich bemerken, daß die Größenunterschiede zwischen einem nach Autotomie entstandenen Regenerat und einem solchen, das ohne vorherigen Abwurf des operierten Stumpfes gebildet worden ist, meistens nur sehr gering sind, wenn auch hier natürlich Ausnahmen vorkommen.

Fast immer aber weist, wie das auch von ZUELZER beobachtet

worden ist, das Endglied der regenerierten Geißel mehr Borsten auf als die normale Antenne.

Gegen die WEISMANN'sche Theorie spricht dagegen nicht nur der Umstand, daß, wie schon gesagt, eine Regeneration auch ohne vorhergegangene Autotomie erfolgt, sondern auch das, daß die 1. Antennen, die der Fähigkeit des Selbstamputierens entbehren, ebensogut regenerieren wie die 2. Antennen.

d) Kompensatorische Regulation.

Ich muß jetzt noch mit einigen Worten auf einen Vorgang eingehen, den ZUELZER als kompensatorischen Regulationsprozeß bezeichnet. ZUELZER versteht hierunter den Vorgang, daß, wenn man die beiden 2. Antennen einer Assel in ungleicher Länge amputiert, die Regeneration in beiden Fühlern ungleich schnell verläuft und zwar derartig, „daß bei der ersten Häutung nach der Amputation der mehr amputierte Fühler mehr regeneriert hatte und dadurch die gleiche Länge beider Fühler trotz noch nicht vollständiger Größe bereits bei dieser Häutung völlig hergestellt war. Nach der oder den beiden folgenden Häutungen ist dann der Zuwachs an Masse bei beiden Fühlern der gleiche.“

Diese kompensatorische Regulation soll bei ungefähr 40 % der so operierten Fühler eintreten, und zwar sollen sie schon bei der auf die Amputation folgenden Häutung fertig regeneriert sein, d. h. ihre ursprüngliche Länge wieder erreicht haben.

Ich habe nun 30 Asseln auf diese Verhältnisse hin untersucht und bin zu Resultaten gelangt, die von denen ZUELZER's etwas abweichen.

So habe ich, wie das aus Tabelle IV ersichtlich ist, 10 Asseln die beiden Fühler ungleich lang amputiert, aber in keinem Fall trat eine wirkliche kompensatorische Regulation in dem Sinne ein, daß beide Fühler nach der Häutung gleichlang waren. Allerdings scheint bei der stärker amputierten Geißel das Bestreben vorhanden zu sein, durch schnellere Regeneration die Länge der kürzer amputierten zu erreichen, denn von den 10 Tieren haben 9 an der stärker amputierten Geißel ein paar Segmente mehr regeneriert.

Um nun zu sehen, ob eine amputierte Geißel schon nach einer Häutung ihre frühere Länge wiedererreicht, zählte ich vor der Operation die Segmente. Auch hierbei fand ich, daß in keinem einzigen Falle nach der ersten Häutung die ursprüngliche Länge wiedererreicht wurde. Bei einigen Tieren, die ich daraufhin weiter be-

Tabelle IV.

Kompensatorische Regulation.

Datum	Linke Geißel amputiert im	Rechte Geißel amputiert im	Regeneriert	Linke Geißel	Zuwachs	Rechte Geißel	Zuwachs	Größerer Zuwachs bei der
22./2.	Segment 16.	Segment 22.	6./4.	Segmente 27	Segm. 11	Segmente 32	Segm. 10	stärker amputierten Ant.
26./3.	25.	8.	5./5.	41	16	23	15	weniger amputierten Ant.
„	9.	3.	9./4.	25	16	22	19	stärker amputierten Ant.
„	22.	16.	9./4.	35	13	31	15	„
„	15.	24.	12./4.	26	11	30	6	„
„	10.	17.	12./4.	25	15	31	14	„
„	20.	7.	10./4.	33	13	23	16	„
„	11.	18.	10./4.	27	16	30	12	„
„	7.	13.	16./4.	21	15	27	14	„
„	19.	23.	8./4.	31	12	33	10	„

Tabelle V.

Amputations-Datum	Zahl der Geißel-segmente vor der Amputation	Zahl der Geißel-segmente nach der Amputation	1. Häutung und Regeneration	Zahl der Geißelglieder nach der Regeneration	2. Häutung und Regeneration	Zahl der Geißelglieder nach der 2. Häutung
11./10.	87	31	23./10.	43		
„	67	14	19./10.	22	1./11.	42
„	80	35	23./10.	45		
„	81	43				
„	76	30	22./10.	37		
„	65	32				
„	63	20	22./10.	30		
„	82	32	25./10.	39	29./11.	61
„	74	25	24./10.	36		
„	64	22	18./10.	27		
„	66	40	19./10.	43		
„	78	16	30./10.	35		
„	79	31				
„	73	25	29./10.	35		
„	73	34				
„	83	29	9./11.	46		
„	82	33	24./10.	42	24./11.	65
„	74	48	16./10.	52	13./11.	67
„	76	33	18./10.	38	14./11.	53
„	76	42				

obachtete, war das Regenerat selbst nach der 2. Häutung noch kleiner als die ursprüngliche Antenne. Tabelle V möge diese Verhältnisse näher erläutern.

Wird dagegen bei einer Antenne die Hälfte oder die ganze Geißel amputiert, bei der andern aber außer der ganzen Geißel noch 1—2 Schaftglieder, so sagt ZUELZER, „kann kompensatorische Regulation eintreten; es ist dies aber durchaus nicht immer der Fall.“

Hierher wären auch die Fälle zu rechnen, bei denen auf der einen Seite, wie ich das schon beschrieben habe, die ganze Antenne durch Autotomie im Bruchgelenk entfernt wurde, auf der andern Seite hingegen nur ein Teil des VI. Gliedes amputiert wurde.

In beiden Fällen konnte auch ich gelegentlich kompensatorische Regulation beobachten, wenigstens insofern, als nach der Regeneration oder vielmehr nach der folgenden Häutung beide Antennen die gleiche Länge aufwiesen.

e) Unregelmäßigkeiten und Mißbildungen.

Wenn man auch im allgemeinen den Satz aufstellen kann, daß, vorausgesetzt daß zwischen der Amputation und der Häutung genügend Zeit liegt, das Regenerat nach der ersten Häutung schon gut entwickelt und gebrauchsfähig ist, so kommen doch die mannigfaltigsten Abweichungen von dieser Regel vor. Als einige der vielen Beispiele hierfür mögen Textfig. G¹ und H¹ dienen. Beide Abbildungen stellen die 2. Antennen je einer Assel dar, und in beiden Fällen wurde die rechte Antenne durch Autotomie im Bruchgelenk * entfernt, die linke dagegen im VI. Gliede amputiert (Textfig. G¹ $\frac{1}{3}$ des VI. Gliedes, Textfig. H¹ $\frac{2}{3}$ des VI. Gliedes).

Nach der Häutung, die bei Textfig. G¹ nach 15 Tagen, bei Textfig. H¹ nach 18 Tagen eintrat, hatte dann im erstern Falle nur die autotomierte, im andern Falle dagegen nur die nichtautotomierte Antenne ein brauchbares Regenerat gebildet, während die andern beiden nur Anfänge einer Regeneration zeigen.

Daß in einem Falle nach 20 Tagen noch keine Regeneration eingetreten war, der amputierte Stumpf vielmehr noch auf dem Stadium der Wundheilung stand, habe ich bereits erwähnt.

Direkte Mißbildungen, d. h. Gebilde, die von dem Aussehen einer Antenne bedeutend abwichen, habe ich nicht beobachtet, höchstens waren die Regenerate bisweilen in der Entwicklung zurückgeblieben und sahen infolgedessen krüppelhaft aus, was aber durch die nächsten Häutungen ausgeglichen werden kann.

Ebensowenig ist mir je eine hypertrophische Regeneration zu Gesicht gekommen, wie sie von ZUELZER beobachtet und abgebildet worden ist.

Was endlich eine wiederholte Regeneration betrifft, so habe ich denselben Tieren bis zu 4 Malen nacheinander das betreffende



Fig. G¹.

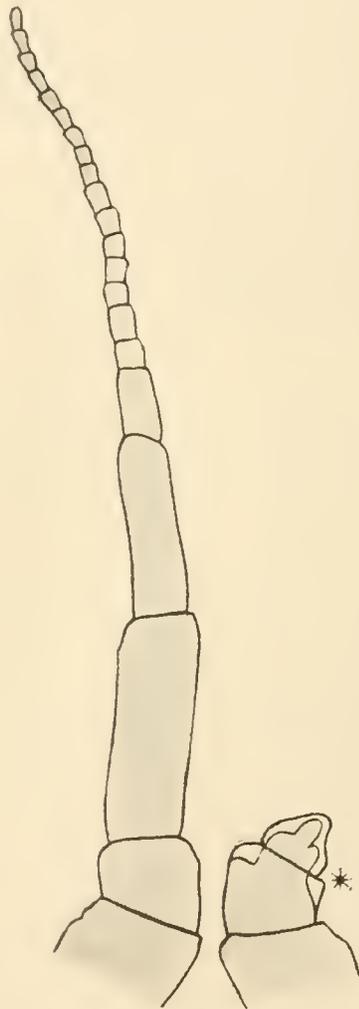


Fig. H¹.

Fig. G¹. Anormale Regeneration der linken, nichtautotomierten Antenne.
 Fig. H¹. Anormale Regeneration der rechten Antenne nach Autotomie.

Regenerat immer wieder amputiert, ohne daß die Regenerationskraft aufgehört hätte.

Die Antenne, oder vielmehr das Regenerat, wurde aber zuletzt so klein, daß eine Amputation nicht mehr möglich war.

III. Das Verhalten der Organe und Gewebe bei der Regeneration.

Die histologischen Vorgänge bei der Regeneration von Arthropoden sind bereits 1887 sehr eingehend untersucht worden und zwar von V. WAGNER bei den Spinnen. Die Befunde dieser Arbeit wurden dann später, wenigstens soweit sie die biologische Seite der Regeneration und die Wundheilung behandelten, von E. SCHULTZ bestätigt, und in neuerer Zeit finden die Beobachtungen der genannten Forscher eine weitere Stütze in der Arbeit von FRIEDRICH.

Auch über die Regeneration der Crustaceen sind, was die histologische Seite derselben betrifft, nur wenig Arbeiten vorhanden; ich erwähne nur REED, welche den Flußkreb, und OST, der die Kellerassel in bezug auf die Regeneration der Gewebe genauer untersucht hat. Eine neuere Arbeit von V. JANDA über die Regeneration bei *Asellus aquaticus* konnte ich leider nicht berücksichtigen, da sie in tschechischer Sprache geschrieben ist und auch keinen Auszug in deutscher, französischer oder englischer Sprache enthält. Es ist dies umso bedauerlicher, als die Abbildungen JANDA's zum großen Teil mit den meinen übereinstimmen.

Wenn auch die Ergebnisse dieser neuern Autoren bezüglich der Regeneration der einzelnen Gewebsarten wesentlich von denen WAGNER's abweichen, so sind doch seine Angaben über die Wundheilung größtenteils auch heute noch anerkannt, und ich möchte deshalb mit einigen Worten seine Beobachtungen hierüber wiedergeben.

1. Wundheilung.

WAGNER sah gleich nach der Verletzung eines Beines der Tarantel einen Tropfen Blut aus der Wunde austreten; doch schon nach 1—2 Minuten bildeten die Blutkörperchen, die sich mittels ihrer Pseudopodien zu einer dichten Zellenmasse zusammengelegt hatten, in Verbindung mit dem geronnenen Fibrin, am Grunde der Wunde eine weißliche Masse. Nach 3 Tagen nimmt diese Masse ein zimmetfarbenes, beinahe schwarzes Aussehen an und stellt jetzt einen chitinösen Wundpfropf dar, indem sich sowohl die amöboiden als die farbigen Blutzellen (les amiboïdes et les colorées) chitinisiert haben. Dieser Wundpfropf hat eine unregelmäßige Struktur, und die Grenzen der einzelnen Zellen, die ihn zusammensetzten, verschwinden bald.

Diese Bildung des sog. „Chitinpfropfes“ durch Blutzellen wird auch von SCHULTZ angenommen, allerdings in Ermangelung einer andern Erklärungsweise. So sagt SCHULTZ: „So sonderbar es auch erscheinen mag, so sehe ich doch keinen andern Ausweg, als einigen Blutkörpern die Fähigkeit der Chitinausscheidung zuzuschreiben, es sei denn, daß die chitinbildenden Zellen des Pfropfes Matrixzellen sind, die ihre Form und Gestalt verändert haben. Dort sah ich auch nie ein Austreten von Matrixzellen aus ihrem Verbande.“

Dieser Ansicht von WAGNER und SCHULTZ schließt sich auch FRIEDRICH an. Er beschreibt den Vorgang der Wundheilung wie folgt: „Ist die Wunde durch die Blutzellen provisorisch geschlossen, so löst sich die Matrix an der Wunde vom Chitinpanzer los, zieht sich zurück und verwächst mit ihrem durchschnittenen Rande, wodurch ein zweiter Verschuß der Wunde gebildet wird. Unterdessen beginnen die Leucocyten an der Wundfläche selbst eine Chitinschicht nach der andern abzusondern, so daß wir 3 Tage nach der Operation an Stelle des ursprünglichen, weißen Zellpföpfchens ein dunkles Chitinpföpfchen von ziemlicher Stärke vorfinden.“

CHILD u. YOUNG fanden gleichfalls bei ihren Regenerationsversuchen an Agrioniden-Nymphen, daß die Wunde durch eine dunkel gefärbte Kappe von teilweise chitinöser Beschaffenheit verschlossen wird, doch lassen sie, ebenso wie VERHOEFF, der die Wundheilung an *Carabus* studierte, die Frage nach der Herkunft dieses Chitins offen.

Endlich darf ich vielleicht noch die Resultate der Ost'schen Arbeit wiedergeben, da sie in mancher Beziehung von denen der vorher zitierten Arbeiten abweichen. OST findet, daß bei *Porcellio scaber* der erste Wundverschluß durch die Bildung eines Blutgerinsels zustande kommt. Unter diesem Verschluß sammeln sich dann Reste durchschnittenen Gewebes, wie Muskelfasern- und Kerne, Nervkerne und Drüsenmassen an, die Mehrzahl dieser Zellen und Kerne aber besteht aus Hypodermiszellen.

Unter dem Schutze dieses provisorischen Wundpfropfes wandern dann von der Seite her die Zellen der Hypodermis über die Schnittfläche hinüber und bilden ein neues Epithel, das schichtenweise Chitin absondert, ein Chitin, das also von den Hypodermiszellen gebildet worden ist.

Hierdurch unterscheidet sich die Wundheilung von *Porcellio* wesentlich von der der Spinnen, indem es nicht mehr nötig ist, die Bildung des Chitinverschlusses den Blutzellen zuzuschreiben.

Ich mußte auf diese Verhältnisse etwas genauer eingehen, da die Vorgänge der Wundheilung bei der 2. Antenne von *Asellus* in vielen Punkten sehr an die oben beschriebenen erinnern und ich bei meinen Untersuchungen, solange ich noch nicht alle Stadien erhalten hatte, des öftern in Versuchung kam, mich den Ansichten der genannten Autoren anzuschließen.

Bei genauer Prüfung jedoch fand ich, daß die Wundheilung bei *Asellus* doch in vieler Hinsicht abweichend von derjenigen der Spinnen und der Kellerassel verläuft, was nicht ausschließt, daß in andern Punkten eine große Übereinstimmung herrscht.

So konnte auch ich beobachten, daß stets beim Durchschneiden der Antenne eine mehr oder weniger große Menge von Blut aus der Wunde austrat.

Die mikroskopische Untersuchung ergab nun, daß diese Blutmasse zum größten Teil aus Blutflüssigkeit besteht, doch treten außerdem auch sehr viele farblose Blutkörperchen oder Zellen mit aus. Fig. 1, Taf. 4 zeigt dies sehr deutlich. Das Tier, dem dieser Schnitt entstammt, wurde unmittelbar nach der Operation konserviert, und man sieht, wie wohl infolge der Wirkung des Scherenschnittes, Teile der Hypodermis *h* über die Wundfläche hinübergerissen worden sind und so dazu beigetragen haben, den austretenden Blutzellen *bz* den Weg zu versperren.

Auf diese Weise bildet sich dann binnen weniger Minuten mit Hilfe der Blutzellen und durch gleichzeitige Gerinnung der Blutflüssigkeit *bfl* ein Wundpfropf, der kein Blut mehr durchläßt (Fig. 2, *wpf*). Die Blutzellen *bz* legen sich derartig zusammen, daß sie durch Vereinigung ihrer Plasmafortsätze — darauf, daß die Blutzellen imstande sind pseudopodienartige Plasmafortsätze auszusenden, habe ich bereits früher hingewiesen — einen festen Verband bilden und nur zuweilen lose nebeneinander liegen. Es kommt auch vor, daß, wie Ost dies beschreibt, zwischen den Blutzellen Muskel- und Nerven-elemente liegen und wie das auch auf Fig. 12 *m* zu sehen ist, doch ist das seltener der Fall, da diese Gewebsteile sich unmittelbar nach der Amputation ein beträchtliches Stück von der Wundfläche zurückziehen (Fig. 1), vorausgesetzt, daß der Schnitt nicht gerade durch die Ursprungsstelle des Muskels geführt wurde. Dieses Sichzurückziehen der Muskeln und des Nerven ist auch von WAGNER, FRIEDRICH, CHILD u. YOUNG und OST beobachtet worden. Zerfallserscheinungen dieser Gewebe treten erst später auf.

Zum Unterschiede von den normalen Blutzellen, deren Kerne

sehr chromatinreich sind und sich mit Hämatoxylin tiefblau färben, fangen die Kerne derjenigen Blutzellen, die den Wundpfropf bilden, an etwas aufzuquellen; das Chromatin beginnt zu zerfallen und schwindet schließlich ganz, so daß die Kerne allmählich ein immer blasserer Aussehen annehmen, ein Verhalten, das noch auf Fig. 7 zu erkennen ist, wo nur noch einige wenige gequollene, blasse Kerne *bk* erhalten sind. Auf Fig. 8 hingegen fehlen sie schon ganz, so daß hier die ursprüngliche Entstehung des ersten Wundverschlusses durch Blutzellen schon gar nicht mehr zu erkennen ist.

Inzwischen schieben sich nun, genau wie Ost das bei *Porcellio* beschreibt, doch nicht in so regelmäßiger Weise, von der Seite die Hypodermiszellen unter dem Schutze des ersten Wundpfropfes über die Wundfläche hinweg (Fig. 3 *h*) und bilden bald durch Nachschub immer neuer Zellen eine ziemlich dicke Lage solcher Hypodermiszellen (Fig. 4 u. 5). Die Kerne dieser Zellen sind am Rande im allgemeinen von etwas länglicherer Gestalt als nach der Mitte zu, was vielleicht auf die verschiedenen Zug- und Druckverhältnisse an der Peripherie und im Zentrum zurückzuführen ist. Diese Hypodermiskerne sind ziemlich klein und unterscheiden sich ohne weiteres von allen andern Kernen durch ihre tiefblaue bis schwarze Färbung mit Hämatoxylin.

Um nämlich alle Einzelheiten auf diesen Schnitten erkennen zu können, muß man die Präparate für diese Untersuchungen etwas überfärben, und daher rührt denn auch diese intensive Färbung der Hypodermiskerne, die sonst in dem Maße nicht hervortritt.

Auch FRIEDRICH fand bei den Spinnen einen zweiten Verschuß der Wunde durch die Hypodermis, doch war er nicht durch Herüberschieben der Hypodermiszellen von der Seite her zustande gekommen, wie wir gesehen haben, sondern dadurch, daß die Hypodermis sich von der Wand abhob und ihre Enden sich vereinigten. Der Erfolg ist also in beiden Fällen der gleiche.

Nun aber scheiden unterdessen nach FRIEDRICH die Leucocyten an der Wundfläche eine Chitinschicht nach der andern aus, was nach Ost die von der Seite herübergeschobenen Hypodermiszellen übernehmen und wie es auch bei *Asellus* der Fall ist.

Man sieht sehr deutlich, wie an der Grenze der neuen Hypodermissschicht und des durch Blutzellen gebildeten Wundpfropfes eine Masse ausgeschieden wird, die sich mit Hämatoxylin-Eosin intensiv rot färbte (Fig. 4 *ch*).

Dadurch unterscheidet sich diese Masse zwar wesentlich von

dem gewöhnlichen Chitin, das sich, selbst unmittelbar nach der Ausscheidung, blaß-bläulich färbt, aber ich halte es trotzdem für eine Art Chitin, weil es nur durch die darunter befindliche Lage von Hypodermiszellen entstanden sein kann.

Da diese Zellen nun oft sehr unregelmäßig liegen, nimmt auch die ausgeschiedene Chitinschicht eine unregelmäßige Form an (Fig. 7, 10 u. 11 *ch*).

Während nach WAGNER, FRIEDRICH und CHILD u. YOUNG sich die ganze Masse der den Wundpfropf darstellenden Blutzellen zu einem chitinösen Pfropf umbildet, ist dies, wie aus obiger Darstellung hervorgehen dürfte, bei *Asellus* nicht der Fall, und das zeigen ja auch die Abbildungen Fig. 4, 6 u. 7 *ch*, auf denen nur die ganz dunkle Zone die Chitinausscheidung darstellt.

Der von dieser Zone distal gelegene erste oder primäre Wundpfropf kann später abfallen (Fig. 10 u. 11). Aber auch die Chitinschicht selbst hat nun, genau wie bei *Porcellio*, nur die Bedeutung einer Schutzhülle für das sich unter ihr neubildende Regenerate.

Während aber die Lage von Hypodermiszellen, die diese Chitinschicht ausgeschieden hat, nach OST gleichzeitig die spätere Spitze des ersten, also nach der üblichen Bezeichnungsweise distalsten Gliedes des Antennenregenerats bildet, liegen diese Verhältnisse bei *Asellus* etwas anders insofern, als diejenigen Zellen, die die Chitinschicht abgesondert haben, nicht gleichzeitig schon die Spitze des Regenerats darstellen, sondern erst durch Umbildung ihrer Elemente das Material für den Aufbau der Regeneratsspitze liefern.

Auf diesen Vorgang der Umbildung möchte ich jetzt im Folgenden etwas näher eingehen. Da aber bei meinem Objekt Zellgrenzen so gut wie nie zu unterscheiden sind und alle histologischen Unterschiede sich nur im Kern zu erkennen geben, so sei es mir gestattet, in Zukunft nur diesen zu berücksichtigen und statt von Zellen der Kürze halber nur von ihren Kernen zu sprechen, indem für „Kern“ immer „Zelle mit Kern“ zu setzen ist.

Mit der Bildung der oben beschriebenen Chitinschicht muß der Prozeß der Wundheilung als abgeschlossen betrachtet werden, denn alle nun folgenden Vorgänge gehören schon in das Gebiet der Regeneration.

2. Regeneration der Antenne.

A. Bildung der Spitze des Regenerats.

Ich erwähnte bereits, daß von der unter der Chitinschicht liegenden Zellenlage von Hypodermiszellen die am Rande liegenden Kerne eine etwas längliche, die nach der Mitte zu gelegenen eine mehr rundliche Gestalt aufweisen, wie das deutlich zu erkennen ist in Fig. 5. die diese Zellenlage in etwas größerem Maßstabe als Fig. 4 darstellt: der primäre Wundpfropf, der auf Fig. 4 *wpf* noch zu sehen ist, ist dabei fortgelassen. Desgleichen wies ich darauf hin, daß die verschiedene Form dieser Kerne wahrscheinlich durch verschiedene Druck- und Zugwirkungen zustande gekommen wäre, denn durch die Art der Schnittführung, insofern als vielleicht einige der länglichen Kerne quer getroffen wären, können diese Formen der genannten runden Kerne nicht entstanden sein, da derartige Querschnitte, die auch gelegentlich vorkommen, viel kleiner sind.

Aus diesen rundlichen Kernen differenzieren sich nun ungefähr 20 Stunden nach der Operation zuerst einige wenige Kerne heraus, die sofort durch ihre beträchtliche Größe und ein viel helleres Aussehen gegenüber den andern Kernen hervortreten (Fig. 4 u. 5 *epk*). In diesen Kernen tritt auch, da sie sich nicht so stark mit Hämatoxylin färben wie die übrigen Hypodermiskerne, deutlich ein Kernkörper hervor. Auf Fig. 5 findet man alle Übergänge zwischen diesen großen, hellen Kernen und den gewöhnlichen Hypodermiskernen *hk*. Nach und nach wandeln sich nun immer mehr derselben zu den großen, sehr lebensfähig aussehenden, mit einem Nucleolus versehenen Kernen um (Fig. 6), bis eine größere Zahl derselben vorhanden ist (Fig. 7), wobei der Nucleolus nicht immer mit der gleichen Schärfe hervortreten braucht. Endlich legt sich nun die unterste Lage dieser Kerne in eine Reihe (Fig. 8 u. 9), rückt erst etwas (Fig. 10) und später immer mehr von den übrigen Hypodermiskernen ab und bildet so ein neues Epithel, das gleichzeitig die Spitze des Antennenregenerates darstellt (Fig. 11 u. 12).

Ich will nicht leugnen, daß ich, bevor ich die betreffenden Zwischenstadien gefunden hatte, auch daran gedacht habe, daß dieses neue Epithel, das ohne weiteres durch seine großen Kerne auffällt, möglicherweise aus indifferenten Bildungszellen hervorgegangen sein möchte, doch muß ich nach den geschilderten Befunden diese Ansicht fallen lassen.

Dieses neue Epithel ist nun, falls jetzt eine Häutung eintreten würde, imstande Chitin — also eine neue Cuticula — auszuschleiden, wie das Fig. 12 *nc* zeigt, und zwar ein Chitin, das sich in nichts, auch nicht in seiner Färbbarkeit, von dem der übrigen Körperbedeckung unterscheidet.

Es bildet die definitive Körperbedeckung bis zur nächsten Häutung, und unter seinem Schutze vollzieht sich dann die Weiterentwicklung des Regenerats (vgl. Textfig. V u. C¹).

Die Bildung des neuen Epithels, also der Regeneratsspitze, ist im allgemeinen nach 4—10 Tagen abgeschlossen, doch habe ich auch Tiere gefunden, die nach 20 und mehr Tagen noch auf demselben Stadium standen.

Andrerseits kann aber auch diese Regeneratsspitze sehr schnell, und zwar schon nach 2—3 Tagen, gebildet sein. Dies ist, wie ich das ja bereits schon früher beschrieben habe, dann der Fall, wenn das Tier kurz vor der Häutung operiert wurde. Tritt dann die Häutung ein, so wird der Wundpfropf mit dem strukturlosen Chitin und der alten Haut abgeworfen, und der Antennenstumpf ist an seiner Spitze gleichmäßig abgerundet und bedeckt von einem Chitin, das sich, wie oben erwähnt, durchaus nicht von dem normalen Chitin unterscheidet.

Daß dieses Chitin von dem neuen Epithel gebildet worden ist, konnte ich an Schnitten durch die Antenne einer Assel beobachten, die am 3. Tage nach der Operation die hintere Körperhälfte gehäutet hatte und sofort konserviert worden war (Fig. 12). Hier sah man deutlich unter dem primären Wundpfropf *wpf* mit seiner aus strukturlosem Chitin bestehenden innern Zone und der darunter liegenden Schicht von Hypodermiszellen *h* die neue Epithelschicht, die eine ganz regelmäßige Lage Chitin *nc*, genau wie die Hypodermis der übrigen Antennenwandung, ausgeschieden hatte.

B. Bildung der übrigen Glieder.

Da nun die Bildung der übrigen Glieder des Regenerats unter dieser, von dem neuen Epithel ausgeschiedenen Chitindecke, oder, wenn die Häutung erst nach längerer Zeit erfolgt, unter dem Wundpfropf vor sich geht, so können, wie ich das ja bereits beschrieben habe, diese Glieder bei stärkerem Wachstum nicht ausgestreckt in ihrer Hülle liegen bleiben, sondern sie müssen sich krümmen oder winden (Textfig. X—C¹ u. F¹ S. 276, 277 u. 280).

Diesem Verhalten scheint nun schon gleich bei der Anlage des

Regenerats Rechnung getragen zu sein, indem nämlich zuerst eine Anzahl von Hauptwindungen angelegt werden. Jedenfalls sieht man, daß die neugebildete Hypodermis, also die Spitze des Regenerats, sich an einer Stelle nach innen einstülpt (Textfig. W bei *a*) und so einen Teil abgliedert, dessen distales Ende das Endglied der neuen Geißel *egd* darstellt. Während nun die erste Einfaltung allmählich nach innen vorwächst (Textfig. X u. Y *a*), hat sich inzwischen schon an einer andern Stelle, und zwar weiter proximalwärts, eine zweite Einstülpung gebildet (Textfig. W, X u. Y *b*), die sich unter stetem Wachstum aller Teile bedeutend verstärkt und so die charakteristische Schlingenbildung des Regenerats hervorruft. Diese Schlingenbildung ist zunächst nicht unmittelbar auf die Gliederung zu beziehen, sondern erst später gliedert sich jeder einzelne ihrer Abschnitte durch kleinere Einbuchtungen seiner Wandung und bildet so die einzelnen Segmente der Geißel.

Das Material zum Aufbau der Wandung des Antennenregenerats besteht nur aus dem Gewebe des alten Stumpfes, also eigentlich nur aus der Hypodermis desselben, denn die Muskelstümpfe degenerieren im allgemeinen, wie wir später sehen werden, vollständig, d. h. sofern sie verletzt werden, während der Nerv zum Teil erhalten bleibt, zum Teil aber neugebildet wird.

Die Elemente aber, die dem Regenerat die Form geben, sind nichts als redifferenzierte Hypodermiszellen. Man kann deshalb auch, soweit es die Bildung der verschiedenen Glieder des Regenerats betrifft, nicht von einer Regeneration im eigentlichen Sinne sprechen, sondern man ist genötigt, diesen Vorgang als Regulation aufzufassen, denn Regulation ist, wie KORSCHOLT es kurz zusammenfaßt, „die Wiederherstellung des Ganzen durch Wachstums-, Umgestaltungs- und Neubildungsvorgänge.“

Ganz ähnliche Verhältnisse, wie ich sie soeben für *Asellus* beschrieben habe, fand PRZIBRAM bei seinen Regenerationsversuchen an der ägyptischen Gottesanbeterin (*Sphodromantis bioculata*). Auch er stellte fest, daß bei Durchschneidung des Hüftgledes tiefgreifende Umänderungen vor sich gingen, indem zuerst eine Kompletierung des Hüftgledes und sodann eine Neubildung aller andern, distalen Glieder der Extremität stattfinden mußte.

Diese Verhältnisse liegen allerdings bei meinem Objekt gerade umgekehrt, indem zuerst die distalen und dann die weiter proximalwärts gelegenen Teile gebildet werden, ein Verhalten, auf das ich noch näher einzugehen haben werde.

Was nun die Kompletterung des Hüftgliedes betrifft, so, sagt PRZIBRAM, stellt sie sich meist nicht als eine echte Sprossungsregeneration dar, sondern man sieht anstatt des Hervorwachsens der distalen Hälfte eine „zapfenförmige Zurundung des Stumpfes, und eine allgemeine Umformung desselben zu einer verkleinerten ganzen Coxa.“ Dieser Vorgang entspricht also genau den von mir an *Asellus* gemachten Beobachtungen und wäre demnach wohl auch als Regulation aufzufassen.

Besonders eingehende Studien in dieser Richtung sind von CHILD an *Leptoplana* angestellt worden. Auch dieser Forscher kommt zu dem Resultat, daß die eigentliche Regeneration sich nur auf die geringe Neubildung von Gewebe, das in Verbindung mit dem Wundverschluß entstanden ist, erstreckt, während der übrige Teil durch Redifferenzierung des alten Gewebes entsteht und das Ergebnis eines funktionellen Ersatzes eines größeren oder kleinern Teiles alten Gewebes für den entfernten Teil darstellt.

Diese Erklärung CHILD's findet einen schönen Beweis in der Art, wie die Geißel von *Asellus* verloren gegangene Teile zu ersetzen sucht. Hier bildet sich nämlich nur das durchschnittene Segment in der geschilderten Weise zum Endglied der Geißel um, also durch echte Regeneration, da nur die Schnittfläche mit einem neuen Epithel versehen wird. Der übriggebliebene Geißelstumpf aber, vorausgesetzt, daß er aus mehr als einem Segment besteht, bleibt erhalten und wird nicht umgebildet aus dem einfachen Grunde, weil diese Segmente dieselbe Funktion behalten wie früher, d. h. sie bleiben Geißelglieder; daß sie, die ursprünglich nahe der Basis der Geißel gelegen waren, nachher als Endglieder funktionieren, wie gleich gezeigt werden soll, dürfte die Erklärungsweise CHILD's nicht beeinflussen, da in der Funktion beider wohl kein Unterschied ist.

Ist also die Regeneration der Schnittfläche erfolgt, so geht die Ausbildung weiterer Segmente nicht, wie bei der Amputation eines der Schaftglieder, durch Redifferenzierung des Gewebes der Umgebung der Schnittstelle vor, sondern der Rest des Stumpfes bleibt, wie gesagt, in der alten Form erhalten, und die weitere Bildung neuer Segmente erfolgt jetzt durch das Basalglied der Geißel, indem durch kleine Einfaltungen der Hypodermis dieses Gliedes ein Segment nach dem andern abgeschnürt wird, ein Verhalten, wie wir es auch bei dem normalen Wachstum der Antennengeißel finden. Einige Zeit vor der Häutung liegen dann die einzelnen Segmente dicht zu-

sammengepreßt in diesem Basalgliede (Textfig. E¹), und erst nach der Häutung erfolgt dann die Streckung.

C. Differenzierungsrichtung des Regenerats.

Ich mußte bereits des öftern die Richtung, in welcher die Differenzierung des Regenerats vor sich geht, streifen, bin aber genötigt hier noch etwas genauer auf diesen Punkt einzugehen, da ich in dieser Beziehung bei *Asellus* zu etwas andern Resultaten gelangt bin als einige Forscher, die auch über diese Frage, allerdings nicht an demselben Objekt, gearbeitet haben.

Schon WAGNER stellte bei seinen Regenerationsversuchen an der Tarantel fest, daß sich die neuen Gelenke aufeinanderfolgend von der Basis nach der Peripherie zu ausbilden. Das zweite, sagt er, bildet sich nach dem ersten, das dritte nach dem zweiten usw. Auch treten nach WAGNER in den basalen Teilen eher Muskelfasern und an der Oberfläche eine Chitinmembran auf als an den Stellen, die von der Basis etwas entfernt, also distaler, liegen.

Auch PRZIBRAM ist, wie ich bereits erwähnte, der Ansicht, daß bei der ägyptischen Gottesanbeterin „zunächst eine Kompettierung des Hüftgliedes und sodann eine Neubildung aller anderen (distalen) Glieder der Extremität“ stattfinden müsse.

Nach OST hingegen erfolgt die „Bildung der neuen Glieder von dem distalen Ende des alten Stumpfes nach innen zu“, also proximalwärts, was auch aus seinen Abbildungen hervorgeht.

Zu gänzlich andern Ergebnissen aber kam ZELENY bei seinen Untersuchungen über die Differenzierungsrichtung bei der Regeneration der ersten, das ist der kleinern Antenne, von *Mancasellus macrourus*. Er fand, daß sich bei dieser amerikanischen Wasserassel zwei Perioden der Differenzierungsrichtung unterscheiden lassen. In der einen tritt die Segmentierung an der Basis auf und rückt im allgemeinen zentrifugal vor — während dieser Periode werden die 4 basalen Glieder der Antenne gebildet — in der zweiten tritt die Differenzierung dagegen an der Spitze auf und verläuft zentripetal —, es erscheinen jetzt die übrigen 6 oder 7 Glieder.

Zu ganz ähnlichen Resultaten kommt auch HASEMANN bei seinen Untersuchungen über die Differenzierungsrichtung bei regenerierenden Crustaceenanhängen. Auch HASEMANN beobachtete, daß an den Antennen desselben Tieres — er benutzte zu seinen Versuchen die amerikanische Wasserassel (*Mancasellus macrourus*) und einen Flohkrebs (*Encrangoanax gracilis*) — einmal die Differenzierung der ein-

zelenen Segmente von der Basis nach der Spitze zu erfolgt — auf diese Weise wird der Antennenschaft gebildet —, daß dann aber die Segmentierung der Geißelglieder in umgekehrter Richtung vor sich geht.

Auch beim Flußkrebse kommen beide Arten der Differenzierungsrichtung vor und zwar die erste, also von der Basis aus nach der Spitze zu, in den letzten 2 Schreitbeinpaaren, die zweite in den ersten beiden Schreitbeinpaaren und den Scheren.

Noch anders verhalten sich die Scherenfüße von einem Einsiedlerkrebse (*Eupagurus longicarpus*). Trennt man nämlich diesem Tiere die Scherenfüße an ihrem Bruchgelenk ab, so differenzieren sie sich von der Spitze nach der Basis zu. Die Klauenfüße hingegen tun dies in umgekehrter Richtung, also von der Basis nach der Spitze zu.

Zu den gleichen Ergebnissen betreffs der Differenzierungsrichtung wie ZELENY bei *Mancasellus* kommt auch ZUELZER an *Asellus aquaticus*.

Ich wollte es nicht unterlassen, die Ergebnisse dieser verschiedenen Arbeiten hier kurz anzuführen, weil sie zeigen, wie mannigfaltig die Regeneration verläuft, und zwar nicht nur bei verschiedenen Tieren, sondern oft auch an ein und demselben Individuum. Eine eingehende Würdigung besonders der ZELENY'schen und HASEMANN'schen Arbeiten kann hier jedoch nicht erfolgen, da das einerseits zu weit führen würde, andererseits sich aber meine Versuche in dieser Richtung nicht mit denen ZELENY's und HASEMANN's decken, da die Amputationen nicht an gleicher Stelle vorgenommen wurden wie bei diesen beiden Forschern.

Ich beschränke mich deshalb darauf, an dieser Stelle noch kurz meine eigenen Resultate betreffs der Differenzierungsrichtung wiederzugeben, wobei ich es leider nicht vermeiden kann, manches bereits gesagte zu wiederholen.

Amputiert man also die 2. Antenne von *Asellus* im Bruchgelenk oder distal desselben, so erfolgt im Gegensatz zu ZELENY und HASEMANN die Differenzierung des Regenerats von der Spitze nach der Basis zu, also in zentripetaler Richtung, indem, wie das auch OST fand, erst die Bildung der terminalen und dann die der weiter proximalwärts gelegenen Teile vor sich geht. Ob dieser Vorgang sich in derselben Weise auch in der Ausbildung und Sonderung der einzelnen Geißelglieder vollzieht, vermag ich nicht zu sagen, da ich diesen Vorgang am lebenden Tiere nie mit Sicherheit entscheiden konnte (wegen der Undurchsichtigkeit des Chitins an den Stellen, wo noch

Pigment vorhanden ist und wegen der Krümmung der Geißelglieder), man andererseits aber an Schnitten durch die Antenne aus den segmentalen Einbuchtungen der Hypodermis keine sichern Schlüsse auf die Richtung ihrer Entstehungsweise ziehen kann, da diese Einbuchtungen nicht immer mit der Entfernung von der Spitze auch an Größe zu- oder abnehmen, sondern verschieden groß sind.

Aller Wahrscheinlichkeit nach aber verläuft auch hier die Differenzierung zentripetal; es würden demnach nach dem Geißelendglied das 2. Segment (von der Spitze aus gerechnet), dann das 3. Segment usf. gebildet werden.

Ist eine bestimmte Anzahl — eine Anzahl, die stets noch weit hinter der definitiven Normalzahl zurückbleibt — von Geißelgliedern angelegt, so erfolgt die Differenzierung des VI. Gliedes, und falls die Antenne im V. Gliede amputiert wurde, die Vervollständigung dieses Gliedes.

Hierdurch unterscheidet sich die Art der Differenzierung von *Asellus* von derjenigen, die PRZIBRAM bei der ägyptischen Gottesanbeterin beobachtete und bei welcher erst das amputierte Glied komplettiert und dann erst die weiter distal gelegenen Glieder gebildet wurden.

Daher, daß bei *Asellus* erst zuletzt das amputierte Glied vervollständigt wird — was gewöhnlich ganz kurz vor der Häutung geschieht —, kommt es auch, daß die Muskeln bisweilen nach der Häutung noch garnicht vorhanden oder höchstens erst im ersten Entstehen begriffen sind.

Daß übrigens die Differenzierung von der Spitze nach der Basis zu erfolgt, geht auch, wie ich das schon früher erwähnt habe, aus dem Verhalten des Pigments hervor. Da nämlich das Pigment in der Hypodermis liegt und diese sich mit ihrer Rückdifferenzierung in die Hypodermis des Regenerats von der Wandung des Stumpfes zurückzieht, womit gleichzeitig ein Schwund des Pigments einhergeht, so muß mit diesem Schwinden des Pigments auch die Richtung der Differenzierung des Regenerats angezeigt sein.

Wir haben also jetzt ein Stadium vor uns, wie es in Textfig. Z, A¹, B¹ u. C¹ dargestellt ist. Tritt dann die Häutung ein, so streckt sich das bisher gekrümmte oder korkzieherartig gewundene Regenerat und nimmt ein Aussehen an, wie Textfig. D¹ es zeigt.

Das weitere Wachstum dieses Regenerats erfolgt dann in der Weise, daß, wie ich das ja bereits beschrieben habe, das Basalglied der Geißel *bsgd* einige Zeit vor der nächsten Häutung neue Seg-

mente abschnürt (Textfig. E¹) und zwar derart, daß diese neu abgeschnürten Segmente nach distal vorgeschoben werden, so daß distal die ausgebildeteren, proximal die weniger ausgebildeten Segmente liegen.

Die Differenzierungsrichtung erfolgt somit in zentrifugaler Richtung, also nun in einer den ersten Differenzierungsvorgängen entgegengesetzten Richtung.

Genau in derselben Weise verläuft nun die Differenzierung der neuen Segmente, wenn nur ein Teil der Geißel amputiert wird.

Daß in diesem Falle das Basalglied *bsgd* die Vervollständigung der Geißel übernimmt, beobachtete auch HASEMANN; in welcher Richtung aber in diesem Falle die Differenzierung verläuft, ist mir leider aus seinen Ausführungen nicht verständlich geworden.

Was meine Beobachtungen über diesen Punkt betrifft, so wiederhole ich, daß ich genötigt bin anzunehmen, daß auch in diesem Falle — genau wie beim normalen Wachstum — die Differenzierung der Segmente in zentrifugaler Richtung, also umgekehrt wie bei der früher beschriebenen Differenzierung des ganzen Regenerats, vor sich geht, denn man sieht, wie proximal die Einschnürungen, die die neuen Segmente bilden, ganz dicht beieinander liegen, während sie nach distal immer weiter auseinanderrücken und immer mehr die Form der definitiven Geißelsegmente annehmen.

3. Regeneration der innern Organe der Antenne.

A. Regeneration des Nerven.

Wie schon erwähnt, ziehen sich die beiden Nervenstränge nach der Durchschneidung sofort um ein beträchtliches Stück zurück. Schon nach ganz kurzer Zeit fängt dann der Zellverband an sich zu lockern, und eine Menge von Kernen beginnen zu zerfallen. Dies äußert sich darin, daß die Kerne quellen und eine mehr oder weniger rundliche, blasige Gestalt annehmen, im Gegensatz zu der normalen spindelartigen Form. Diese degenerierenden Kerne treten besonders dadurch hervor, daß sie ganz blaß erscheinen, während doch die Nervenkerne sich, wie ich früher gezeigt habe, sonst mit Hämatoxylin intensiv blau färben. Das Chromatin zeigt jetzt eine deutlich wabige Struktur, in der sich der Nucleolus noch scharf abhebt, bis auch er verschwindet und der Kern schließlich platzt. Auf Fig. 13, die einen in Auflösung begriffenen Nerven 1 $\frac{1}{2}$ Stunden

nach seiner Durchschneidung zeigt, sieht man alle Übergänge vom normalen *nk* bis zum völlig zerfallenen Kern *znk*.

Aber nicht alle Kerne lösen sich auf, sondern eine größere Zahl, die vielleicht aus nachgeschobenem Zellmaterial besteht, bleibt erhalten, desgleichen auch die Nervenscheide, wenn es auch oft vorkommt, daß man auf Schnitten Stellen findet, wo nur die letztere erhalten ist und in ihr kein einziger Kern liegt.

Was nun die eigentliche Regeneration betrifft, so geht sie nach OST (*Porcellio*) durch „direktes Auswachsen junger Nervenfasern aus dem alten Stumpf“ vor sich, allerdings auch nach einer anfänglichen Degeneration des alten Stumpfes und darauffolgendem Nachschieben von Nervenkernen vom proximalen Ende her.

Zu einem andern Ergebnis gelangt dagegen REED bei ihren Regenerationsversuchen am Bein des Flußkrebses. Sie beschreibt die Neubildung des Nerven ungefähr folgendermaßen: kurz nachdem die Ectodermzellen die Wunde mit einer Schicht überzogen haben, beginnen die Zellen im mittlern Teil dieser Schicht zu proliferieren und sich mitotisch zu teilen. Wenn diese Zellen ins Innere wandern, werden sie länger, und viele vereinigen sich mit dem alten Nerven. Die Ectodermzellen bilden also den neuen Nerven, indem sie sich mit dem Ende des alten Nerven vereinigen.

Zu ganz demselben Resultat gelangte auch ich bei *Asellus*. Auch hier beginnen ungefähr am 3. Tage nach der Durchschneidung des Nerven, nachdem die Wunde also von einer Zellschicht von Hypodermiszellen überzogen ist, einige dieser Zellen sich in die Länge zu strecken und proximalwärts zu wandern (Taf. 5, Fig. 14 *mk*), bis sie sich mit den übriggebliebenen Nervenfasern des alten Stumpfes vereinigen (Fig. 15 *mk* u. *ank*).

Ob dieser sich auch aktiv an der Vereinigung beteiligt, indem aus ihm heraus junge Fasern hervorwachsen, ist schwer zu entscheiden, denn nach der Durchschneidung findet man häufig den Stumpf in seine einzelnen Fasern aufgelöst (Fig. 2 *nf*). Ausgeschlossen ist es jedenfalls nicht. Auch E. SCHULTZ sagt, daß bei den Anneliden die alten Gewebe nur insoweit am Regenerate teilnehmen, als sie ein geringes, normales Wachstum zeigen, dank welchem die Verlötung mit den neugebildeten Organen hergestellt wird.

Des öftern kann man auch beobachten, wie zwei solcher Zellwucherungen in der Hypodermiszellenlage entstehen und jede derselben sich mit je einem Ast des alten Nerven verbindet.

Diese jungen Nervenzellen gehen also aus demselben Material

hervor und entstehen in derselben Weise wie die Zellen, die die Spitze des neuen Regenerats bilden.

B. Regeneration des Muskels.

Leider liegen, soweit mir bekannt ist, auch über die Muskelregeneration der Arthropoden und besonders der Crustaceen nur wenige Arbeiten vor, und man hat deshalb versucht, zum Vergleiche die Regeneration der Wirbeltiermuskeln, die ja in vielen Beziehungen denen der Arthropoden ähneln, heranzuziehen. Da aber auch hier die Ergebnisse der Untersuchungen sehr widersprechender Natur sind, so dürfte es wenig förderlich sein, sie als Belege für die eine oder die andere Auffassung von der Muskelregeneration der Arthropoden zu verwenden, zumal die Ergebnisse der meisten Arbeiten, die diese Frage behandeln, stark abweichen von denen, die über die Muskelregeneration der Wirbeltiere bestehen.

Über die letztere existieren nach NAUWERK zwei Theorien. Nach der einen, die als Vertreter C. O. WEBER und O. KRASKE hat, soll durch Wucherung der Muskelkörperchen, in die der alte Muskel zerfallen ist, gleichsam eine embryonale Muskelzelle entstehen, die dann zur neuen Muskelfaser auswächst. Es ist dies die sog. Sarcoblastentheorie. Dieser Auffassung gegenüber stehen die Befunde von NEUMANN, DAGOTT, LÜDEKING und PERRONCITO, welche eine derartige Umwandlung in Abrede stellen und die neuen Muskelfasern vielmehr aus den erhalten gebliebenen Primitivbündeln hervorsprossen lassen, eine Ansicht, die auch von NAUWERK selbst vertreten wird (Knospentheorie).

Was nun die Muskelregeneration bei den Arthropoden betrifft, so fand E. SCHULTZ bei den Spinnen ganz ähnliche Verhältnisse wie WEBER und KRASKE bei den Vertebraten, indem nämlich auch hier der alte Muskelstumpf zerfällt und es zur Bildung von Sarcolyten und Sarcoblasten kommt; aus diesen letztern gehen dann die neuen Muskeln hervor.

Nicht ganz so klar spricht BORDAGE sich über die Herkunft der neuen Muskeln aus. Jedenfalls aber geht aus seinen Versuchen, die er an Phasmiden, Mantiden und Blattiden anstellte, deutlich hervor, daß die zerfallenen Muskelreste sich am Aufbau des neuen Muskels beteiligen.

Nach BORDAGE tritt an den alten Muskelstümpfen zuerst eine allgemeine Degeneration ein, indem die Muskelfasern ihre Querstreifung verlieren. Die völlige Auflösung wird dann durch Phago-

cyten, die sich in großer Zahl zwischen die Muskelsubstanz drängen und Lücken in sie hineinfressen, herbeigeführt. Als Phagocyten kommen nicht nur amöbenartige Leucocyten (amibocytes) in Betracht, sondern auch Zellen, die dem Bindegewebe und insbesondere dem Fettgewebe ähneln.

Was nun die Neubildung der Muskeln betrifft, so darf ich hier vielleicht BORDAGE'S eigne Worte wiedergeben. Er sagt: „Elles (die Muskelneubildungen) semblent provenir d'un tissu à aspect mésenchymateux. On observe tous les termes de passage entre les cellules, étoilées et anastomosées de ce tissu et les amibocytes très abondants dans la cavité du membre. Il y a concomitance des phénomènes d'histolyse et d'histogenèse; les premiers ayant pour but, de faire momentanément disparaître les vieux muscles du moignon qui seront ensuite réédifiés par l'histogenèse. Les phénomènes de régénération ne se bornent donc pas ici à un simple bourgeonnement; il y a refonte ou remodelage plus ou moins complet de la partie demeurée en place après la mutilation.“

Zu gänzlich andern Resultaten betreffs des Ursprungs der neuen Muskeln kommen M. REED, MORGAN und OST. Die beiden erstern Forscher experimentierten mit dem Fluß- und Einsiedeleikrebs und kommen zu dem Ergebnis, daß die junge Muskelzelle sich aus einer Zellenmasse herausdifferenziere, die ihren Ursprung im Ectoderm habe und dicht unter der Einstülpung der Gelenkfalte liege.

Auch PRZIBRAM meint, daß sich bei *Sphodromantis bioculata* die Herkunft der Muskelanlage aus der Epidermis „nicht direkt widerlegen“ lasse.

Sehr eingehende Untersuchungen über diesen Punkt hat nun OST an *Porcellio scaber* angestellt, und auch er kommt zu dem Resultat, daß die jungen Muskeln bei der Regeneration aus dem Ectoderm hervorgehen. Der Vorgang der Muskelbildung geht nach OST in der Weise vor sich, daß zuerst im Gelenk eine Anhäufung von Hypodermiszellen auftritt. Die einzelnen Zellen vermehren sich dann und wandern in die Tiefe, lassen aber zwischen sich einen Spalt, in dem später die Sehne auftritt. Der Zellenhaufen senkt sich immer tiefer, und ein Teil der länglichen, dunkel tingierten Hypodermiskerne nimmt eine rundliche Gestalt und ein viel helleres Aussehen an, so daß sie spätern Muskelkernen durchaus ähnlich sehen. Durch Ausscheiden feiner Fibrillen in der Längsrichtung der Zelle entstehen dann die kontraktile Muskelfasern.

Eine Regeneration des Muskels aus dem alten Stumpf oder aus

persistierenden Muskelementen hält Ost für vollkommen ausgeschlossen, da er auf seinen Schnitten, die den Beginn der Muskelregeneration zeigen, auch nicht die geringsten Reste des alten Muskelstumpfes oder einzelne Elemente desselben, wie Fasern oder Muskelkörperchen, gefunden hat.

Was nun meine eigenen Befunde über die Muskelregeneration bei *Asellus aquaticus* betrifft, so stimmen sie mit keiner der angeführten Arbeiten ganz überein, wenn auch in vielen Punkten analoge Vorgänge zu beobachten sind.

Ich habe bereits erwähnt, daß sich unmittelbar nach der Amputation eines Teils der 2. Antenne die von dem Schnitt getroffenen Gewebe — unter ihnen auch die Muskeln — von der Wundfläche zurückziehen, wie das auch in Fig. 1, 2, 6, 7 u. 12 abgebildet ist. Anfangs lassen sich weiter keine Veränderungen an diesen Stümpfen wahrnehmen. Nach 12—24 Stunden aber sieht man, wie sich — ähnlich wie das BORDAGE beschreibt — in der Gegend dieser Muskelstümpfe große Mengen von Leucocyten und bindegewebsartigen Elementen ansammeln, sich zwischen die Fibrillen des Muskels drängen und hier wahrscheinlich die Funktion von Phagocyten übernehmen. Jedenfalls kann man beobachten, wie bald der ganze Muskelstumpf von diesen Zellen durchsetzt ist und in kleine und kleinste Teilchen aufgelöst wird, bis nach mehreren Tagen auch nicht die geringste Spur von Muskelresten mehr zu entdecken ist.

Dies würde also mit den Befunden Ost's übereinstimmen.

Doch nicht immer tritt uns die Auflösung des Muskels in dieser vollkommenen Form entgegen, sondern ebenso häufig findet man, daß nur ein scholliger Zerfall und ein teilweises Schwinden der Querstreifung der Fibrillen des alten Muskelstumpfes eintritt. Auch hier scheinen Phagocyten die Hauptursache der Zerstörung zu sein, doch treten sie bei weitem nicht in der großen Zahl auf, wie weiter oben beschrieben wurde. Die Folge davon ist denn auch, daß der Zerfall des alten Muskelrestes ein viel langsamerer ist und daß Fetzen desselben noch nach mehreren Tagen, ja Wochen, in dem Antennenstumpf nachzuweisen sind. Ja, es ist sogar nicht selten, daß die Regeneration des amputierten Teiles der Antenne und seiner Muskeln bereits erfolgt ist und daß doch noch Reste des alten Muskels vorhanden sind.

Unter gewissen Bedingungen tritt nun überhaupt kein Zerfall des alten Muskels ein, und zwar dann, wenn der Muskelkörper selbst nicht verletzt, sondern nur seine chitinöse Sehne durchschnitten

wurde. Dies kann leicht vorkommen, wenn man das VI. Antennenglied dicht proximal des 6. Gelenkes amputiert. In diesem Falle wird von dem *M. adduct. flag. sup.* nur die sehr lange chitinöse Sehne getroffen, und es tritt dann, wie bereits gesagt, kein Zerfall — also auch keine Regeneration — des alten Muskels ein, sondern es wird nur in der früher beschriebenen Weise ein neues Epithel gebildet, und dieses verbindet sich dann ohne weiteres mit der alten Hypodermis, also auch demjenigen Teil der Hypodermis, der die chitinöse Sehne als Schlauch umgibt und der in die epitheliale Sehne — in diesem Falle des *M. add. flag. sup.* — übergeht (Fig. 16).

Dieser Vorgang, der auf den ersten Blick etwas seltsam erscheinen mag, ist durchaus nicht absonderlich, da ja auch sonst, bei der Bildung der Regenerat Spitze, das neue Epithel sich mit dem alten verbindet, ohne daß eine scharfe Übergangszone des einen in das andere zu erkennen wäre.

Auf Fig. 16 ist übrigens noch sehr gut die alte Chitinsehne *acs* mit ihrem durchschnittenen Ende zu sehen; nach der Häutung wird diese dann natürlich mit abgestoßen.

Der Umstand nun, daß häufig selbst nach erfolgter Regeneration noch Reste alten Muskels vorhanden sind, erschwert die Entscheidung der Frage nach der Entstehungsweise der Muskelregenerate ganz bedeutend, da es ja nie mit absoluter Sicherheit von der Hand zu weisen ist, daß diese Reste des alten Muskels sich am Aufbau des neuen beteiligt haben. Ich habe deshalb bei meinen Untersuchungen die Fälle, in denen noch Spuren des alten Muskelstumpfes vorhanden waren, nach Möglichkeit ausgeschaltet und nur diejenigen Präparate herangezogen, auf denen eine Beteiligung dieser alten Reste ausgeschlossen war.

Es war anfangs sehr schwer, die erforderlichen Anfangsstadien der Muskelregeneration zu erhalten. Wie sich später zeigte, lag dies daran, daß ich nicht genügend kurz vor der Häutung konserviert hatte. Erst als ich die Tiere zwischen dem Abstreifen der hintern Körperhaut und dem der vordern konservierte, gelang es mir, die gesuchten Stadien, die in ihren Anfängen noch schwer genug zu erkennen sind, zu finden. Diese Schwierigkeit beruht auch darauf, daß sich das regenerierte Gewebe, im Gegensatz zu dem normalen, sehr indifferent färbt, so daß man aus der Färbung einer Zelle nie mit völliger Sicherheit auf die Zugehörigkeit zu der einen oder der andern Zellkategorie schließen kann.

Bevor ich nun auf die Frage nach der Herkunft der jungen Muskelzellen eingehe, darf ich vielleicht erst zeigen, wie sich die Bildung des Muskels selbst vollzieht.

Wie bereits gesagt, treten die ersten Spuren einer Muskelregeneration in der Zeit auf, die zwischen dem Abwerfen der Haut der vordern und hintern Körperhälfte liegt. Dieser Anfang der Muskelbildung äußert sich darin, daß, wie Fig. 17 das zeigt, dicht unter, d. h. proximal der Hypodermiseinstülpung *g*, die das spätere Gelenk darstellt, eine anfangs kleine, später größer werdende Zahl von Zellen *zah* zusammentritt, deren Kern sehr groß ist, viel Chromatin und 1—2 Nucleolen enthält. Im Gegensatz zu den Zellen, die Ost an dieser Stelle auftreten sah und deren Kerne proximalwärts blasser wurden, färben sich diese Kerne bei *Asellus* sehr stark mit Hämatoxylin. Der Zellenhaufen wird, wie gesagt, unter Vermehrung der Zellenzahl größer und kann sich über 8—10 Schnitte (jeder Schnitt 5 μ stark) erstrecken.

Gleichzeitig mit der Bildung dieser Zellenanhäufung *zah* sieht man, wie vom distalen Ende her, also von der Gelenkfalte *g* aus, einige Zellen (Fig. 18 u. 19 *hk*), die denen der Hypodermis genau gleichen, ins Innere der Antenne wandern und zwischen sich einen Spalt *sp* lassen, in dem später, wie Ost das bei *Porcellio* beschreibt, die Sehne auftritt (Fig. 22 *ncs*). Dieser eben beschriebene Zellenkomplex von Hypodermiszellen, der nur aus wenigen Zellen besteht, tritt dann (Fig. 20) in Verbindung mit der oben beschriebenen Anhäufung von Zellen *zah* und zwar durch Zellen, die teils denen der Zellenanhäufung ähneln oder gleichen, teils freien Zellen sehr ähnlich sehen, ein Umstand, auf den ich noch zurückzukommen habe. Häufig bemerkt man auf diesem Stadium eine Annäherung der Zellenanhäufung an die Hypodermis (Fig. 19 u. 21). Ob dies dadurch geschieht, daß sich einige Zellen der Zellenanhäufung zwischen die Hypodermiszellen drängen oder ob nur ein Aneinanderlegen beider stattfindet, vermag ich nicht zu entscheiden. Jedenfalls sieht man, wie an der Stelle, wo später der Muskel entspringt, die Hypodermiszellen sich mit ihrer Achse nach der Zellenanhäufung zu drehen (Fig. 21 *hk*) und eine den Zellen der letztern ähnliche Gestalt annehmen (Fig. 19 u. 21).

Je nachdem, ob nun inzwischen ein stärkeres Wachstum aller Teile des Regenerats stattgefunden hat oder nicht, rücken die proximale Zellenanhäufung und die distale Einwanderung von Hypodermiszellen auseinander Fig. 20, oder sie bleiben dicht zusammen liegen, wie das Fig. 21 zeigt. Auf dieser Abbildung sieht man auch

eine deutliche Trennung der rundlichen Kerne der proximalen Zellenanhäufung und der länglichen Hypodermiskerne. Bei erstern, die ursprünglich bunt durcheinanderlagen, macht sich jetzt auch das Bestreben bemerkbar, ihre Längsachse nach der Gelenkfalte *g* hin zu drehen und sich in Reihen anzuordnen. Auch ist deutlich zu erkennen, wie in der unmittelbaren Umgebung dieser rundlichen Kerne eine sich mit Hämatoxylin-Eosin rötlich färbende Substanz, die nichts anderes sein kann als die kontraktile Muskelsubstanz, auftritt (Fig. 21 *ms*). Wir haben also in den Zellen mit den dicken Kernen die Muskelbildungszellen vor uns. Inzwischen ist auch schon von den Hypodermiszellen die Sehne gebildet worden (Fig. 22 *ncs*). Durch Aneinanderlagerung einer Reihe von Bildungszellen und verstärkte Ausscheidung kontraktiler Substanz entstehen dann die Muskelfibrillen (Fig. 23 *mf*), die anfangs noch keine Querstreifung aufweisen. Diese tritt vielmehr erst auf einem etwas spätern Stadium (Fig. 24 *m*) auf, wo die Ausbildung des Muskels nahezu vollendet ist. Die Kerne, die hier schon von einem gemeinsamen Sarcolemm *sm* umgeben sind, rücken dann später von der Muskelsubstanz ab und liegen frei im Sarcoplasma. Auch tritt später die Trennung zwischen der quergestreiften Muskelsubstanz und der epithelialen Sehne, die auf Fig. 24 noch nicht zu erkennen ist, deutlicher hervor. Das liegt daran, daß einerseits auf den jungen Stadien die Basalmembran noch nicht ausgebildet ist und daß andererseits diese Stadien sich noch recht indifferent färben; dazu kommt noch, daß es sehr schwer ist, die Muskeln des VI. Gliedes, die mit ihren Ursprungsstellen sehr weit auseinanderliegen, ihrer ganzen Länge nach mit einem Schnitt zu treffen.

Was die Zahl und die Lage der einzelnen regenerierten Muskeln betrifft, so habe ich daraufhin die Muskeln des V. und VI. Gliedes untersucht und gefunden, daß sie genau übereinstimmen mit denen der normalen Antenne. Nur tritt hier noch leichter eine Spaltung der einzelnen Muskeln in feinere Muskelbündel auf, als das schon bei der normalen Antenne der Fall ist. Stets aber findet man dieselbe Anordnung der Insertionsstellen, wie ich sie in Textfig. B abgebildet habe.

Ich bin bisher noch nicht auf die Herkunft der Muskelbildungszellen eingegangen und will dies hier nachholen. REED und OST konnten ihre Entstehung aus dem Ectoderm nachweisen. Deshalb lag es zunächst, da mein Objekt in so vielen Punkten besonders mit

dem Ost's eine große Übereinstimmung zeigte, für mich sehr nahe, auch nach Stadien zu suchen, welche ebenfalls eine derartige Entstehung der Muskelbildungszellen aus dem Ectoderm beweisen könnten. Anfangs glaubte ich auch, in der Einstülpung, die die spätere Gelenkfalte darstellt und von der aus, wie weiter oben beschrieben, einige Kerne oder Zellen zur Bildung der Chitinsehne ins Innere der Antenne gewandert sind, derartige Anfangsstadien gefunden zu haben.

Dann aber kam ich durch das Auffinden der proximalen Zellenanhäufung doch zu der Überzeugung, daß eine Bildung des Muskels aus der Hypodermis nicht stattfindet. Wenn dies der Fall wäre, so müßte die Zellenanhäufung entweder an der Stelle, wo sie liegt, oder von der Gelenkfalte aus durch Wucherung der Hypodermis entstanden sein; für keine der beiden Annahmen aber habe ich einen Anhaltspunkt gefunden, trotzdem ich meine sämtlichen Präparate daraufhin wiederholt und immer wieder auf das genaueste untersuchte. Die erwähnte Zellenanhäufung tritt vielmehr völlig unabhängig von der Hypodermis auf (Fig. 17 *zah*), und ihre Kerne sind auch in ihrer Struktur fast immer deutlich von denen der Hypodermiszellen zu unterscheiden (Fig. 17), trotzdem ja, wie ich bereits bemerkte, eine Basalmembran noch fehlt. Noch klarer tritt die Unabhängigkeit der Zellenanhäufung von der Hypodermis zutage, wenn man die ganze Schnittserie verfolgt, denn dann sieht man deutlich, daß sie aus einem kugligen Klumpen besteht, der nirgends eine engere Vereinigung mit der Hypodermis eingeht.

Was aber die Entstehung dieser Zellenanhäufung von der Gelenkfalte aus betrifft, so müßte man gelegentlich Stadien finden, die eine starke Vermehrung der Hypodermiskerne in der Gelenkfalte und ein Nachinnenwandern derselben erkennen ließen. Aber auch das ist nicht der Fall. Man möchte mir nun vielleicht entgegenhalten, daß Fig. 21 ein derartiges Stadium darstelle. Dagegen muß ich aber einwenden, daß dieses schon ein älteres Stadium ist, wo es ja bereits zur Ausscheidung von kontraktile Muskelsubstanz gekommen ist, und daß hier die proximale Zellenanhäufung und die Einwanderung von Hypodermiszellen von der Gelenkfalte her nur so dicht beisammen liegen, weil in diesem Falle das Längenwachstum des Regenerats etwas zurückgeblieben ist; sonst liegen beide weiter auseinander, wie z. B. auf Fig. 20. Nein, die Einwanderung von Hypodermiszellen von der Gelenkfalte aus ist stets sehr gering und deutlich geschieden von der proximalen Zellenanhäufung, die, ent-

sprechend der spätern Ausdehnung der Ursprungsstelle der Muskelkomplexe, ziemlich dick und kuglig ist.

Nun liegen aber sowohl in der Nähe dieser proximalen Zellenanhäufung als auch zwischen ihr und den von der Gelenkfalte her eingewanderten Hypodermiszellen freie Zellen, die alle Übergänge zu den Zellen, die die Zellenanhäufung, also die Muskelbildungszellen, darstellen, erkennen lassen (Fig. 20 *fz*). So findet man die normalen freien Zellen, die überall in der Antenne vorhanden sind und die sich von den Leucocyten durchaus nicht unterscheiden. Diese freien Zellen besitzen einen großen chromatinreichen Kern ohne Nucleolus und ein feinkörniges Protoplasma, das oft feine Pseudopodien bildet. Neben diesen Zellen findet man auch solche, deren Kern schon einen Kernkörper besitzt, die aber sonst noch den übrigen gleichen. Bei wieder andern Zellen ist das Plasma auf ein Minimum reduziert, bis dann bei einigen eine Plasmagrenze überhaupt nicht mehr festzustellen ist und die großen, mit einem dicken Kernkörper versehenen Kerne in einem gemeinsamen Plasmasyncytium zu liegen scheinen, das die Zellenanhäufung, aus der die Muskeln hervorgehen, darstellt. In diesem Haufen sind aber stets noch einige Kerne mit ihrem zugehörigen Plasma zu unterscheiden, so daß man auf ihre Entstehungsweise schließen kann. Die Kerne, die ursprünglich rund waren, ändern ihre Gestalt dann oft und werden etwas länglich oder polygonal.

Abgesehen davon, daß ANTON DOHRN in seiner heute zwar etwas veralteten, aber doch sehr genauen Untersuchung über die embryonale Entwicklung des *Asellus aquaticus* eine derartige Entstehung der Muskulatur aus freien Zellen beschreibt, legt ja auch BORDAGE derartigen Zellen ein Mitwirken bei der Regeneration der Muskeln bei. In neuester Zeit ist dann noch am hiesigen Institut in einer noch unveröffentlichten Arbeit von KAUTZSCH nachgewiesen worden, daß bei einer Spinne, *Agelena labyrinthica*, ebenfalls in der Ontogenie die Muskeln durch aktive Beteiligung freier Zellen entstehen.

Damit soll nun nicht gesagt sein, daß auch ich die Regeneration der Muskeln aus freien Zellen für unbedingt sicher bewiesen halte. Um das zu beweisen, müssen die Untersuchungen auch auf andere Körperteile als die Antennen und auf günstigere Objekte, als es *Asellus* in dieser Beziehung ist, ausgedehnt werden. Immerhin aber halte ich nach meinen Untersuchungen eine derartige Entstehung der Muskeln aus freien Zellen für höchstwahrscheinlich, während

ich, wie bereits ausführlich beschrieben wurde, für eine Bildung aus dem Ectoderm durchaus keine Anhaltspunkte habe. Ectodermalen Ursprungs ist nur der Teil, der die chitinöse Sehne ausscheidet, also außer der röhrenförmigen Einstülpung der Hypodermis selbst die epitheliale Sehne des Muskels.

Es erübrigt sich jetzt noch, ganz kurz auf die Frage einzugehen, ob nicht, wenn noch Reste oder aufgelöste Teile, wie z. B. Sarcoblasten, des alten Muskels vorhanden sind, diese am Aufbau des neuen Muskels teilnehmen oder gar ihn vollständig bilden, wie E. SCHULTZ das beschrieben hat.

Hiergegen muß ich nun sagen, daß dies mir unwahrscheinlich erscheint, da ja doch die Muskeln auch dann regeneriert wurden, wenn keine Spuren des alten Muskels mehr nachzuweisen sind, daß aber andererseits die eventuell vorhandenen Reste durchaus keinen lebensfähigen Eindruck machen, sondern vielmehr alle Spuren der Degeneration aufweisen.

Mit absoluter Sicherheit läßt sich natürlich auch hier wieder nichts aussagen; die Verhältnisse liegen eben derartig, daß es nur möglich ist, sich auf Grund dessen, was nach Untersuchung der Schnittserien am wahrscheinlichsten ist, eine bestimmte Ansicht zu bilden.

Zum Schluß will ich noch bemerken, daß meine Ergebnisse über die Entstehung der Muskeln bei der Regeneration mit den Befunden übereinstimmen, wie ich sie früher für den normalen Muskel beschrieben habe, daß sich nämlich zwischen den quergestreiften Muskel und die Chitinsehne eine Zone einschiebt, die hypodermalen Ursprungs ist, die „epitheliale Sehne“.

Zusammenfassung.

Wenn ich die wichtigsten und besonders auch die neuen, von der bisherigen Auffassung teilweise abweichenden Resultate noch einmal kurz zusammenfassen darf, so ergibt sich folgendes:

1. Der Basalteil des Schaftes der 2. Antenne von *Asellus aquaticus* wird nicht von 3, sondern von 4 Gliedern gebildet.

2. Das Gelenk zwischen dem IV. und V. Gliede ist als Bruchgelenk ausgebildet, insofern als die Cuticula zwischen diesen beiden Gliedern sehr dünn ist und ein Abreißen der Antenne an dieser Stelle ermöglicht.

3. Das Gelenk zwischen dem VI. Gliede und der Geißel unterscheidet sich von den übrigen Gelenken dadurch, daß auf der ventro-

medialen Seite die Wandung des Basalgliedes der Geißel sich kammartig in das Lumen der Antenne vorbuchtet und dann allmählich proximalwärts in die Gelenkfalte übergeht.

4. Der Nerv, der beim Verlauf durch die 4 Basalglieder aus einem Strang besteht, gabelt sich distal vom Bruchgelenk in 2 Stränge, die im V. und VI. Gliede ungefähr in der Mitte des Lumens, in der Geißel dagegen in der dorsalen und ventralen Wandung der Antenne verlaufen. Im letzten Drittel des VI. Gliedes gehen die beiden Nervenstränge oft auf eine kurze Strecke eine Vereinigung sowohl untereinander als auch mit der Hypodermis ein. Die gleichzeitige starke Vermehrung der Nervenkerne an dieser Stelle und die damit verbundene Anschwellung der Nervenstränge lassen auf eine Art Ganglion schließen.

5. Die Glieder des Schaftes werden bewegt durch Muskeln, die in den Basalgliedern ohne, im V. und VI. Gliede hingegen mit einer chitinösen Sehne inserieren. Die Geißel besitzt keine Muskeln.

6. Die Verbindung zwischen dem kontraktile Teil des Muskels und dem Chitin wird stets durch eine epitheliale Sehne gebildet; die Insertionsweise der Muskeln ist also eine indirekte.

7. Die Fähigkeit, sich der 2. Antenne durch Autotomie zu entledigen, ist bei *Asellus* sehr gut ausgebildet; es lassen sich 2 Arten der Autotomie beobachten, eine reflectorische, dem Willen nicht unterworfen und eine willkürliche.

8. Durch die Autotomie erwachsen dem Tiere gewisse Vorteile, wie Unterdrückung der Blutung und des Schmerzes.

9. Deshalb und weil alle Glieder der Wasserassel, die in die Lage kommen verletzt zu werden, durch Autotomie abgeworfen werden können, während die 1. Antennen, die wegen ihrer Kürze und ihrer geschützten Stellung kaum Verletzungen ausgesetzt sind, dieser Möglichkeit entbehren, ist die Autotomie als Anpassungserscheinung aufzufassen.

10. Die Autotomie wird bewerkstelligt durch gleichzeitige Kontraktion der Muskeln des IV. und V. Gliedes, wodurch zwischen beiden, d. h. im Bruchgelenk, ein Zerreißen der Chitinwand erfolgen muß.

11. Es ist bei *Asellus aquaticus*, *Porcellio scaber* und *Oniscus murarius* nicht möglich, durch Wahl der Amputationsstelle mit Sicherheit Autotomie herbeizuführen oder auszuschalten — wenigstens nicht, soweit der Antennenschaft in Betracht kommt.

Nur die Antennengeißel kann an jedweder Stelle amputiert werden, ohne daß Autotomie eintritt.

12. Das Wachstum der Assel ist gebunden an periodische Häutungen, wobei auch die Chitinsehnen der Muskeln des V. und VI. Gliedes der 2. Antenne mitgehäutet werden.

13. Die Häutungen hören nicht mit der Geschlechtsreife des Tieres auf, sondern setzen sich wahrscheinlich bis zum Tode desselben fort.

14. Bei jungen Individuen folgen die einzelnen Häutungen schneller aufeinander als bei alten.

15. Ebenso folgen die Häutungen schneller aufeinander, wenn die Tiere in warmer Umgebung, langsamer dagegen, wenn sie in kalter Umgebung gehalten werden.

16. Mit der Häutung eng verbunden ist die Regeneration insofern, als das Regenerat erst nach erfolgter Häutung zutage tritt.

17. Das Regenerat ist meistens umso größer, je größer der Zeitraum zwischen der Amputation und der Häutung ist.

18. Die Regenerationsfähigkeit ist nicht als Anpassungserscheinung aufzufassen; sie ist nicht auf bestimmte Stellen der Antenne — etwa die Autotomiestelle — beschränkt, sondern kann an jeder Stelle der Antenne in Kraft treten.

19. Die 1. Antennen, die die Fähigkeit des Selbstamputierens nicht besitzen, regenerieren ebensogut wie die 2. Antennen.

20. Amputiert man ein Regenerat, so regeneriert dieses wieder, wird aber bei wiederholter Amputation so klein, daß eine solche bald nicht mehr ausführbar ist.

21. Nach Amputation einer Antenne bildet sich an der Schnittstelle zuerst durch Blutgerinnsel ein primärer Wundpfropf. Unter seinem Schutze schieben sich dann vom Rande her Hypodermiszellen über die Wundfläche und scheiden nach distal zu einen sekundären, aus einer Art strukturlosen Chitins bestehenden Wundpfropf aus.

22. Nach proximal zu differenziert sich aus den genannten Hypodermiszellen eine Zellenlage größerer Zellen heraus, die das neue Epithel der Spitze des Regenerats bildet. Dieser Vorgang allein ist als Regeneration im eigentlichen Sinne anzusprechen.

23. Die Bildung des übrigen Regenerats erfolgt durch Regulation, indem auf Kosten der Hypodermis des alten Stumpfes durch Umbildungs-, Neubildungs- und Wachstumsvorgänge die Antenne wieder vervollständigt wird.

24. Für den Verlauf der Bildung des Regenerats ist es gleichgültig, ob Autotomie vorhergegangen ist oder nicht.

25. Wird der Antennenschaft an irgendeiner Stelle amputiert, so wird zuerst die Spitze, also das Endglied der Geißel, regeneriert, dann eine Anzahl von Geißelgliedern — die Zahl hängt ab von der Länge der Zeit, die zwischen der Amputation und der Häutung liegt — und, falls der Schaft im V. Gliede amputiert wurde, das VI. Glied; dann erst wird das V. Glied vervollständigt.

26. Wird nur die Geißel an irgendeiner Stelle durchschnitten, so bildet sich das vom Schnitt getroffene Glied zum Endglied der Geißel um, indem die Schnittfläche mit neuem Epithel versehen wird. Der übrige Geißelstumpf aber erleidet keine Umformung. Die Ausbildung der weitem Geißelglieder erfolgt lediglich durch das Basalglied der Geißel, indem durch kleine Einfaltungen der Hypodermis dieses Gliedes ein Segment nach dem andern abgeschnürt wird, ein Verhalten, wie es sich auch beim normalen Wachstum der Geißel findet.

27. Die Bildung des Regenerats vollzieht sich innerhalb der Chitinhülle des alten Stumpfes, so daß mit zunehmendem Wachstum des Regenerats dieses nicht mehr Platz findet, um ausgestreckt in seinem Futteral liegen zu können, sondern sich hakenförmig krümmt oder knäuelartig aufwindet.

28. Die Differenzierung der einzelnen Glieder verläuft, wenn die Antenne im Bruchgelenk oder distal desselben amputiert wurde, in zentripetaler Richtung, also von der Spitze nach der Basis zu. In derselben Richtung findet auch eine Resorption des Pigments statt.

29. Die Differenzierung der Geißelglieder, d. h. wenn die Geißel selbst an irgendeiner Stelle amputiert wurde, erfolgt in zentrifugaler, also umgekehrter Richtung, indem an der Basis des Basalgliedes der Geißel Segmente abgeschnürt und nach distal vorgeschoben werden.

30. Die Regeneration des Nerven verläuft in der Weise, daß von der Zellenlage von Hypodermiszellen, die sich vom Rande her über die Wunde geschoben haben, einige sich in die Länge strecken, die Gestalt von Nervenzellen annehmen und proximalwärts wandern, bis sie sich mit den Nervenfasern des alten Stumpfes vereinigen; der Nerv geht also aus der Hypodermis hervor.

31. Die Regeneration der Muskeln vollzieht sich in der Zeit, die zwischen dem Abwerfen der Haut der hintern und der Häutung der vordern Körperhälfte liegt.

32. Die alten Muskelstümpfe werden im allgemeinen durch Phagocytose eingeschmolzen, doch kommt auch scholliger Zerfall der alten Muskeln vor.

33. Wird die quergestreifte Muskelsubstanz des alten Muskels bei der Amputation nicht verletzt, sondern nur seine chitinöse Sehne durchschnitten, so zerfällt der Muskel nicht; es tritt in diesem Falle eine direkte Vereinigung der epithelialen Sehne dieses Muskels mit der Hypodermis ein.

34. Die Regeneration des Muskels beginnt damit, daß von der Hypodermis der spätern Gelenkfalte aus einige Zellen ein wenig ins Innere der Antenne wandern und zwischen sich einen kleinen Spalt lassen.

Gleichzeitig mit dieser Einwanderung von Zellen — Zellen, die zweifellos aus der Hypodermis stammen — sammelt sich in ihrer Nähe ein Häufchen anderer, größerer Zellen an, das seinen Ursprung wahrscheinlich in „freien Zellen“ hat. Diese letztern Zellen scheiden Muskelsubstanz aus und verbinden sich mit den andern Zellen, die dann als epitheliale Sehne fungieren und als solche in den zwischen ihnen gelegenen Spalt hinein die Chitinsehne ausscheiden.

Endlich sei es mir gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. E. KORSCHULT für die stets freundliche Unterstützung, die er mir durch Stellung der Themas wie bei der Anfertigung der Arbeit gewährte, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen; ebenso fühle ich mich Herrn Dr. TÖNNIGES und besonders Herrn Prof. Dr. MEISENHEIMER gegenüber zu großem Dank verpflichtet für das große, meiner Arbeit entgegengebrachte Interesse.

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Abhandlungen waren mir nur im Referat zugänglich.

- BERTKAU, PH., Über den Verdauungsapparat der Spinnen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 24, p. 398—451, 1885.
- BORDAGE, EDM., Recherches anatomiques et biologiques sur l'autotomie et la régénération chez divers Arthropodes, in: Bull. sc. France Belg. (6), Vol. 39, p. 307—483, 1905.
- *BRINDLEY, H., On certain characters of reproduced appendages in Arthropoda, particularly in the Blattidae, in: Proc. zool. Soc. London, p. 924—958, 1898.
- CHILD, CH. M., Studies on Regulation VIII., in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19, p. 261—297, 1905.
- , Contributions towards a theory of regulation, *ibid.*, Vol. 20, p. 379 bis 426, 1906.
- CHILD, CH. M. and N. N. YOUNG, Regeneration of the appendages in nymphs of the Agrionidae, *ibid.*, Vol. 15, p. 543—602, 1903.
- CLAUS, C., Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 6, 1886.
- , Über den Organismus der Nebaliden und die systematische Stellung der Leptostraken, *ibid.*, Vol. 8, p. 1—148, 1889.
- , Über das Verhalten des nervösen Endapparates an den Sinneshaaren der Crustaceen, in: Zool. Anz., Jg. 14, p. 363—368, 1891.
- CONTEJEAN, CH., Sur l'autotomie chez la Sauterelle et le Lézard, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 111, p. 611—614, 1890.
- DAGOTT, Über die Regeneration der quergestreiften Muskeln nach Verletzungen. Dissert., Königsberg 1869.
- DOHRN, A., Die embryonale Entwicklung des Asellus aquaticus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 17, p. 221—278, 1867.

- DRZEWINA, ANNA, Sur la prétendue autotomie psychique, in: CR. Soc. Biol. Paris (2), Vol. 63, p. 459—461, 1907.
- DUBOSCQ, O., Recherches sur les Chilopodes, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 6, p. 481—650, 1898.
- FRÉDÉRICQ, L., Sur l'autotomie ou mutilation par voie réflexe comme moyen de défense chez les animaux, *ibid.* (2), Vol. 1, p. 413 bis 426, 1883.
- FRENZEL, J., Über den Darmkanal der Crustaceen nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 25, p. 137 bis 190, 1885.
- FRIEDRICH, P., Regeneration der Beine und Autotomie bei Spinnen, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 20, 1906.
- GODELMANN, R., Beiträge zur Kenntnis von *Bacillus Rossii* FABR. etc., *ibid.*, Vol. 12, p. 265—301, 1901.
- HASEMANN, J. D., The direction of differentiation in regenerating Crustacean appendages, *ibid.*, Vol. 24, p. 617—637, 1907.
- , The reversal of the direction of differentiation in the chelipeds of the Hermit Crab, *ibid.*, Vol. 24, p. 663—669, 1907.
- HECHT, E., Notes biologiques et histologiques sur la larve d'un Diptère, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 7, p. 363—382, 1899.
- HENNEGUY, F., Les modes d'insertion des muscles sur la cuticule chez les Arthropodes, in: CR. Assoc. Anat., 8. Réunion, p. 133—139, 1906.
- HENSEN, V., Studien über das Gehörorgan der Decapoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13, 1863.
- HOLMGREN, N., Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten, in: Anat. Anz., Vol. 20, p. 480—488, 1902.
- , Monographische Bearbeitung einer schalentragenden Mycetophilidenlarve, in: Z. wiss. Zool., Vol. 88, p. 1—77.
- JANET, CH., Études sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. 12^{me} Note, 1895.
- *—, Anatomie du gaster de la *Myrmica rubra*, 1902.
- KLEIN, E., Regeneration, Transplantation und Autotomie im Tierreich, in: Fauna Luxemburg, Vol. 5—7, p. 220, 1895—1897.
- KLINTZ, J. H., Regeneration der Antenne bei der Kellerassel (*Porcellio scaber* LATR.), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23, p. 552—559, 1907.
- KORSCHOLT, E., Regeneration und Transplantation, 1907.
- *KRASKE, O., Experimentelle Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskeln, Halle 1878.
- LABBÉ, A., Sur la continuité fibrillaire des cellules épithéliales et des muscles chez les *Nebalia*, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 135, p. 750 bis 752, 1902.

- LEYDIG, F., Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1855, p. 376—480, 1855.
- , Über Geruchs- und Gehörorgane der Krebse und Insekten, *ibid.*, Jg. 1860, p. 265—314, 1860.
- , Über Amphipoden und Isopoden. in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 224—274, 1878.
- , Zelle und Gewebe, 1885.
- , Die Hautsinnesorgane der Arthropoden, in: Zool. Anz., Jg. 9, p. 284—291, 1886.
- LIST, TH., Morphologisch-biologische Studien über den Bewegungsapparat der Arthropoden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, 1897.
- *LÜDEKING, Untersuchungen über die Regeneration der quergestreiften Muskelfasern, Dissert., Straßburg 1876.
- MAZIARSKI, ST., Sur les rapports des muscles et de la cuticule chez les Crustacés. in: Anz. Akad. Krakau, math.-naturw. Kl., p. 520—531, 1903.
- MORGAN, T. H., Regeneration and liability to injury, in: Zool. Bull., Vol. 1, 1898.
- , Further experiments on the regeneration of the appendages of the Hermit crab, in: Anat. Anz., Vol. 17, 1900.
- , Regeneration of the appendages of the Hermit Crab and Crayfish, *ibid.*, Vol. 20, p. 598—605, 1902.
- , Regeneration, 1907.
- NAUWERK, C., Über Muskelregeneration nach Verletzungen, Jena 1890.
- NEUMANN, Über den Heilungsprozeß nach Muskelverletzungen, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 4, 1868.
- OST, J., Zur Kenntnis der Regeneration der Extremitäten bei den Arthropoden, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, p. 289—324, 1906.
- *PERRONCITO, Contribution à la pathologie du tissu musculaire, in: Arch. ital. Biol., Vol. 1, 1882.
- PIÉRON, H., L'autotomie volontaire des Décapodes, in: CR. Soc. Biol. Paris (2), Vol. 63, p. 459—461, 1907.
- , Autotomie protectrice et autotomie évasive, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 144, p. 1379—1381, 1907.
- , Autotomie et autospasie, in: CR. Soc. Biol. Paris (2), Vol. 63, p. 425 bis 427, 1907.
- PRZIBRAM, H., Die Regeneration bei den Crustaceen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 11, p. 163—194, 1899.
- , Regeneration, in: Ergebn. Physiol., Jg. 1, 1902.
- , Aufzucht, Farbwechsel und Regeneration einer ägyptischen Gottesanbeterin (*Sphodromantis bioculata* BURM.), in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 22, p. 149—206, 1906.
- , Experimental-Zoologie. II. Regeneration, 1909.

- RABL-RÜCKHARD, Über die Hörhaare der Isopoden, besonders des *Asellus aquaticus*, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, p. 148—151, 1878.
- REED, MARG., The regeneration of the first leg of the Crayfish, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 18, p. 307—316, 1904.
- ROSENSTEDT, B., Beiträge zur Kenntnis der Organisation von *Asellus aquaticus* und verwandter Isopoden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 8, p. 452 bis 462, 1888/89.
- SARS, G. O., Histoire naturelle des Crustacés d'eau douce de Norvège, Christiania 1867.
- SCHULTZ, E., Über die Regeneration von Spinnenfüßen, in: Trav. Soc. Natural. St. Pétersbourg, Vol. 29, p. 94—101, 1898.
- SNETHLAGE, E., Über die Frage vom Muskelansatz und der Herkunft der Muskulatur bei den Arthropoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 495—514, 1905.
- STAMM, R., Om Muskernes Befæstelse til det ydre Skelet hos Leddyrene, in: Dansk. Vid. Selsk. Skr. (7), naturv.-math. Afd., Vol. 1, p. 127 bis 164, 1904.
- , Über die Muskelinsertionen an das Chitin bei den Arthropoden, in: Anat. Anz., Vol. 34, p. 337—349, 1909.
- VERHOEFF, C., Über Wundheilung bei *Carabus*, in: Zool. Anz., Jg. 19, p. 72—74, 1896.
- VERSON, E., Zur Insertionsweise der Muskelfasern, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 57, p. 63—66, 1868.
- VITZOU, ALEX., Recherches sur la structure et la formation des téguments chez les Crustacés décapodes, in: Arch. Zool. expér., Vol. 10, p. 451—576, 1882.
- VOM RATH, O., Über die Hautsinnesorgane der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 46, p. 413—454, 1888.
- , Zur Kenntnis der Hautsinnesorgane der Crustaceen, in: Zool. Anz., Jg. 14, p. 195—200 und 204—214, 1891.
- WAGNER, V., La régénération des organes perdus chez les Araignées, in: Bull. Soc. Natural. Moscou 1887, No. 3, p. 871—899, 1887.
- , La mue des Araignées, in: Ann. Sc. nat. (7), Vol. 6, p. 281—393, 1888.
- WEBER, C. O., Über die Neubildung quergestreifter Muskelfasern, insbesondere die regenerative Neubildung derselben nach Verletzungen, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 39, 1867.
- WEGE, W., Über die Insertionsweise der Arthropodenmuskeln nach Beobachtungen an *Asellus aquaticus*, in: Zool. Anz., Vol. 35, p. 124 bis 129, 1909.
- WEISMANN, A., Über Bau- und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 24, p. 349—410, 1874.
- , Thatsachen und Auslegung in Bezug auf Regeneration, in: Anat. Anz., Vol. 15, p. 445—474, 1899.

- *WIRÉN, A., Über die Selbstverstümmelung bei *Carcinus maenas*, in: Festschr. LILLJEBORG, Upsala, p. 301—316, 1896.
- ZELLYNY, CH., The relation of the degree of injury to the rate of regeneration, in: Journ. exper. Zool., Vol. 2, p. 347—369, 1905.
- , The direction of differentiation in development. 1. The antennulae of *Mancasellus macrourus*, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 23, p. 324 bis 343, 1907.
- ZUELZER, M., Über den Einfluß der Regeneration auf die Wachstumsgeschwindigkeit von *Asellus aquaticus*, *ibid.*, Vol. 25, p. 361—397, 1907.

Erklärung der Abbildungen.

- I—VI* Glieder der 2. Antenne
1—6 Gelenke zwischen den Gliedern
ac alte Cuticula
acs alte Cuticularsehne
acsch äußere Chitinschicht der Cuticula
ank alte Nervenkerne
bfl Blutflüssigkeit
bk blasse Kerne der Blutzellen
bs Blutsinus
bsgd Basalglied der Geißel
bsm Basalmembran
bz Blutzellen
c Cuticula
cs Cuticularsehne
dst dicker Stachel
egd Geißelendglied
epk Epithelzellenkern
eps epitheliale Sehne
fb Fiederborste
fd Faserbündel
g Gelenkfalte
h Hypodermis
hk Hypodermiskern
iesch innere Chitinschicht der Cuticula
l Lakune
m Muskel
mf Muskelfibrille

- mk* Muskelkern
ms Muskelsubstanz
msch Muskelscheibe
n Nerv
nc neue Cuticula
nf Nervenfasern
nk Nervenkerne
nmk neue Nervenkerne
nsch Nervenscheide
pfs protoplasmatischer Fortsatz
pk Pigmentkörner
sch Scheibe, mit der die Faserbündel sich ans Chitin setzen
sm Sarcolemm
sp Sarcoplasma
sz Sinneszelle
wpf Wundpfropf
x Stelle im Bruchgelenk, an welcher eine Durchreißung des Chitins stattfindet
y proximales Ende der Cuticularsehne
zah Zellanhäufung von Muskelbildungszellen
zmk zerfallene Nervenkerne
zwsch Zwischenscheiben der Muskeln
 × Insertionsstelle der Muskeln des V. Gliedes vor der Amputation des VI. Gliedes
 ⊕ Insertionsstelle der Muskeln des V. Gliedes nach Amputation und Regeneration des VI. Gliedes (kurz vor der Häutung)
 * Mediale Einbuchtung der Antennenwandung zwischen dem I. und II. Gliede

Tafel 4.

Fig. 1 zeigt einen Längsschnitt durch eine im letzten Drittel des VI. Gliedes amputierte Antenne unmittelbar nach der Operation; es tritt viel Blutflüssigkeit und eine Menge von Blutzellen aus. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 2. Der provisorische Wundverschluß ist $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Amputation durch Blutgerinnsel gebildet. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 3. Anfang der Bildung einer Lage von Hypodermiszellen unter dem durch Blutgerinnsel gebildeten Wundpfropfe. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 4. Ausscheidung einer Schicht strukturlosen Chitins *ch* seitens der Hypodermiszelllage und Bildung von großen, runden Epithelzellkernen *epk* in der Hypodermissschicht. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 5. Dasselbe, stärker vergrößert. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 6 u. 7 zeigen eine Vermehrung der Epithelzellenkerne. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 8. Diese Kerne ordnen sich in einer Reihe an. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 9. Dasselbe, stärker vergrößert. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 10. Die innerste Reihe der Epithelzellkerne hebt sich von der Hypodermiszellage ab und bildet ein neues Epithel. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 11. Dieses neugebildete Epithel stellt jetzt die Spitze des Regenerats dar. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 12 stellt ein 3 Tage altes Stadium dar, auf dem das die Spitze des Regenerats darstellende Epithel bereits eine neue Cuticula ausgeschieden hat. Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 13. Zerfall der Nervenkerne $\frac{1}{2}$ Stunde nach der Amputation. Ok. 1, Obj. 7.

Tafel 5.

Fig. 14. Bildung der neuen Nervenkerne aus der innersten Schicht der von der Seite her über die Wundfläche hinübergewanderten Hypodermiszellen. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 15. Vermehrung dieser neuen Nervenkerne an ihrer Bildungsstelle und Vereinigung ihrer Nervensubstanz mit der des alten Nervensumpfes. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 16. Vereinigung des Epithels der neugebildeten Regeneratsspitze mit der epithelialen Sehne des alten Muskels (der Amputationsschnitt hat nur die Sehne, nicht die quergestreifte Muskelsubstanz des Muskels getroffen). Ok. 1, Obj. 5.

Fig. 17. Beginn der Bildung einer Zellanhäufung, aus der später der Muskel hervorgeht. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 18. Einwanderung von Hypodermiszellen, die zwischen sich einen Spalt lassen, in dem die Sehne gebildet wird. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 19. Bildung der Gelenkfalte am distalen, und Größerwerden der Zellanhäufung am proximalen Ende. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 20. Zwischen beiden Teilen treten freie Zellen auf. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 21. Die Kerne der proximalen Zellanhäufung beginnen Muskelsubstanz auszuschleiden. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 22. Die von der Gelenkfalte her nach innen gewanderten Hypodermiskerne haben eine neue Cuticularsehne ausgeschieden und auch die Ausscheidung der Muskelsubstanz, von seiten der Kerne der proximalen Zellanhäufung, ist weiter fortgeschritten. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 23. Bildung von Muskelfibrillen. Ok. 1, Obj. 7.

Fig. 24. Nahezu fertig ausgebildeter Muskel mit Querstreifung seiner Fibrillen. Ok. 1, Obj. 7.

Nachdruck verboten.

Übersetzungsrecht vorbehalten.

Weitere Untersuchungen über die Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge.

Von

Peter Kosminsky.

(Laboratorium des Zoologischen Museums der Universität Moskau.)

Mit Tafel 6 und 7 Abbildungen im Text.

In meiner ersten Arbeit (8) wies ich darauf hin, daß die Veränderung an den Fühlern unter dem Einfluß von Kälte auf die Puppe zu der Erwartung berechtigt, auch an den andern Teilen des Organismus Veränderungen zu erzielen.

In den Jahren 1908 und 1909 setzte ich meine Versuche fort. Dank dem Beistande des Direktors des Zoologischen Museums, Professor KOSHEWNIKOW ¹⁾, hatte ich die Möglichkeit, im Sommer 1909 planmäßige Untersuchungen darüber anzustellen, welche Organe fähig sind sich zu verändern und welche äußere Bedingungen diese Veränderungen hervorrufen.

1) Herr Prof. KOSHEWNIKOW stellte mir nicht nur alle erforderlichen Apparate zur Verfügung, sondern erwarb für das Museum auch neue, die nach meinen Plänen gefertigt waren, so z. B. einen Eisschrank, in welchem der Raum für die Puppen von 5 Seiten mit Eis umgeben war, was die Möglichkeit gab, im Raume eine beliebige Temperatur herzustellen. Für alles dieses wie auch Anleitungen bei den Untersuchungen halte ich es für eine angenehme Pflicht, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

In erster Reihe stellte ich Versuche an über den Einfluß der Temperatur auf die Puppen. Aus Mangel an Zeit gelang es mir nicht, alle auf diesem Gebiete möglichen Versuche auszuführen und alle Organsysteme zu untersuchen, und dennoch erzielte ich Resultate, die des Interesses nicht ermangeln.

Außer den unten aufgeführten Untersuchungen suchte ich die Lücken in meinen Untersuchungen über die Veränderlichkeit der Schuppen zu ergänzen und durchmusterte die bei meinen Versuchen erhaltenen Exemplare von *Lymantria dispar* L., die die Anzeichen des andern Geschlechts trugen. Wie bei allen derartigen Versuchen traten Veränderungen in der Zeichnung und der Färbung auf; ich erwähne sie nur in den Fällen, wenn sie noch nicht beschrieben waren oder ein besonderes Interesse darboten.

Es wurden folgende Versuche vorgenommen:

I. Erhöhung der Temperatur.

a) Kurzbemessene — von einer halben bis zu 2 Stunden — Einwirkung direkter Sonnenstrahlen auf die Puppe; die Temperatur erreichte bis zu 42,5° C.

Der Versuch wurde mit folgenden Arten vorgenommen: *Vanessa urticae* L. und *Gastropacha quercifolia* L.

b) Erwärmung im Thermostaten bei +38 bis +39° C; relative Feuchtigkeit 80; der Versuch dauerte 1—2 Tage (*Vanessa urticae* L., *polychloros* L., *Malacosoma neustria* L., *Stilpnotia salicis* L., *Lymantria dispar* L.).

c) Erwärmung im Thermostaten bei +42 bis +43° C, (Feuchtigkeit dieselbe wie beim vorhergehenden Versuch), mit Unterbrechungen; jedesmal etwa 2 Stunden; die Erwärmung erfolgte 2—4mal (*Vanessa urticae*, *Stilpnotia salicis*, *Malacosoma neustria*).

II. Herabgesetzte Temperatur.

d) Die Puppen lagen lange (bis zu 35 Tagen) im Keller bei einer Temperatur von +8° C und hoher Feuchtigkeit (*Lymantria dispar*, *Malacosoma neustria*).

e) Die Puppen wurden auf Eis bei einer Temperatur um 0° C gehalten; sehr hohe Feuchtigkeit; der Versuch dauerte 29 Tage (*Lymantria dispar*, *Stilpnotia salicis*, *Malacosoma neustria*, *Vanessa urticae*).

f) Die Puppen befanden sich im Eisschrank; fast jeden Tag wurde das Eis durch Salzen abgekühlt; so schwankte im Laufe des

Tages die Temperatur von -5°C bis zu $+3^{\circ}\text{C}$, selten $-7,5^{\circ}\text{C}$ nach der einen und $+5^{\circ}\text{C}$ nach der andern Seite erreichend; die relative Feuchtigkeit betrug 80—90; der Versuch dauerte etwa 8 Tage (*Lymantria dispar*, *Stilpnotia salicis*, *Malacosoma neustria*, *Vanessa urticae*).

g) Dieselben Bedingungen wie beim vorhergehenden Versuche, aber die relative Feuchtigkeit = 50. Das wurde erreicht, indem unter eine Glasglocke, die im Eisschrank untergebracht war, eine Quantität Chlorcalcium (CaCl_2) gelegt wurde (*Stilpnotia salicis*).

h) Die Puppen wurden im Laufe einer Stunde bis -11°C abgekühlt; sie lagen in einem Blechgefäß, in dem ein Thermometer so angebracht war, daß das Reservoir mit dem Quecksilber neben den Puppen sich befand. Dieses Gefäß wurde in die Kältemischung — Salz und Eis zu gleichen Teilen — getaucht. Dann wurden die Puppen auf 1 Tag in den Eisschrank gelegt (*Stilpnotia salicis*, *Malacosoma neustria*).

i) Die Puppen, die sich in einem geschlossenen Raume befanden, wurden durch Äther abgekühlt, wobei zuweilen auch direkte Einwirkung der Ätherdämpfe stattfand; der Versuch dauerte etwa 1 Stunde (*Malacosoma neustria*, *Vanessa urticae*, *polychloros*). Die Technik des Versuchs war dieselbe wie bei den in meiner ersten Arbeit erwähnten (8); die Blechschachtel mit den Puppen wurde mit Watte bedeckt und letztere mit Äther begossen, jedoch war bei den jetzigen Versuchen in der Schachtel ein Thermometer angebracht. Die Temperatur sank bis auf -1°C .

Zu den Versuchen bei erhöhter Temperatur wurden Puppen genommen, die nicht älter waren als 12 Stunden, für die bei herabgesetzter Temperatur in einem Alter von 12—24 Stunden. Bei den Versuchen mit der Einwirkung direkter Sonnenstrahlen und denen mit einer Temperatur von $+8^{\circ}\text{C}$ sowie bei der Abkühlung mit Äther wurde diese Bedingung nicht ganz streng eingehalten. Jedenfalls wurden den Versuchen Puppen im Anfangsstadium und nur in einem Falle (im Versuche f) solche von *dispar* in einem Alter von 4 Tagen unterworfen. Wie aus dem oben Gesagten zu ersehen, erschöpfen diese Versuche bei weitem nicht alle möglichen Kombinationen mit der Einwirkung der Temperatur auf die ersten Stadien des Puppenzustandes. Außerdem ist es möglich, daß der Mangel an Erfahrung mir nicht gestattete, jene Abweichungen zu erlangen, die ein erfahrener Experimentator zweifellos erhalten hätte [bei den Versuchen mit der Einwirkung der äußersten Temperaturen erhielt

FISCHER (4) bis zu 100% Färbungsveränderungen, während mir zuweilen keine einzige gelang].

Ich gehe nun zur Beschreibung der erhaltenen Veränderungen über.

Zeichnung und Färbung.

Bei den Versuchen mit *Stilpnotia salicis* gelang es einstweilen nicht Farbenaberrationen zu erlangen, die in der Natur vorkommen (*ab. sohesti* COPRONNIER, *ab. nigrociliata* FUCHS).

Von Färbungsveränderungen ist anzuführen: das Grauwerden des Weibchens von *Lymantria dispar* unter Kälteeinwirkung (35 Tage bei +8° C) und zwar ein stärkeres, als ich bei frühern Versuchen (8) zu beobachten bekam. Bei den Weibchen von *dispar* traten noch folgende Veränderungen auf: die schwarzen Partien an den Füßen wurden gelblich bei normalgefärbten und grau bei den grauen Weibchen. Diese Erscheinung läßt sich an Exemplaren beobachten, die sowohl unter Einwirkung von Kälte wie Wärme erhalten wurden. Unter Kälteeinwirkung (Versuch f) wurden die schwarzen Schuppen an den Fühlern weißlich.

Bei den Männchen von *dispar* erhielt ich eine Reihe interessanter Veränderungen unter Wärmeeinfluß (Versuch b). Bei allen diesen Veränderungen macht sich eine starke Neigung zum Weißwerden der Vorderflügel bemerkbar; diese Exemplare glichen aber durchaus nicht dem weißen Exemplar eines *dispar*-Männchens, das FEDERLEY (2) beschrieb und das er bei Einwirkung einer Temperatur von +38 bis +39° C im Verlaufe von 67 Stunden auf die Puppe erhielt. Bei meinen Exemplaren ist die Zeichnung klar ausgeprägt, und die Schuppen sind gut entwickelt, während bei dem FEDERLEY'schen Exemplar die Schuppen schwach entwickelt sind und die Zeichnung fehlt.

Von den Zeichnungsveränderungen ist hervorzuheben: näheres Aneinanderrücken der Querlinien auf den Vorderflügeln bei *Malacosoma neustria* unter Kälteeinwirkung (Versuche d und i); diese Veränderung beobachtete FEDERLEY auch, er erhielt sie unter Wärmeeinwirkung. Es bestätigt sich hier noch einmal, daß Kälte wie Wärme gleiche Veränderungen hervorrufen können.

Ferner erhielt ich eine Veränderung in der Färbung der Flügelmembran bei *Stilpnotia salicis* unter Einfluß starker Hitze (Versuch c), die aus durchsichtig weiß in grünlich übergegangen war. Diese

Farbe hängt von den Säften ab, die den Flügel füllen und ausspannen (nach dem Ausschlüpfen aus der Puppe). Bei vielen Krüppeln flossen die Säfte nicht regelmäßig, sondern füllten irgendeine Stelle im Flügel, die aufgetrieben war und sich dunkelgrün färbte.

Ferner ist eine Veränderung der Hoden bei *L. dispar* von dunkelrot ins gelbliche anzuführen. In Anbetracht dessen, daß die gelbliche Färbung der Hoden der Raupe eigen ist, kann man hier annehmen, daß das Anfangsstadium bewahrt blieb bei der Entwicklung des Pigments. Bei andern Arten werden auch im erwachsenen Stadium gelbe Hoden gefunden (16). Bei Männchen von *S. salicis* verringert sich zuweilen unter der Einwirkung der Wärme die Pigmentmenge in der Hülle der Hoden.

Die allgemeine Hülle.

In meiner Arbeit „Einwirkung äußerer Einflüsse auf Schmetterlinge“ untersuchte ich die Frage hinsichtlich der Veränderlichkeit der Schuppen unter dem Einfluß äußerer Bedingungen; in einigen Fragen erlaubte ich mir von FEDERLEY abweichende Ansichten auszusprechen. Einige meiner Schlußfolgerungen waren nicht auf direkte Beobachtungen begründet, z. B. die Frage, wie man das Verschwinden der Schuppen erklären sollte, wenn die Schuppenbälge gut entwickelt sind. Ich erklärte diese Erscheinung dadurch, daß die Schuppen aneinanderkleben und, da sie nicht imstande sind voneinander abzugleiten, bei der Auspreizung des Flügels abreißen. Danach machte ich einen Versuch mit der Einwirkung einer Temperatur von $+8^{\circ}$ C, bei dem ich 2—8 Tage alte Puppen verwandte, weil ich annahm, daß der Hauptteil der Schuppenentwicklung auf die Zeit des Versuches fallen müsse. Schließlich sprach ich die Vermutung aus, daß die Schuppen sich nicht während des Experiments entwickeln, wenn bei demselben Puppen nicht älter als 24 Stunden verwandt werden und wenn die Temperatur sich auf 0° hält. Alle diese Schlußfolgerungen, die viel für sich hatten, waren nicht durch direkte Beobachtungen erwiesen. Natürlich war das erste, was ich tat, daß ich suchte die Lücken zu ergänzen und die Berechtigung meiner Behauptungen zu erweisen.

Es gelang mir in der Tat zu beobachten, daß die Schuppen infolge Zusammenklebens ausfielen und nicht voneinander abgleiten konnten. Ferner gelang es mir an Schnitten vom Flügel zu sehen, daß in den Fällen, wo Puppen, sogar im Alter von einem Tage, der

Abkühlung bei 8° C ausgesetzt werden, die Entwicklung des Flügels während des Versuches weit fortschreitet: gegen Ende des Experimentes bilden sich am Flügel Falten, und die Schuppen erreichen eine bedeutende Größe. Aus Schnitten durch den Flügel der Puppe, die getötet und fixiert wurde, unmittelbar nachdem sie aus dem Eisschrank genommen war, in dem sie sich 29 Tage bei einer Temperatur von 0° C befunden (zuweilen auch etwas mehr Grad), sieht man, daß die Schuppen sich gar nicht entwickelt hatten.

Ich muß bemerken, daß in der Mehrzahl der Fälle die Schuppen sich verschmälern oder nicht vollkommen entwickeln, wobei in den äußersten Fällen sich nur eine kleine Zahl Schuppen entwickelt, und auch die nur schlecht. Von den übrigen bleiben nur Spuren in Gestalt nicht vollkommen entwickelter Schuppenbälge übrig, die mit irgendeiner Masse verstopft sind. Diese Veränderungen gehen unter dem Einflusse verschiedener Umstände vor sich. Nur in einem Falle könnte ich eine Erweiterung der Schuppen und eine Vergrößerung der Anzahl der Processus feststellen, das war bei Versuchen mit kurzfristiger Abkühlung durch Äther. Hierauf wies ich auch in der vorausgehenden Arbeit hin; eine Versuchsreihe, die sich auf die jetzige Arbeit bezog, bestätigte diese Beobachtung. Im Hinblick darauf, daß in einigen Fällen nicht nur Kälte, sondern auch Ätherdämpfe einwirkten¹⁾, entsteht die Frage, welche Ursache die Veränderungen hervorruft. Leider ergaben die Versuche mit einer Kältemischung (Eis und Salz) bisher keine Resultate. Durch Einwirkung von Wärme (Versuch b) und mäßiger Kälte (Versuch d) gelang es Formen zu erzielen von *Malacosoma neustria*, bei denen die haarförmigen Schuppen sich verbreitert hatten und einige Processus erhielten¹⁾; die Grundsuppen sind bei diesen Exemplaren verkleinert.

Eine sehr interessante Veränderung der Schuppen erhielt ich bei einem Männchen von *L. dispar* unter der Einwirkung von Wärme (Versuch b). Auf dem Vorderflügel, auf der Oberseite zeigten sich unter den Schuppen des Mittelfeldes, die gewöhnlich sehr gleichartig sind (Taf. 6, Fig. 1), solche von scharf ausgeprägtem Dimorphismus

1) Obwohl in andern Fällen das Eindringen von Äther in den Raum für die Puppen nicht festgestellt wurde, so ist es dennoch möglich, daß wenn auch nur ein geringes Quantum von Ätherdämpfen dahinein gelangte. Nach dem Experimente, wo man im Laufe einer Stunde große Mengen Äther einatmen muß, wird der Geruchssinn abgestumpft, und es fällt schwer, schwache Ätherspuren festzustellen.

2) Andeutungen davon beobachtete FEDERLEY.

(Taf. 6, Fig. 2), die stark an die Schuppen des Weibchens erinnerten (Taf. 6, Fig. 3). Es kann hier keine Rede von der gewöhnlich vorkommenden Versmälerung der Schuppen sein: die übrigen Schuppen sind vollkommen normal entwickelt, die verschmälernten Schuppen sind sehr regelmäßig verteilt. Die Färbung dieses Männchens ist eine weibliche, die Zeichnung normal. Die Hinterflügel sind gelblich-grau (normal).

Von andern Veränderungen des Chitins muß ich erwähnen die von frühern Autoren oftmals aufgeführte Verdünnung, Nichtvollentwicklung des Chitins der Flügel (sowohl bei Wärme- wie bei Kälteeinfluß). Ferner bildet sich zuweilen unter Kälte- wie Wärmeeinwirkung eine sehr dicke Chitindecke auf dem ganzen Körper; diese Erscheinung ist besonders scharf bei Schmetterlingen ausgeprägt, deren Körper die Haare und Schuppen verloren hat.

Die allgemeine Körperform.

Bei einigen Formen konnte man die schon von mir beschriebene Veränderung, die Verlängerung der Fiedern an den Fühlern, feststellen, wobei es sich herausstellte, daß nicht nur Kälte, sondern auch Wärme eine solche Veränderung hervorrufen kann.

Eine Veränderung der ganzen Körperform gelang es nur bei 2 Weibchen von *Stilpnotia salicis* zu erreichen, welche im Laufe von 29 Tagen einer Abkühlung von 1° — 0° C unterworfen wurden.

Diesen Formen fehlen die Schuppen am Körper, das Chitin ist stark verdickt, die Flügel sind verkürzt.

Bei dem stärker veränderten Weibchen ist der Kopf in folgender Art modifiziert: er wurde breiter, der Vertex tritt wenig hervor, die Augen sind mehr nach vorn gewandt (Taf. 6, Fig. 7). Der Thorax, welcher bei normalen Exemplaren im Querschnitt eine Art Dreieck mit abgerundeten Ecken darstellt, dessen Spitze nach unten gekehrt ist, hat eine fast rechteckige Form angenommen, d. h. seine Seiten sind fast parallel, nur wenig nach unten einander genähert. Natürlich hatte die Veränderung der Form des Thorax sich auch an den einzelnen Skeletteilen bemerkbar gemacht; so sehen wir am Prosternum die Querlamelle fast senkrecht zur Längslamelle stehen, während in normalen Fällen diese stark nach vorn geneigt ist (s. Fig. A); das Pronotum ist enger als das normale (Fig. B). Die fernern Abbildungen zeigen einige Skeletteile, welche beweisen, wie weit die Veränderung vorgeschritten ist. Es hat sich auch das Endoskelet verändert, die Stellen, an denen die Muskeln

befestigt sind. Man muß annehmen, daß die Veränderung der Körperform und des Endoskelets auch eine Veränderung der Muskulatur mit sich brachte. Leider gestattete die geringe Zahl veränderter Exemplare nicht, in dieser Beziehung Untersuchungen an-



Fig. A.



Fig. B.

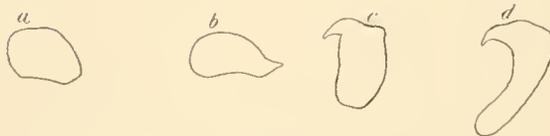


Fig. C.



Fig. D.

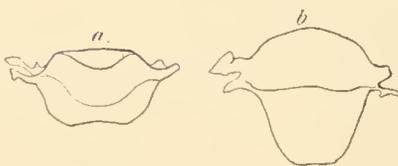


Fig. E.

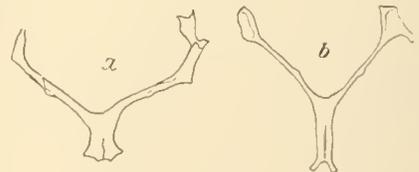


Fig. F.

Fig. A. *Stilpnobia salicis* L. ♀. a Verändertes Prosternum von oben gesehen. b Normales Prosternum von oben gesehen.

Fig. B. *Stilpnobia salicis* L. ♀. a Verändertes Pronotum. b Normales Pronotum.

Fig. C. *Stilpnobia salicis* L. ♀. a u. c Verändertes Patagium und Tegula. b u. d Normales Patagium und Tegula.

Fig. D. *Stilpnobia salicis* L. ♀. Mesosternum. a Vorderer Teil verändert, b normal. c Hinterer Teil verändert, d normal.

Fig. E. *Stilpnobia salicis* L. ♀. Chitin Falte zwischen Meso- und Meta-notum (Mesophragma). a Verändert. b Normal.

Fig. F. *Stilpnobia salicis* L. ♀. Metasternum. a Verändert. b Normal.

zustellen. Auswüchse, wie die Patagia, Tegulae, wurden kürzer und massiver (Fig. C). Die Beine und Palpen sind verkürzt, wurden dafür aber bedeutend dicker (Fig. G und Taf. 6, Fig. 7). Es veränderten sich nicht nur die Glieder, sondern auch die Dornen und Krallen an den Füßen. Die Fühler wurden nicht kleiner, wohl aber bedeutend

dicker; die Fiedern wurden breiter (Taf. 6, Fig. 5). Die Abänderung der Beine ging bei diesem Exemplar so weit, daß es nicht ordentlich kriechen konnte.

Beim andern, weniger veränderten Exemplar fanden sich annähernd dieselben Abänderungen, aber schwächer ausgeprägt; die

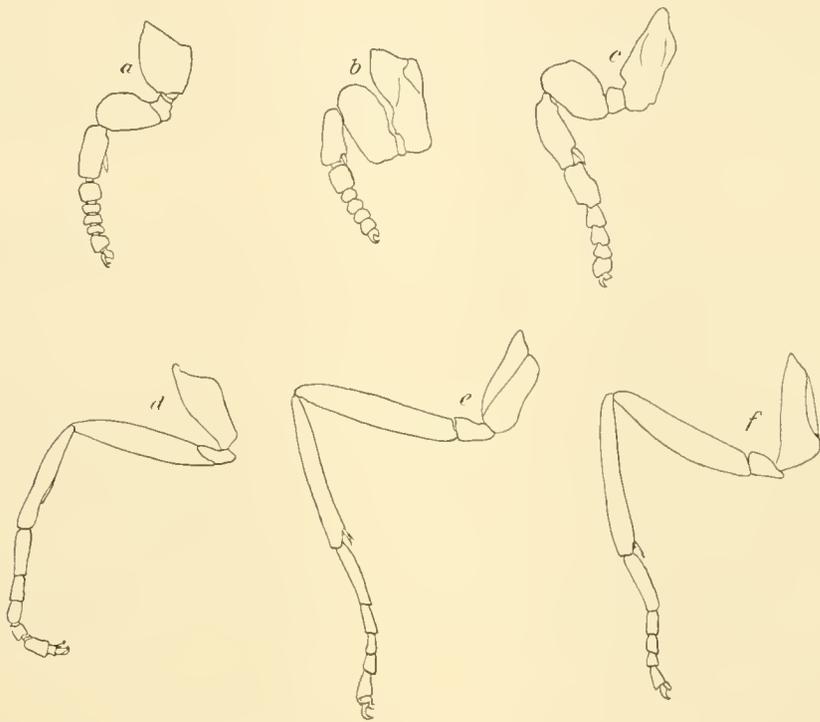


Fig. G.

Stilpnotia salicis L. ♀. a, b, c Vorder-, Mittel- und Hinterbein, verändert. d, e, f Vorder-, Mittel- und Hinterbein, normal.

Patagia und Tegulae sind wenig verändert; die Fühler haben verlängerte, aber nur schwach verdickte Fiedern; die Beine sind stark verändert, doch konnte der Falter mehr oder weniger frei sich bewegen. Eine Veränderung der Beine konnte ich auch bei einem Weibchen von *L. dispar* (Versuch f) feststellen, wobei am stärksten die Vorderbeine, schwächer die mittlern verändert sind, während die Hinterbeine normal blieben. Diese Veränderungen behinderten keineswegs die Bewegungen des Falters.

Alle Veränderungen der Fühler sowohl wie der Beine sind Neubildungen; in keinem Stadium der Puppe wurden solche Formen beobachtet.

Die Geschlechtsorgane.

Kälte wie Wärme wirken stark auf die Eier und Spermatozoen. Die extremsten Formen entbehren fast vollständig der Geschlechtsprodukte, woher die Hoden verkleinert und die Eiröhrchen unvergleichlich kürzer sind als die normalen. In andern Fällen waren die Geschlechtsprodukte entwickelt und offenbar normal, eine Copula fand statt, aber aus den abgelegten Eiern kam nichts heraus. Auf die schlechte Entwicklung der Geschlechtsdrüsen und die Unfruchtbarkeit unter der Einwirkung veränderter äußerer Bedingungen wies schon STANDEFUSS hin (20, 21).

Im erstern Falle haben wir es mit dem Schwinden und nicht mit einer mangelhaften Entwicklung der Geschlechtsprodukte zu tun, da die Eier, wenn auch nur im Anfangsstadium, und die Mutterzellen der Spermatozoen sich in den Geschlechtsdrüsen finden — in dem Stadium, in dem die Puppen den Versuchen unterzogen werden. Die übrigen Teile der Geschlechtsorgane bleiben unverändert. Nur bei einem Weibchen von *S. salicis* (das im vorhergehenden Kapitel beschrieben wurde) ist eine nicht volle Entwicklung der Laminae cribrosae an der Bursa copulatrix zu bemerken: sie ist viel blasser und das Chitin bedeutend dünner, während im allgemeinen das Chitin unvergleichlich stärker entwickelt ist als bei normalen Exemplaren.

Die Nichtentwicklung der Geschlechtsprodukte ist nicht an den Grad der Aberration der andern Teile gebunden; oft sind bei in anderer Beziehung stark veränderten Exemplaren die Geschlechtsprodukte normal entwickelt. Die Nichtentwicklung wird hauptsächlich bei schlechtentwickelten, kleinen Faltern mit rudimentären Flügeln beobachtet.

Ungeachtet dessen also, daß meine Versuche gleichsam Rekognoszierungen darstellen: ich mußte zu gleicher Zeit dennoch suchen, welche Bedingungen die verschiedenen Organe abändern lassen und wie diese Organe sich verändern, — ungeachtet dessen, daß ich meinen Versuchen nur ein bestimmtes Stadium unterwarf [während, wie JACHONTOW'S Untersuchungen zeigten (6), zur Erhaltung von Abänderungen, die sich nicht auf Zeichnung und Färbung beziehen, auch verschiedene Raupenstadien wichtig sein können], — ungeachtet alles dieses gelang es mir, recht interessante Daten zu erlangen und das Gebiet der veränderlichen Teile zu erweitern.

Die Abänderungen der Form des Kopfes, der Brust, der Palpen wurden bisher noch nicht beschrieben, solche der Beine wurden nur flüchtig erwähnt (3). Die Veränderung der Lamina cribrosa, der Färbung der Hoden wurden ebenfalls noch nicht beobachtet.

Wollen wir sehen, was man bisher bei Faltern durch äußere Einflüsse abändern lassen konnte.

Es verändert sich die Größe des Falters, die Form der Flügel, die Zeichnung und Färbung¹⁾, an den Flügeln die Schuppen (2, 8, 10, 11), die Adern (6), die Dicke des Chitins, die Form der Fühler, Beine, der Palpen; die Form des Kopfes, der Brust; die Farbe der Hoden, die Bursa copulatrix. Es sprechen alle Anzeichen dafür, daß dieses Gebiet sehr erweitert werden kann, da die Untersuchungen in dieser Richtung noch lange nicht abgeschlossen sind.

Wenn es uns einerseits gelingen sollte, dieses Gebiet zu erweitern, das die veränderungsfähigen Teile umfaßt, und andererseits zu beweisen, daß diese Abänderungen vererbt werden können, so werden wir uns der Lösung der Frage über den Ursprung der Arten nähern, die sich von naheverwandten Formen durch Merkmale unterscheiden, wie Einzelheiten der Aderung, Verhältnisse der einzelnen Glieder zu den andern, Form des Kopfes und ähnliche „unnütze“ Merkmale, der Arten, deren es so viele unter den Insecten gibt und deren Auftreten vom Standpunkt des Selektionismus aus unerklärlich ist.

Hinsichtlich der Vererbung der Abänderungen der Zeichnung und Färbung besitzen wir eine Reihe von Versuchen. Leider geben eine klar bestätigende Antwort nur die Versuche von PICTET (17). Es gelang ihm zu beweisen, daß durch äußere Bedingungen hervorgerufene Abänderungen bei der ersten Generation, sogar bis zur dritten festgehalten werden.

Die Versuche von STANDFUSS (21) und FISCHER (3) zeigten nur, daß äußere Bedingungen sowohl auf den Körper der Puppe als auch auf das embryonale Plasma der folgenden Generation wirken. Diese Annahme, die schon WEISMANN (23) aussprach, wird durch die äußerste Empfindlichkeit der Geschlechtsprodukte gegen äußere Bedingungen bestärkt. Die Versuche von SCHRÖDER (22) ergaben in

1) Alle Autoren aufzuzählen, die solche Abänderungen beschrieben, ist unmöglich, da in solchem Falle das Literaturverzeichnis die Arbeit selbst an Umfang übertreffen würde. Alle Hinweise auf die Literatur und ein kurzes Verzeichnis der Untersuchungen kann man in der vorzüglichen Zusammenfassung von BACHMETJEV (1) finden.

der Tat die Vererbung der veränderten Zeichnung auf viele Generationen hin, aber die Entstehung dieser Zeichnung ist unbekannt, denn die Stammeltern-Aberrationen sind in Freiheit gefangen worden.

Jedenfalls spricht wenigstens eine Tatsache für die Vererbung der durch die Einwirkung äußerer Einflüsse auf die frühere Stadien der Entwicklung erworbener Merkmale bei Faltern, und sie erlaubt uns zu hoffen, daß nicht nur eine Abänderung der Zeichnung und Färbung, sondern auch andere Abänderungen vererbt werden. Natürlich wird der Beweis hierfür ebenso wie die vollständige Untersuchung der einer Veränderung unterliegenden Teile (unter äußern Einflüssen) noch viel Zeit und angestrengte Arbeit erfordern.

Bei einigen Individuen von *Lymantria dispar* L. traten Abänderungen auf, die die Merkmale des andern Geschlechts an sich trugen.

Sehen wir, wie stark und verschiedenartig diese Abänderungen sind. Der Geschlechtsdimorphismus ist bei dieser Art durch viele Merkmale ausgeprägt. Das Weibchen übertrifft das Männchen bedeutend an Größe; die Färbung der Flügel des Weibchens ist gelblich-weiß, beim Männchen bräunlich oder grau (auf den Vorderflügeln); das Abdomen des Weibchens ist weiß, hinten dunkel; das Abdomen des Männchens bräunlich mit dunklen Flecken; die Fühler des Weibchens sind schwarz, mit schwarzen Schüppchen, die des Männchens gelblich mit hellen Schuppen; die Füße des Weibchens zum Teil schwarz, beim Männchen gelblich-grau; das Weibchen hat am Ende des Abdomens lange Haare, die leicht abfallen, zur Bedeckung der Eier dienen; beim Männchen findet sich ein kleines Büschel Haare am äußersten Ende des Hinterleibes; die Schuppen unterscheiden sich stark: so sind sie an den Vorderflügeln auf der Oberseite beim Männchen gleichförmig breit, während das Weibchen einen scharfen Dimorphismus aufweist: es gibt breite und schmale Schuppen. [Für mich ist es vollkommen unbegreiflich, warum FRINGS (19, p. 103) keinen Geschlechtsdimorphismus an den Schuppen dieser Art finden konnte. Die Abbildungen bei FEDERLEY und meine, scheint mir, zeigen deutlich, daß der Geschlechtsdimorphismus hier klar genug ausgeprägt ist.] Außerdem unterscheiden sich die Schuppen durch die Größe, Form und Zahl der Processus. Ein sehr scharfer Unterschied besteht in der Form der Fühler. Bei den Weibchen sind die Fiedern schwach entwickelt, die Sensillae trichoideae rudi-

mentär, beim Männchen haben sie lange Fiedern und gut entwickelte Sensillae trichoideae.

Es wurden folgende Veränderungen mit Anzeichen des andern Geschlechts erlangt:

Männchen. Verhältnismäßig wenig Merkmale: Weißwerden [Versuche von PICTET (17) und meine mit erhöhter Temperatur]. Veränderung der Schuppen wie oben beschrieben.

Weibchen. Allgemeines Grauwerden (unter Einfluß von Kälte); Einfarbigkeit der Füße (Einfluß von Wärme und Kälte); helle Schuppen an den Fühlern (Kälteeinfluß); Verlängerung der Fiedern an den Fühlern, wobei die längsten auf die Mitte des Fühlers kommen, wie beim Männchen (bei meinen frühern Versuchen unter Kälteeinwirkung, bei den jetzigen auch unter Wärmeeinfluß).¹⁾

Hinsichtlich der Schuppen kann man nichts Bestimmtes sagen, da es schwer ist klarzustellen, ob die Formen mit gleichartigen Schuppen auf den Vorderflügeln daher rührten, daß die Deckschuppen sich verbreiterten oder daß sie abfielen.

Lymantria dispar ist eine Art, bei der Gynandromorphen verhältnismäßig oft getroffen werden (18). In den meisten Fällen sind diese Gynandromorphen typische Hermaphroditen.²⁾

Es ist begreiflich, daß der Gedanke aufkam, ob nicht die sekundären Geschlechtsmerkmale von den Geschlechtsorganen abhängen. Aber die Versuche von OUDEMANS (15): Kastration, Ausschneiden der Geschlechtsdrüsen, wobei der Ductus und die Nebendrüsen erhalten blieben, und MEISENHEIMER'S (12) Versuche: volle Kastration und

1) In meiner ersten Arbeit suchte ich die Vergrößerung der Fiedern durch Atavismus zu erklären, indem ich annahm, daß bei den Weibchen der Vorfahren von *L. dispar* die Fühler stärker entwickelt waren als bei den heutigen Weibchen; diese Erklärung war darauf begründet daß die Hülle der Fühler des Weibchens bedeutend größer ist, als der Fühler selbst, beim Männchen aber vollkommen vom Fühler ausgefüllt wird. Natürlich muß diese Annahme (die übrigens bedingungsweise ausgesprochen wurde) aufgegeben werden: wenn wir sehen, daß an vielen Teilen eines Individuums eines Geschlechts die Merkmale des andern Geschlechts auftreten, so kann man für die Fühler keine Ausnahme aufstellen, um so weniger, als wir mit gleichem Rechte annehmen können, daß beim Männchen der Fühler frei in der Hülle lag und nur infolge übermäßigen Wachstums diese ganz ausfüllte.

2) Einige von ihnen (Nichtthermaphroditen) erinnern nach der Beschreibung sehr an die von mir erlangten Formen. Es ist sehr möglich, daß sie in der Natur unter dem Einflusse veränderter äußerer Bedingungen entstanden.

Transplantation der weiblichen Geschlechtsdrüsen auf Männchen (und umgekehrt), zeigten klar, daß die Geschlechtsorgane auf die sekundären Geschlechtsmerkmale absolut keinen Einfluß ausüben. Die weiteren Untersuchungen desselben Autors (13, 14) über die Regeneration der Flügel haben diese Behauptung nur noch mehr bekräftigt.

STANDFUSS (21) beobachtete die Erscheinung des Gynandromorphismus (der nicht mit Hermaphroditismus verbunden war), welche durch äußere Bedingungen hervorgerufen wurde, bei *Parnassius apollo* L., *Gonopteryx rhamni* L. (das Weibchen nimmt die Färbung des Männchens an unter Einfluß von Wärme) und *Perisomena coecigena* KUP.: nach Erziehung im Zimmer ohne Überwinterung kroch in freier Luft ein Weibchen aus mit Fühlern, die denen des Männchens glichen. Hinsichtlich des letztern Falles steigt ein starker Zweifel auf: eine Überwinterung im Zimmer gibt überhaupt keine Abweichungen, um so weniger, da dieses eine südliche Art ist und solche Überwinterung auf sie weniger stark wirken muß als auf nördliche, an harte Winter gewöhnte Formen. Ich neige dazu anzunehmen, daß dieser Falter von frühen Stadien her die Anlage männlicher und weiblicher Elemente in sich trug, ebenso wie die von STANDFUSS beschriebenen gynandromorphen Exemplare von *Saturnia*-Bastarden.

STANDFUSS sprach die Vermutung aus, daß die von ihm unter äußern Einflüssen erzielten Weibchen mit männlichen Merkmalen deshalb ein solches Aussehen annähmen, weil bei ihnen die Geschlechtsdrüsen nicht voll entwickelt waren.¹⁾ Mir scheint, daß diese Annahme nach den Versuchen von OUDEMANS, KELLOG (7) und MEISENHEIMER hinfällig werden dürfte. Vielleicht aber beeinflußt die Kastration den Vorgang nur dann, wenn veränderte äußere Bedingungen mitwirken? Aber auch diese Vermutung ist unannehmbar, da bei meinen Versuchen viele gynandromorphe Individuen gut entwickelte Geschlechtsorgane besaßen.

LINDEN gibt eine andere Erklärung für diese Erscheinung (9): beim Männchen findet ein energischerer Stoffumsatz statt; wenn wir

1) Derselben Meinung ist auch in der letzten Zeit FRINGS (5). Es wäre interessant zu wissen, wie die Vertreter dieser Theorie sich zu den Resultaten der Kastrationsversuche verhalten. Die Arbeit von STANDFUSS ist eher erschienen als die von MEISENHEIMER und gleichzeitig mit der von OUDEMANS. FRINGS mußte mit der Arbeit von OUDEMANS und mit der ersten von MEISENHEIMER (12) bekannt sein; aber leider erwähnt er nichts von beiden in seiner Arbeit.

eine weibliche Puppe dem Wärmeeinfluß aussetzen, so erhöhen wir die Energie des Stoffwechsels und geben ihr die physiologischen Bedingungen des Männchens, infolgedessen männliche Merkmale sich einstellen.

Diese Erklärung dürfte kaum akzeptiert werden, da bei meinen Versuchen und denen von FRINGS (5) die Weibchen gerade unter Kälteeinfluß das Kleid der Männchen anlegten.

Wir sehen bei den Schmetterlingen keine besondern Unterschiede zwischen den sekundären Geschlechtsmerkmalen und den Artmerkmalen. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist auch ihr Ursprung der gleiche. Die obenerwähnten Kastrationsversuche lassen jeden Zusammenhang zwischen diesen Merkmalen und den Geschlechtsorganen ablehnen, und die Versuche mit Temperatureinwirkungen bewiesen, daß wir Merkmale des andern Geschlechts erlangen können, indem wir auf das betreffende Individuum so einwirken, wie wir es zur Erlangung von Merkmalen anderer Art tun.

Moskau, Februar 1910.

Zitierte Literatur.

1. P. BACHMETJEW, Experimentelle entomologische Studien, Vol. 2, Sophia 1907.
2. H. FEDERLEY, Lepidopterologische Temperatur-Experimente mit besonderer Berücksichtigung der Flügelschuppen, in: Festschr. PALMÉN, Helsingfors 1905.
3. E. FISCHER, Experimentelle Untersuchungen über die Vererbung erworbener Eigenschaften, in: Allg. Ztschr. Entomol., Vol. 6, No. 4, p. 49—51, 1901.
4. —, Lepidopterologische Experimentalforschungen, III., *ibid.*, 1903.
5. C. FRINGS, Bericht über Temperaturexperimente in den Jahren 1905 bis 1907, in: Societas entomol., Jg. 23 (1908—1909).
6. A. JACHONTOW, Versuche mit Raupen und Puppen von *Vanessa urticae* L. (Lepidoptera, Nymphalidae), in: Revue Russe Entomol. 1906 (russisch).
7. V. L. KELLOG, Influence of the primary reproductive organs on the secondary sexual characters, in: Journ. exper. Zool., Vol. 1, 1904.
8. P. KOSMINSKY, Einwirkung äusserer Einflüsse auf Schmetterlinge, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Syst., 1909.
9. M. v. LINDEN, Die Ergebnisse der experimentellen Lepidopterologie, in: Biol. Ctrbl., Vol. 24, 1904.
10. —, Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügelfärbung und Zeichnung des Falters, in: Arch. Rass.-Ges.-Biol., Vol. 1, Berlin 1904.
11. —, Untersuchungen über die Veränderung der Schuppenfarben und der Schuppenformen während der Puppenentwicklung von *Papilio podalirius*. Veränderung der Schuppenformen durch äußere Einflüsse, in: Biol. Ctrbl., Vol. 26, 1906.
12. J. MEISENHEIMER, Ergebnisse einiger Versuchsreihen über Exstirpation und Transplantation der Geschlechtsdrüsen bei Schmetterlingen, in: Zool. Anz., Vol. 32, 1907.

13. J. MEISENHEIMER, Ueber Flügelregeneration bei Schmetterlingen, *ibid.*, Vol. 33, 1908.
 14. —, Experimentelle Studien zur Soma- und Geschlechts-Differenzierung, Jena 1909.
 15. J. OUDEMANS, Falter aus kastrierten Raupen etc., in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 12, Syst., 1898.
 16. W. PETERSEN, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: *Mém. Acad. Sc. St. Pétersbourg, Classe phys. math.*, Vol. 9, No. 6, 1900.
 17. A. PICTET, Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons, in: *Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève*, Vol. 35, 1905.
 18. O. SCHULZ, Gynandromorphe (hermaphr.) Macrolepidopteren, in: *Illustr. Wochenschr. Entomol.*, 1896.
 19. —, Ueber Scheinzwitter von *Ocneria dispar* L., *ibid.*, 1899.
 20. M. STANDFUSS, Handbuch der palaearktischen Grossschmetterlinge für Forscher und Sammler, 2. Aufl., Jena 1896.
 21. —, Experimentelle zoologische Studien mit Lepidopteren, in: *Denkschr. Schweiz. naturf. Ges.*, Vol. 36, 1898.
 22. CH. SCHRÖDER, Die Zeichnungsvariabilität von *Abraxas grossulariata* L. Gleichzeitig ein Beitrag zur Descendenz-Theorie, in: *Allg. Ztschr. Entomol.*, Vol. 8, 1903.
 23. A. WEISMANN, Neue Versuche zum Saison-Dimorphismus der Schmetterlinge, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 8, Syst., 1895.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 6.

Fig. 1. Schuppen aus der Mitte der Oberseite des Vorderflügels eines normalen Männchens von *Lymantria dispar* L.

Fig. 2. Schuppen vom selben Flügelteil eines durch Wärmeeinfluß veränderten (Puppe 2 Tage bei $+ 39^{\circ}$ C) *dispar*-Männchen.

Fig. 3. Schuppen von derselben Stelle eines normalen Weibchens von *L. dispar*.

Fig. 4. Normaler Fühler eines Weibchens von *Stilpnotia salicis* L.

Fig. 5. Fühler, durch Kälteeinfluß verändert (Puppe 29 Tage bei 0° C, Versuch e). *St. salicis* L. ♀.

Fig. 6. Kopf eines normalen Weibchens von *St. salicis* (von hinten).

Fig. 7. Kopf eines Weibchens von *St. salicis*, das dem Versuche e unterworfen wurde (von hinten).

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Beiträge zur vergleichenden Accommodationslehre.

Von

Prof. C. Hess.

Mit Tafel 7.

I. Die Accommodation bei Amphibien.

Über die Accommodation bei Amphibien liegt nur eine experimentelle Untersuchung von TH. BEER (1899) vor; er kam zu dem Ergebnisse, daß bei einigen Arten unter den Amphibien das Vermögen der Einstellung des Auges auf verschiedene Entfernungen vorhanden sei, und zwar das einer aktiven Naheinstellung durch Entfernung der in ihrer Wölbung unveränderten Linse von der Netzhaut. „Der Ciliarmuskel steigert, wenn er sich zusammenzieht, den Druck im Glaskörper, und dieser drückt den beweglichsten Teil seiner Umgrenzung — die im Ruhezustand schon stark gewölbte Linse — vor, das Kammerwasser weicht nach der Peripherie aus, wo durch die Action des Muskels zugleich eine Vertiefung der Hornhaut-Irisbucht eintritt.“

Meine im Folgenden mitzuteilenden Versuche haben zu dem Ergebnisse geführt, daß das von BEER beobachtete accommodative Vorrücken der Linse nicht in der von ihm angenommenen, sondern in ganz andrer Weise zustande kommt.

Das Studium der einschlägigen physiologischen Vorgänge ist bei

1) TH. BEER, Die Accommodation des Auges bei den Amphibien, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 73, p. 501.

den Amphibien schwieriger als bei den andern von mir untersuchten Tierklassen, da die accommodativen Änderungen infolge der Kleinheit der meisten Augen und der durchschnittlich geringen Accommodationsbreite bei der Mehrzahl der in Betracht kommenden Arten relativ und absolut sehr geringfügige sind.

Meine ersten Versuche galten der Frage nach der angeblichen accommodativen Steigerung des Glaskörperdruckes. Die anatomischen Verhältnisse im Amphibienauge unterscheiden sich von jenen im Reptilien- und Vogelauge unter anderm auch darin, daß die Firsten der Ciliarfalten nicht, wie dort, in unmittelbare Berührung mit der Linsenvorderfläche treten, vielmehr zwischen ihnen und dem Linsenäquator im allgemeinen ein mehr oder weniger großer Zwischenraum bleibt und die Iris leicht auf der Linsenvorderfläche gleitet (vgl. z. B. Fig. 1). Wie im Säugerauge ist also auch bei den Amphibien der vordere Augenabschnitt von dem hintern nicht völlig abgeschlossen, und schon darum erscheint eine isolierte Drucksteigerung im Glaskörper nicht wohl annehmbar. Nirgends in der Wirbeltierreihe ist ein solcher völliger Abschluß zwischen den vor und den hinter der Iris bzw. Linse gelegenen Augenteilen nachgewiesen, wie ihn jene Hypothese voraussetzt; hat sich doch auch BEER's Annahme, daß bei manchen Schlangenarten die Linse durch gesteigerten Glaskörperdruck nach vorn getrieben werde, nach unsern Untersuchungen als irrig erwiesen.¹⁾ Nur bei den Cephalopoden habe ich²⁾ einen so vollständigen allseitigen Abschluß des Glaskörperaumes gefunden, daß durch Zunahme des intraocularen Druckes bei den sehr weichen Augenhüllen die Linse nach vorn gedrängt werden kann.

Entsprechen somit schon die angeführten anatomischen Verhältnisse im Amphibienauge nicht den Voraussetzungen der BEER'schen Theorie, so stehen auch die folgenden physiologischen Tatsachen mit ihr in Widerspruch.

Ich stellte eine Reihe von manometrischen Messungen mit dem HERING'schen Mikromanometer in der früher eingehender beschriebenen Weise an.³⁾ Zunächst konnte ich bei Fröschen niemals accommo-

1) C. HESS, Untersuchungen zur vergleichenden Physiologie und Morphologie des Accommodationsvorganges (nach gemeinsam mit Herrn Dr. F. FISCHER angestellten Versuchen), in: Arch. Augenheilk., Vol. 62, Heft 4 (1909).

2) C. HESS, Die Accommodation der Cephalopoden, *ibid.*, Vol. 64, Ergänzungsheft (1909).

3) C. HESS, Vergleichende Untersuchungen über den Einfluß der

dativ Drucksteigerung nachweisen; hierauf war aber kein großer Wert zu legen, da das Accommodationsvermögen der Frösche nur ein unbedeutendes ist (s. u.). Entsprechende Messungen wiederholte ich viermal an den verhältnismäßig großen Augen amerikanischer Riesenkröten (*Bufo aqua*), bei welchen der Sagittaldurchmesser ca. 12 mm, der äquatoriale ca. 14 mm betrug und deren accommodative Einstellungsänderungen nicht unbeträchtlich größer sind als jene des Frosches, ferner bei mehreren Augen von *Bufo viridis* und *cinereus*, die gleichfalls nachweislich stärker accommodieren können als der Frosch. In keinem Falle ließ sich bei elektrischer Reizung auch nur die geringste accommodative Drucksteigerung im Glaskörper nachweisen, obschon meine Manometer so empfindlich waren, daß leise Berührung der Sclera mit einem Sondenknopfe schon zu leicht wahrnehmbarer Drucksteigerung führte.

Auch die im Folgenden zu besprechenden physiologischen Vorgänge beim accommodativen Vorrücken der Linse zeigen, daß dieses nicht durch Zunahme des Glaskörperdruckes herbeigeführt werden kann.

Untersuchungen an äquatorial halbierten Augen, die sich uns bei andern Tierklassen so zweckmäßig erwiesen hatten, konnten bei den Amphibien nur ausnahmsweise herangezogen werden, weil die Augenhüllen im allgemeinen so weich waren, daß sie bei Eröffnung des Auges zusammenfielen und die weitere Beobachtung unmöglich machten. Dagegen konnte ich durch genaueres Studium der am frisch enucleierten uneröffneten Auge bei Reizung auftretenden Veränderungen in sehr starkem auffallenden Lichte mit der binokularen Lupe einen genügend klaren Überblick über den Accommodationsmechanismus gewinnen.

Die uns beschäftigenden physiologischen Vorgänge zeigen bei Urodelen und Anuren so charakteristische Verschiedenheiten, daß eine gesonderte Besprechung beider zweckmäßig erscheint. Ich gebe zunächst einen kurzen Überblick über die von mir bei *Salamandra atra*, *Salam. maculosa* und *Triton torosus* gesehenen Veränderungen.

Die Pupille liegt bei diesen Urodelen nicht in der Mitte der Irisebene, sondern so weit nach unten, daß die Iris oben angenähert doppelt so breit erscheint wie unten; ihre Form ist leicht queroval, genau nach unten zeigt sie eine kleine Ausbuchtung; von dieser

geht eine schmale, ziemlich tiefe, nach hinten gerichtete Falte in der Iris nach unten bis zur Iriswurzel.

Reizt man ein frisch enucleiertes Auge mit schwachen Strömen, so gleicht diese Furche sich rasch vollständig oder fast vollständig aus, und die Vorderkammer wird in der untern Hälfte flacher, indem die Iris hier leicht nach vorn verlagert wird. Bei *Salam. atra* ist die Irisfurche weniger tief als bei *S. maculosa*; da, wo sie dem Limbus corneae sich nähert, sieht man an einer ungefähr dreieckigen Stelle feine Fäserchen zwischen Iris und Hornhaut hin und herziehen; hier ist die accommodative Kammerabflachung durch Vorrücken der Iris besonders deutlich. Am benachbarten Irisgewebe sieht man eine leichte Zusammenziehung von allen Seiten gegen die unterste Stelle des Corneoscleralrandes hin. In der obern Hälfte wird die vordere Kammer bei der Accommodation im allgemeinen nicht merklich flacher, zuweilen hatte ich sogar den Eindruck, daß sie hier ein wenig tiefer wurde. Deutlich war letzteres bei *Triton torosus* der Fall.

Die ausgiebigsten accommodativen Änderungen unter allen von mir beobachteten Urodelen, ja Amphibien überhaupt, fand ich bei dieser letztern, bisher noch nicht auf Accommodation untersuchten (amerikanischen) Art, die ich erst gegen Ende meiner Versuche zu studieren Gelegenheit bekam. Die Irisfurche erscheint hier erst in der Nähe der Iriswurzel etwas ausgesprochener, bei Reizung wird das ganze ihr unmittelbar benachbarte Gewebe beträchtlich nach vorn (hornhautwärts) gehoben und zugleich ein wenig nach der nasalen Seite verschoben. Gleichzeitig wird an den gerade nach oben gelegenen Stellen der Iriswurzel diese nach rückwärts verlagert und dadurch die Kammer hier deutlich tiefer. Das accommodative Vorrücken der Linse ist besonders ausgiebig.

Auch hier sind, wie bei allen von mir untersuchten Urodelen, an den seitlichen (d. i. nach vorn und hinten gelegenen) Teilen der Iris in der Nähe ihrer Wurzel keine Veränderungen zu sehen, die pupillaren Irispartien werden durch die vorrückende Linse entsprechend nach vorn gedrängt. Den verhältnismäßig beträchtlichen accommodativen Änderungen entsprechend findet man die unten eingehender zu erörternden der Accommodation dienenden anatomischen Gebilde hier besonders kräftig entwickelt.

Beim japanischen Riesensalamander konnte ich keine accommodativen Änderungen nachweisen.

Bei *Triton torosus* zeigt die Pupille auf elektrische Reizung

meist keine oder nur äußerst geringe Erweiterung; bei den andern Urodelenaugen tritt bei Reizung in der Regel eine Erweiterung der Pupille ein, die aber offenbar von den zuerst geschilderten Veränderungen physiologisch unabhängig ist, denn sie erfolgt viel langsamer als diese: reizt man nur einen Bruchteil einer Sekunde, so sind die accommodativen Veränderungen bereits mehr oder weniger vollständig abgelaufen, wenn die Pupillenerweiterung beginnt.

Über das Verhalten der Linse bei den geschilderten Vorgängen erhielt ich erst Klarheit, als ich mich des folgenden Kunstgriffes bediente: Im eben enucleierten Auge war von der Linsenmasse selbst mit den von mir benützten Methoden nichts zu sehen, die Linsenbildchen waren für meine Zwecke nicht zu verwerten. Einige Zeit nach der Eucleation, zuweilen schon nach 10—15 Minuten, wurde die vordere Nahtlinie oft als feiner grauer vertikaler Strich in der Gegend der Pupillenmitte sichtbar, nicht selten sah man dann auch einen Teil der Linsenfasern in Form feinsten Linien seitlich an die Nahtlinie treten. Jetzt läßt sich leicht feststellen, daß bei jeder Reizung die vordere Linsenfläche eine kleine Strecke nach oben und nasalwärts verschoben wird und bei Aufhören der Reizung wieder in die ursprüngliche Stellung zurückkehrt. Auch diese Bewegungen verlaufen rascher als die erwähnten Pupillenänderungen, und bei genügend kurz dauernder Reizung ist die Linse oft schon in ihre Ruhestellung zurückgekehrt, ehe die Pupille weiter zu werden beginnt. Eben hierdurch wird es besonders leicht, festzustellen, daß die geschilderten Ortsänderungen der Nahtlinie wirklich Linsenverschiebungen entsprechen und nicht etwa nur durch exzentrische Pupillenverlagerungen vorgetäuscht sind.

BEER gibt für *Triton cristatus* an: „bei asymmetrischer Reizung kann auch eine leichte Drehung der Linse oder ein asymmetrisches Vortreten stattfinden“, und er bildet ein solches „asymmetrisches Vortreten der Linse infolge asymmetrischer Lage der Elektroden“ für *Triton alpestris* ab. Es ist aber nicht schwer, sich davon zu überzeugen, daß das „asymmetrische“ Vortreten der Linse nichts mit asymmetrischer Lage der Elektroden zu tun hat: die Verschiebungen der Linse erfolgen stets in der gleichen von mir oben angegebenen Richtung, wie immer man die Elektroden anlegt; ich habe mich davon in besondern Versuchsreihen häufig überzeugt, indem ich die Orientierung der auf den Elektroden liegenden Augen von Reizung zu Reizung änderte. Die Erklärung für die merkwürdige

Linsenverschiebung ist nicht in der Lage der Elektroden, sondern in den anatomischen Verhältnissen (s. u.) zu suchen.

Bei den Anuren finden sich stärkere accommodative Änderungen (wie ich in Übereinstimmung mit BEER feststellen konnte) vor allem bei verschiedenen Krötenarten. Meine Untersuchungen stellte ich vorwiegend an der Riesenkroete (*Bufo aqua*), der Wechselkroete (*Bufo viridis*) und der gemeinen Kroete (*Bufo cinereus*) an; in den uns hier interessierenden Punkten besteht kein wesentlicher Unterschied zwischen den verschiedenen Arten.

In allen Augen sieht man bei Reizung charakteristische Änderungen an der Iris in erster Linie gerade nach unten, etwas weniger starke von ähnlicher Art gerade nach oben, d. i. entsprechend der tiefsten und der höchsten Stelle der Corneoscleralgrenze auftreten. Die bei den Urodelen meist so deutliche Irisfurche ist bei den Anuren nicht vorhanden. Im Augenblicke der Reizung erfolgt unten und oben in der äußersten Peripherie leichte Vertiefung der vordern Kammer, indem die Iris hier ein wenig in der Richtung gegen die Augenmitte verlagert wird, während gleichzeitig in den mittlern, der (hier nach oben von der Irismitte liegenden) Pupille nähern Teilen die vordere Kammer durch Vorrücken der Linse sich abflacht. Nicht selten rückt die Iris unten, etwas weniger auch oben, eine kleine Strecke weit hinter der Corneoscleralgrenze vor. Während die leichte accommodative Vertiefung der vordern Kammer unten und oben deutlich wahrnehmbar ist, sieht man an den seitlichen Iristeilen meist nichts von einer solchen: Vorn und hinten bleibt die Iris bei Reizung in der Nähe ihrer Wurzel unbewegt, während ihre pupillaren Teile durch die vorrückende Linse etwas vorgehoben werden. BEER macht die irrige Angabe, daß „ringsum an der Iriswurzel“ eine Einziehung stattfindet, und wurde eben hierdurch an der Erkenntnis des wirklichen Accommodationsmechanismus gehindert.

Auf der Irishinterfläche finden sich entsprechend dem tiefsten und, weniger ausgesprochen, auch dem höchsten Punkte der angenähert querovalen Pupille, besonders deutlich bei *Bufo aqua*, runde oder längliche Knöpfchen (vgl. Fig. 1), die bei Betrachtung von vorn an einer leichten buckelartigen Vorwölbung der Irisfläche zu erkennen sind. Durch diese wird die Anlagerung der Iris an die stark gewölbte Linsenvorderfläche in größerer Ausdehnung gehindert und eine offene Kommunikation zwischen vorderer und hinterer Kammer erleichtert. Die geschilderten Knöpfchen sind bei ver-

schiedenen Krötenarten nicht ganz gleich: Bei *Bufo cinereus* ragt von der höchsten und tiefsten Stelle des Pupillenrandes eine oft auch von vorn leicht sichtbare traubenartige dunkle Masse ins Pupillargebiet, bei Betrachtung von rückwärts sieht man hier an der Irishinterfläche nur unten ein Knöpfchen auf der Linse gleiten, nicht aber am obern Pupillenrande. Bei *Bufo viridis* sind die Verhältnisse jenen bei *Bufo aqua* ähnlicher.

Die Pupille wird bei stärkerer Reizung weiter, auch hier erfolgen die Pupillarbewegungen beträchtlich langsamer als die accommodativen, die bei genügend kurz dauerndem Reize schon ganz abgelaufen sein können, ehe die Pupillenerweiterung beginnt. Die vordere Linsennaht wird auch hier an den enucleierten Augen in der Regel nach einiger Zeit sichtbar. Bei Reizung sieht man sie gerade nach vorn (hornhautwärts) vorrücken, aber nichts von den seitlichen (nach oben und nasalwärts gerichteten) Verschiebungen, die bei Urodelen so deutlich sind.

Versuche am eröffneten Auge konnte ich bei den amerikanischen Riesenkröten anstellen, von welchen mir sechs frische Bulbi zur Verfügung standen. Fig. 1 zeigt die anatomischen Verhältnisse der von rückwärts betrachteten vordern Hälfte.

Bei faradischer Reizung sieht man auch an diesen frisch eröffneten Augen wesentlich in der Umgebung der gerade nach unten gelegenen, dem dort sichtbaren kleinen knolligen Gebilde entsprechenden Stelle des Ciliarringes eine Zusammenziehung des Gewebes von oben und von den Seiten her in der Richtung nach diesem Gebilde; eine ähnliche, weniger starke Zusammenziehung ist nach der Mitte der obersten Teile des Ciliarringes wahrzunehmen. Die viel schwächer entwickelten seitlichen Teile des Ciliarringes zeigen bei Reizung keine Bewegung.

Auch die ganze benachbarte Netzhaut wird bei Reizung ein wenig nach vorn, in der Richtung gegen die Linse, verschoben; der sogenannte Tensor chorioideae wirkt also als „Protractor corporis ciliaris“, wie es nach unsern frühern Untersuchungen auch bei Reptilien, Vögeln und Säugern der Fall ist.

Der Art nach ähnliche, nur weniger stark ausgesprochene accommodative Änderungen, wie die hier für Kröten beschriebenen konnte ich bei allen von mir untersuchten Froscharten nachweisen; die Einziehung am untern und, in geringerm Grade, am obern Pole der Iris ist mit den von mir benützten Methoden meist leicht zu sehen. (BEER gibt an, daß er bei Fröschen „irgendwelche accommo-

dative Veränderung am Auge vermißt habe“, erwähnt aber später, er habe „bei einzelnen Exemplaren von *Rana temporaria* eine eben wahrnehmbare Spur eines Vortretens der Linse beobachtet“. —

So weit war ich mit meinen Untersuchungen gekommen und hatte mich durch sie überzeugt, daß die BEER'schen Angaben weder hinsichtlich des Mechanismus der Accommodation noch hinsichtlich der topographischen Verhältnisse der Binnenmuskeln mit den Tatsachen in Einklang stehen, als ich bei Durchsicht der anatomischen Literatur mit den unter H. VIRCHOW's Leitung angestellten Untersuchungen von TRETJAKOFF (1906) bekannt wurde, der von anatomischer Seite zu ähnlichen Ergebnissen kam wie ich von der physiologischen.

Ich stelle hier die für uns wichtigsten Angaben aus seinen Untersuchungen an Urodelen- und Anurenaugen zusammen (in: Anat. Anz., Vol. 28 und in: Z. wiss. Zool., Vol. 80).

Urodelen. „Der *M. ciliaris*, der als *M. tensor chorioideae* gelagert ist und nur aus meridionalen Fasern besteht, ist in der Zweifzahl vorhanden, — *M. tensor chorioideae dorsalis* und *M. tensor chor. ventralis*. Die Sache steht nämlich so, daß der *M. tensor chorioideae* beim Salamander nicht als eine kontinuierliche Schicht von Muskelfasern sich darstellt, sondern temporal und nasal unterbrochen ist. Am besten sind die Muskelfasern in der Mitte des oberen und unteren Abschnittes des Auges entwickelt, nasal und temporalwärts wird der Muskel dünner und schmaler. Die Muskelfasern sind meistens von Pigmentzellen eingefasst und nicht immer deutlich zu sehen, da sie sehr nahe an der Sclera liegen . . . Ausser dem *Tensor chorioideae* ist in dem unteren Netzwerke des Kammerdreieckes noch ein Muskel, der als *M. protractor lentis* zu bezeichnen ist, vorhanden. Er wird auch aus glatten Muskelfasern zusammengesetzt und hat die Form eines runden Stranges, der von der Spitze der Ciliarfalte nach vorn, nach unten und temporalwärts in dem Netzwerke des Hornhautwinkels zieht. Die muskulöse Natur der Fasern ist nicht schwer sowohl färberisch als auch morphologisch zu beweisen.“

Anuren. „Nach meinen Untersuchungen sind beim Frosch zwei Muskeln vorhanden — *M. protractor lentis dorsalis* und *ventralis* —, die in der Mitte des dorsalen resp. ventralen Abschnittes des Ciliarkörpers gelagert sind. Beide Muskeln verlaufen jedoch geradlinig von der Spitze der betreffenden Ciliarfalten bis zur corneoscleralen Grenze. Beim Salamander und Triton existiert nur der *M. protractor lentis ventralis*, derselbe hat einen von demjenigen des *M. protractor ventralis* des Frosches durchaus verschiedenen Verlauf. Es ist daher anzunehmen, daß die accommodativen Bewegungen bei den untersuchten Urodelen etwas anders als beim Frosche vor sich gehen.“

Bei *Bufo* fand er „beide *Mm. protractores lentis* in derselben Lage wie beim Frosche, jedoch in einem bedeutend mehr entwickelten Zustande.“

Das gegen die mittleren Ciliarfalten gerichtete Ciliarende des Muskels zerfällt bei *Rana* nur in kurze Bündel, bei der Kröte dagegen teilt es sich in lange dünne Muskelfaserbündel, welche nasalwärts und temporalwärts (jedoch nicht nach oben und unten) divergieren und sich an Balken des Kammerdreieckes anhaften, welche weit von der Mitte entfernt sind.“

Mit diesen anatomischen Befunden stehen die Ergebnisse meiner physiologischen Untersuchungen gut in Einklang: Die von mir nachgewiesene charakteristische Linsenverschiebung im Urodelenauge nach oben und vorn machte die Annahme einer von unten und hinten wirkenden Kraft notwendig, die in dem von TRETJAKOFF beschriebenen Muskel gegeben ist, und die von mir beobachteten physiologischen Unterschiede zwischen Urodelen- und Anurenaccommodation entsprechen aufs beste den von TRETJAKOFF gefundenen Verschiedenheiten der Binnenmuskulatur beider Arten.

Auf Andeutungen TRETJAKOFF's über die Rolle des sogenannten Tensor chorioideae brauche ich nicht einzugehen, denn es ist nach meinen Versuchen ersichtlich, daß dieser Muskel auch hier schon als „Protractor corporis ciliaris“ wirkt (s. o.). Weiter meint TRETJAKOFF „die sich nach vorn bewegende Linse ruft ihrerseits eine Druckerhöhung in der Flüssigkeit der Vorderkammer hervor. Es ist schwer zu sagen, wodurch dieser hohe Druck kompensirt wird“. Demgegenüber sei darauf hingewiesen, daß schon die oben besprochenen Knöpfchen der Irishinterfläche die Verbindung der Räume vor und hinter der Iris offen erhalten und daher die Verlagerungen der Linse nach vorn und hinten ohne Druckänderung in beiden Räumen erfolgen können.

Am Ende seiner Darstellung schreibt TRETJAKOFF: „schließlich will ich durchaus nicht in Abrede stellen, dass die Verlagerung der Linse in den Versuchen von TH. BEER möglicherweise durch die Reizung des Tensor chorioideae erfolgt ist“. Meine Versuche zeigen die Irrigkeit einer solchen Auffassung.

Ich habe oben erwähnt, daß die Untersuchung eben enucleierter äquatorial halbiertes Amphibienaugen bei starkem auffallenden Lichte nur wenig verwertet werden konnte, da die Sclerae so frischer Augen sofort zusammenfallen. Dagegen werden die Hüllen schon nach kurzdauernder Formolbehandlung so hart, daß jetzt das eröffnete Auge seine Form behält. Das Studium der topographischen Verhältnisse an solchen Präparaten gab mir wertvolle Aufschlüsse.

Fig. 1 zeigt die vordere Hälfte eines so behandelten äquatorial halbierten Anuren Auges (*Bufo aqua*) bei sechsfacher Vergrößerung. Die Entwicklung der Ciliarfalten vorwiegend oben und unten, die

beiden Knöpfchen auf der Irishinterfläche u. a. bedürfen nach unserer Darstellung keiner besondern Besprechung mehr. In Fig. 2 ist der vordere Abschnitt des linken Auges einer *Salamandra mac.* wiedergegeben. An der tiefsten Stelle der Pupille sehen wir die kleine Ausbuchtung, von der eine feine leistenartige Erhebung nach unten zieht, welche der oben beschriebenen, bei Betrachtung von vorn sichtbaren Irisfurche entspricht. Schläfenwärts vom untern Ende dieser Leiste entwickelt sich nahe der Iriswurzel eine schmale dunkle Sichel, die nach rückwärts in einem knopfartigen Gebilde endet; man sieht ohne weiteres, wie durch Zug in der Richtung dieses Gebildes die Linse nach oben vorn gerollt werden muß. Die Ähnlichkeit desselben mit gewissen Bildungen in Selachieraugen ist auffällig. Als Beispiel gebe ich in Fig. 3 den vordern Abschnitt eines Haifischauges (*Scyllium catulus*) wieder; (ich gedenke bei anderer Gelegenheit diese Verhältnisse eingehender zu erörtern). Bemerkenswert ist die ungleichmäßige Entwicklung des Ciliarringes der Urodelen, die ich bei allen von mir untersuchten Arten in ähnlicher oder gleicher Weise wieder gefunden habe, insbesondere die eigentümliche, gerade Begrenzung nach vorn hin, als ob der Ciliarring hier abgeschnitten wäre.

Versucht man an solchen kurze Zeit fixierten Augen durch Auflegen einer feinen Sonde auf die Linse diese in verschiedenen Richtungen hin und her zu bewegen, so gelingt dies leicht in waagrechter, weniger leicht in senkrechter Richtung. Bei genauerer Untersuchung fand ich die „Zonulafasern“ besonders nach vorn oft spärlich oder überhaupt nicht sicher nachweisbar, die Linse war dementsprechend hier besonders leicht aus ihren Verbindungen mit dem Ciliarringe zu lösen, etwas weniger locker waren diese nach hinten; am festesten hing sie nach oben mit der Umgebung zusammen, so daß hier oft ein beträchtlicher Zug angewendet werden mußte, um sie vom Ciliarringe zu lösen. Bei Augen von *Triton torosus*, die einen Tag in Formol gelegen hatten, konnte ich vorn bei stärkerer Lupenvergrößerung ein weitmaschiges Netz feinsten Fäserchen sehen, die vom Linsenrande direkt zum Netzhautrande zogen; bei Bewegung der Linse erwiesen sie sich äußerst elastisch; auch hier war die Linse oben inniger mit der Umgebung verbunden als vorn und hinten. Nach unten ist sie bei allen Urodelen wesentlich durch den geschilderten knopfartigen Fortsatz mit dem Ciliarringe verbunden, zwar weniger fest als oben, aber im allgemeinen fester als vorn und hinten. Auch hier zeigen sich also Verhältnisse,

die jenen bei Selachiern bis zu einem gewissen Grade noch ziemlich ähnlich sind.

Nach Feststellung der physiologischen Vorgänge bei den Einstellungsänderungen des Amphibienauges ist nunmehr ein Überblick über die Accommodation in der gesamten Wirbeltierreihe möglich geworden.

Bei den Teleostern erfolgen die Änderungen der Einstellung des Auges nach BEER durch Kontraktion des nach hinten (und temporalwärts) ziehenden *Musculus retractor lentis* (= *Campanula Halleri*). Der Ruhezustand des Auges entspricht bei den Fischen (und nur bei diesen) einer mäßigen Myopie, durch Kontraktion des fraglichen Muskels erfolgt Annäherung der in ihrer Form nicht veränderten Linse an die Netzhaut und damit aktive Einstellung für größere Abstände.

Die durch unsere Versuche für die Amphibien festgestellten physiologischen Vorgänge zeigen, insbesondere bei Urodelen, unverkennbare Ähnlichkeit mit jenen bei Fischen, bis auf die wesentlich durch den Übergang vom Wasser- zum Luftleben bedingten Verschiedenheiten: Das Auge ist im Ruhezustande auf die Ferne eingestellt und vermag aktiv für die Nähe zu accommodieren, indem die in ihrer Gestalt unveränderte Linse durch einen bzw. zwei nach vorn ziehende Muskeln von der Netzhaut entfernt wird.

Nur bei diesen beiden niedersten Wirbeltierklassen erfolgt die accommodative Einstellung lediglich durch Ortsveränderung der Linse; diese geht unabhängig vom Augendrucke vor sich. Die drei höhern Wirbeltierklassen accommodieren durch Gestaltsveränderung der Linse; bei Reptilien und Vögeln geschieht dies durch Druck von Iris und Ciliarring auf die peripheren Teile der Linsenvorderfläche und ist gleichfalls unabhängig vom Augendrucke: So gelang mir kürzlich bei Schildkröten der Nachweis der fraglichen accommodativen Änderungen selbst an solchen Präparaten, bei welchen ich die gesamten Augenhüllen nebst Netzhaut und Glaskörper entfernt hatte, so daß sie nur noch aus Linse, Iris und Ciliarkörper bestanden. — Die Linse entfernt sich bei Reptil und Vogel während der Accommodation von ihrer schwächer gewölbten Ruheform.

Auf ganz andere Weise erfolgen die accommodativen Gestaltsänderungen der Linse bei den meisten bisher von mir untersuchten, auch den niedersten Säugern. Iriswurzel und Ciliarfirsten sind

hier in der Regel nicht in unmittelbarer Berührung mit der Linse, bei Kontraktion der Binnenmuskeln des Auges erfolgt Entspannung der in Accomodationsruhe gespannten Zonula, die Linse nähert sich während der Accommodation ihrer stärker gewölbten Ruheform.

Diesen 4 verschiedenen Mechanismen der accommodativen Einstellungsänderung im Wirbeltierauge reiht sich bei Wirbellosen als fünfter der von mir für die Cephalopoden nachgewiesene an; die mit den weichen Bulbushüllen aufs innigste verbundene Linse wird durch accommodative Steigerung des Augendruckes ohne Änderung ihrer Form nach vorn getrieben, so von der Netzhaut entfernt und dadurch das im Ruhezustande auf die Ferne eingestellte Auge aktiv für die Nähe eingestellt.

II. Die Accommodation bei *Echidna*.

Die Untersuchung des *Echidna*-Auges nahm ich in erster Linie vor, um zu ermitteln, ob bei den niedersten bekannten Säugern schon das für die übrigen charakteristische Verhalten des Accommodationsapparates gefunden wird, oder ob hier, wie in andern Beziehungen, sich noch ähnliche Verhältnisse wie bei Vögeln oder vielleicht irgendwelche Übergangsformen nachweisen lassen. Es stand mir ein nach Angabe des Händlers noch ziemlich junges männliches Tier von ca. 70 cm Länge zur Verfügung. Der Bulbusdurchmesser betrug 9 mm, die Pupille war angenähert rund, nach äquatorialer Eröffnung wurde die vordere Hälfte von hinten in der mehrfach geschilderten Weise bei starkem auffallenden Lichte untersucht (Fig. 4). Die Ciliarfortsätze bilden in ihren mittlern Teilen dicht gewundene Knäuel, so daß eine genauere Zählung kaum möglich ist. Sie beginnen in der Peripherie als feine radiäre Streifen, die centralwärts rasch in jene knäuelartigen Bildungen übergehen; sie reichen nicht bis zum Linsenrande, sondern sind durch einen deutlichen Zwischenraum von diesem getrennt. Die anatomischen Verhältnisse des Ciliarringes sind also bei diesem niedern Säuger jenen bei den bisher untersuchten höhern Säugern im wesentlichen ähnlich und unterscheiden sich in charakteristischer Weise von jenen bei den von mir untersuchten Vögeln.

Durch die klare Linse hindurch sieht man die Irishinterfläche in ihrer peripheren Hälfte von feinsten radiären Falten durchzogen, während die pupillare Hälfte von einem ziemlich dicken, linsenwärts etwas vorspringenden, faltenlosen Wulste gebildet wird. Die Vorder-

fläche der Linse ist offenbar ziemlich schwach gewölbt, das vordere Linsenbild erscheint deutlich größer als das hintere und ist entsprechend lichtschwach. Bei elektrischer Reizung verengte sich an beiden Augen die Pupille träge und wenig ausgiebig, die Ciliarfortsätze rückten deutlich, aber nur so wenig vor, daß sie auch jetzt den Linsenrand nicht berührten, Verkleinerung des vordern Linsenbildchens war nicht sicher nachweisbar. Die Accommodationsbreite des Tieres ist also offenbar nur unbedeutend, was wohl wesentlich mit seiner vorwiegend nächtlichen Lebensweise zusammenhängt.

Nach diesen Versuchen ist also auch der Mechanismus der geringfügigen accommodativen Einstellungsänderungen bei *Echidna* anscheinend im wesentlichen ein ähnlicher wie bei höhern Säugern.

III. Beobachtungen über die Accommodation bei der Fischotter.

Zu den im Folgenden zu schildernden Versuchen bestimmten mich wesentlich Befunde über die enorme Accommodation, die ich früher im Kormoranauge¹⁾ nachweisen konnte. Es war danach von Interesse, zu erfahren, ob auch unter den Säugern bei jenen Arten, die bald in Luft, bald in Wasser zu sehen genötigt sind, sich Einrichtungen für besonders ausgiebige accommodative Änderungen finden. Ich begann mit Versuchen an der Fischotter; leider ist diese in Deutschland so selten geworden, daß ich trotz vieler Mühe in den letzten Jahren nur zwei lebende Tiere erhalten konnte. Ich teile die an diesen erhobenen Befunde schon jetzt mit, obschon sie die Frage noch nicht nach allen Richtungen erschöpfen, und behalte mir vor, sobald ich in den Besitz weitem Materials gelange, die noch vorhandenen Lücken auszufüllen.

Die Augen der Fischotter sind normalerweise nach oben und etwas nach vorn gerichtet. Im Ruhezustande konnte ich (in Luft) skiaskopisch emmetropische oder leicht hypermetropische Refraktion feststellen; Versuche, die accommodative Refraktionserhöhung zu bestimmen, scheiterten daran, daß die Pupille bei Reizung sich fast vollständig schloß, so daß jetzt trotz des Tapetums nicht einmal ein heller Reflex wahrnehmbar war.

Das erste Tier, das ich untersuchte, war ein ziemlich großes, anscheinend älteres Exemplar von ca. 75 cm Länge. Ein frisch enucleiertes Auge wurde äquatorial halbiert, die vordere Hälfte von

1) C. HESS, Die Accommodation bei Tauchervögeln, in: Arch. vergl. Ophthalmol., Vol. 1, Heft 2, 1910.

rückwärts bei starkem auffallenden Lichte mit der Binokularlupe untersucht; die Sternstrahlen der Linse sind schon bald nach der Enucleation sichtbar und zeigen gleiche Anordnung wie im menschlichen Auge, d. h. der hintere Sternstrahl hat die Form eines Y, der vordere steht umgekehrt.

Die bei Ruhe mittelweite Pupille verengt sich bei elektrischer Reizung, indem sie erst oval, dann schlitzförmig wird; bei etwas stärkerer Reizung schließt sie sich vollständig.

Der Ciliarkörper zeigt auf den ersten Blick Ähnlichkeit mit dem menschlichen: 75 Ciliarfortsätze treten im Ruhezustande ziemlich nahe an den kreisrunden Linsenrand heran, berühren ihn aber nicht. Zwischen den Kuppen und dem Linsenrande bleibt noch ein Zwischenraum, der durchschnittlich ungefähr der Dicke eines Ciliarfortsatzes entspricht. Bei Reizung rückt das ganze Ciliarsystem gegen die Augenachse vor, so daß man jetzt bei passender Blickrichtung durch die Linse hindurch hier und da Kuppen der Fortsätze sehen kann; doch berühren diese im allgemeinen auch jetzt die Linse nicht.

Die Ciliarfortsätze zeigen nicht im ganzen Umkreise gleich starke Entwicklung: die nach hinten gelegenen sind stärker, etwas länger und ungleichmäßiger, die nach vorn gelegenen mehr keulenförmig und ohne solche Ungleichmäßigkeiten wie die hintern.

In den bisher besprochenen Punkten fand ich die beiden untersuchten Augenpaare übereinstimmend. Dagegen zeigte die Irishinterfläche bei beiden gewisse Verschiedenheiten: An dem zuerst untersuchten, anscheinend ältern Tiere erschien sie in ihren pupillaren und mittlern Teilen gleichmäßig eben, dunkelbraun, in den peripheren, der Iriswurzel zunächst gelegenen, sah man eine Reihe kleiner sehr flacher warzenartiger Buckel angedeutet und zwar in der hintern Hälfte, also da, wo auch die Ciliarfortsätze stärker entwickelt waren, reichlicher als in der vordern. Bei dem zweiten, anscheinend jüngern Exemplare konnte ich trotz sorgfältigen Suchens von jenen Buckeln nichts finden; die Iris erschien hier bis zu ihrer Wurzel gleichmäßig, nur von feinen radiären Falten durchzogen.

Die Veränderungen an Iris und Ciliarkörper bei elektrischer Reizung erfolgen, wie bei allen bisher untersuchten Säugern, verhältnismäßig träge, viel langsamer als bei Reptilien und Vögeln. Reizt man etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ Sekunde lang mit mäßig starken Strömen, so ist bei Schluß der Reizung das Ciliarsystem noch in Ruhe, und erst einen Bruchteil einer Sekunde später beginnt die Muskulatur

sich zusammenzuziehen; ebenso erfolgt die Rückkehr zur Ruhe ziemlich langsam.

Bei Reizung rücken die Ciliarfortsätze von allen Seiten näher an den Linsenrand heran, die Pupille wird eng; bei dem ältern Tiere war das Auffallendste ein beträchtliches Hervortreten der oben beschriebenen warzenartigen Buckel in der Nähe der Iriswurzel: indem sie etwas weiter vorrücken, scheinen sie an Größe zuzunehmen, so daß zwischen den einzelnen Warzen sich schmale Furchen bilden. Auch hatte man hier und da den Eindruck, als flachten ihre Kuppen sich in Berührung mit der Linsenvorderfläche etwas ab. Das Bild hatte eine gewisse Ähnlichkeit mit dem von uns früher bei der Würfel-natter erhobenen Befunde.

Bei der zweiten Fischotter, die diese Warzen nicht zeigte, war während der Reizung neben der Verengung der Pupille wesentlich ein eigentümliches Wogen der Iris wahrnehmbar, so daß diese von der Peripherie her sich gegen die Linse anzupressen schien.

Veränderungen der Linse waren wiederum wesentlich an deren Vorderfläche wahrnehmbar und mit Hilfe der vordern Linsenbildchen in der früher von mir geschilderten Weise schön zu verfolgen.

Hielt ich eine angenähert punktförmige, genügend helle Lichtquelle so, daß das vordere Linsenbild in nächster Nähe des vordern Poles der Linse erschien, so rückte dieses bei Reizung nach vorn und wurde dabei deutlich kleiner. Diese Verschiebungen und Größenänderungen waren aber bei weitem nicht so ausgiebig, wie ich sie z. B. beim Kormoran und bei der Schildkröte gesehen habe.

Hält man die Lichtquelle so, daß das vordere Linsenbild an einer etwa in der Mitte zwischen vordern Pole und Äquator gelegenen Stelle der Linsenvorderfläche erscheint, so sieht man es bei Reizung sich derart in die Länge ziehen, daß vorübergehend ein radiärer Lichtstreif entsteht; dieser wird dann in der Mitte eingeschnürt und zerfällt bald in zwei gesonderte Linsenbildchen. Das polwärts gelegene wird kleiner und rückt nach vorn, das äquatorwärts gelegene wird größer und erscheint oft als unregelmäßige, wie mit Knittern versehene Scheibe. Es ändert wenig seinen Platz oder rückt eine Strecke weit gegen den Äquator.

Hält man die Lichtquelle so, daß das vordere Linsenbildchen an einer noch mehr peripheren Stelle der Vorderfläche gesehen wird, so nimmt dieses bei Reizung oft nicht unbeträchtlich an Größe zu, man hat zuweilen den Eindruck, als breite es sich nach allen Rich-

tungen hin der Fläche nach aus. Gelegentlich stellte dieses periphere Bild sich auch in Form einer mehr oder weniger ausgedehnten unregelmäßig halbmondförmigen Lichtlinie dar, die ihre Konkavität der Lichtquelle zukehrte. Nach Aufhören der Reizung wurden diese Bildchen wieder kleiner und flossen bald mit dem von vorn, aus der vordern Polgegend kommenden und sich allmählich vergrößernden Bildchen zusammen.

Die Linse rückte an dem eröffneten Auge während der Reizung nicht unbeträchtlich nach hinten, doch konnte ich am hintern Linsenbilde keine deutliche Größenänderung wahrnehmen.

Alle diese Veränderungen waren an sämtlichen 4 Augen etwa 1 Stunde lang in fast unverminderter Stärke zu verfolgen.

Ein Versuch, die Wölbungsänderungen der vordern Linsenfläche im Pupillargebiete von vorn durch die Hornhaut zu beobachten, scheiterte an der unregelmäßigen Fältelung der Hornhaut und der rasch zu eng werdenden Pupille. Ich trug daher in einem Auge die mittlern Hornhautteile ab, so daß die Iris frei lag, die Pupille war jetzt schon ohne Reizung sehr eng. Bei Reizung rückte zunächst der pupillare Iristeil beträchtlich nach hinten, unmittelbar darauf erweiterte die Pupille sich etwas und wurde bei Aufhören der Reizung wieder etwas enger. Eine Beobachtung des vordern Linsenbildchens war mir dabei nicht möglich. Ich schnitt nun die Iris mit scharfer Scheere schräg nach hinten bis zu ihrer Wurzel ein. Auf der Schnittfläche waren die mächtigen Muskelmassen (s. u.) schön zu sehen; bei Reizung wurde der durch den Schnitt entstandene schmale Spalt auffallend breit und klaffend, bei Aufhören der Reizung schloß er sich wieder fast vollständig.

Nach allen bisher mitgeteilten Beobachtungen war es wahrscheinlich, daß die Gestaltsveränderungen der Linsenvorderfläche hier mindestens zum Teile durch Druck der starken Irismuskeln auf die Linse zustande kommen; die folgenden Versuche zeigen, daß jedenfalls ausgiebige Wölbungsänderungen der Vorderfläche am eröffneten Auge erfolgen können, ohne daß die Ciliarfortsätze sich der Linse merklich nähern.

Wenn die Reizversuche an äquatorial halbierten Augen über eine Stunde fortgesetzt waren und die Erregbarkeit des Präparates abnahm, hörten die Ciliarfortsätze früher auf, bei Reizung sichtbar vorzurücken, als die Iris; letztere kontrahierte sich jetzt also bei Reizung längere Zeit hindurch allein, und doch erfolgte, wie Beobachtung solcher vordern Augenhälften von rückwärts zeigte, auch

bei diesen Kontraktionen noch deutliche Abflachung der peripheren und Wölbungszunahme der mittlern Linsenteile. An frischen Präparaten sah ich oft bei Reizung die Pupille sich ausgiebig verengern, bevor der Ciliarkörper vorzurücken begann; die Linsenveränderungen erfolgten bei Kontraktion der Irismuskulatur und nicht erst, wenn der Ciliarkörper vorrückte. Auch folgende Beobachtungen gehören hierher: Bei sehr starker, fast tangentialer Belichtung mit der Bogenlampe war oft an den unregelmäßigen Reflexen der Linsenvorderfläche und den entsprechenden Niveaudifferenzen der Irishinterfläche zu erkennen, daß letztere Gestaltsveränderungen der Linse zur Folge haben können. So wurde z. B. an einem Auge nach länger fortgesetzten Reizversuchen unmittelbar nach Aufhören der Reizung die Pupille weiter und zwar anscheinend in der Weise, daß der pupillare Iristeil sich in einem Teile seines Umfanges zuerst und merklich früher als der ciliare zurückzog; dadurch bildete sich eine nach hinten vorspringende, angenähert halbkreisförmige Leiste in der Iris. Genau der Ausdehnung dieser Leiste entsprechend trat an der vordern Linsenfläche ein halbkreisförmiger Lichtreflex auf, der eine flach rinnenförmige Vertiefung der entsprechenden Linsenpartien anzeigte. Wiederholt war gleichzeitig an einer näher zum Äquator gelegenen Stelle der Linsenvorderfläche noch ein zweites ziemlich großes, mehr scheibenförmiges Linsenbild zu sehen; indem nun jene nach hinten vorspringende Leiste in der Iris bei Erweiterung der Pupille peripherwärts wanderte, rückte auch der der Rinne entsprechende halbmondförmige Reflex nach der Peripherie, bis er mit dem peripheren Linsenbilde verschmolz. Diesen Versuch konnte ich viele Male hintereinander mit stets gleichem Ergebnisse wiederholen.

Durchtrennte ich in einem Quadranten der Linsenperipherie die Zonula, so war hier nur noch ein verhältnismäßig kleines vorderes Linsenbild zu sehen, das sich bei Reizung nicht mehr änderte, während in den übrigen drei Quadranten, wo die erhaltene Zonula die Linse am Ausweichen nach rückwärts hinderte, die geschilderten Veränderungen der Linsenvorderfläche bei Reizung sich noch leicht nachweisen ließen.

Die einige Tage in Formol fixierten Augen wurden in gefrorenem Zustande horizontal halbiert. Auf dem Schnitte (Fig. 7) ¹⁾

1) Da an dem halbierten Auge die Linse sich leicht nach hinten verschiebt, so ist wahrscheinlich in Wirklichkeit die vordere Kammer weniger

fällt vor allem die verhältnismäßig enorme Dicke der Iris auf, die in erster Linie durch mächtige Ausbildung zirkulärer Muskelfasern, daneben auch durch einen kräftigen Dilatator bedingt ist.¹⁾ Der Sphincter erscheint auf dem Schnitte durch feine bindegewebige Septen in mehrere Fächer geteilt, die, zum Teile ca. $\frac{1}{2}$ mm stark, vom pupillaren bis zum ciliaren Rande der Iris sichtbar sind. Die Vorderfläche der Iris zeigt in ihren mittlern Teilen eine seichte, nicht allenthalben gleich deutliche zirkuläre Einsenkung, durch die jene Muskelbündel in eine pupillare und ciliare, nicht scharf voneinander getrennte Hälfte geteilt werden. Entsprechend dieser Einsenkung der Vorderfläche ist der Querschnitt eines mächtigen Gefäßes sichtbar. Der nach hinten gelegene Teil der Iris erscheint auf unserm Schnitte kräftiger als der nach vorn gelegene. Ich muß es vorderhand unentschieden lassen, ob dies mit der eben gewählten Schnittrichtung zusammenhängt, oder aber mit einer ähnlichen Verschiedenheit der hintern und vordern Partien der Ciliarfortsätze, die ich schon oben erwähnt habe und die gleichfalls an unserm Schnitte leicht sichtbar ist. Nahe der Iriswurzel sieht man den stark pigmentierten, ziemlich kräftigen Ciliarmuskel und das unregelmäßig fächerförmig ausstrahlende Ligamentum pectinatum. Die Iris ist vom Ciliarkörper weniger scharf gesondert und an ihrer Wurzel weniger innig mit der Sclera verbunden, als wir es bei den meisten andern Säugern zu sehen gewohnt sind. Die Sclera ist an und dicht hinter dem Ciliarkörper durch einen nicht unbeträchtlichen, an mehreren Stellen von feinen sehnigen Streifen durchzogenen Hohlraum in eine äußere und eine innere Lamelle gespalten. Während die äußere Scleralamelle derb und fest ist, erscheint die

tief als in der Zeichnung, und die Iris kann entsprechend leichter auf die Linsenvorderfläche wirken.

1) Der starke Dilatator der Fischotter wurde zuerst von KOGANEI (1885), später von H. VIRCHOW (1898) beschrieben, DOSTOJEWSKI (1886) erwähnt zuerst den starken Sphincter. STOCK gab (1902) eine zutreffende Beschreibung und Abbildung beider Irismuskeln. Er schreibt: „Der Sphincter erstreckt sich reichlich über $\frac{2}{3}$ der Regenbogenhaut und nimmt ungefähr ihre halbe Dicke ein.“ Der Dilatator „bildet eine ununterbrochene Schicht vom Ciliarkörper bis beinahe zur vordersten Spitze der Iris und besteht in seiner grössten Dicke aus ca. 8—10 übereinanderliegenden Zellschichten . . . Was für eine physiologische Bedeutung diese ungewöhnlich starke Muskulatur gerade für die Fischotter hat, vermag ich nicht zu beantworten, da es mir nicht möglich war, ein solches Tier lebend zu untersuchen.“

viel dünnere innere so weich und nachgiebig, daß sie z. B. durch leises Berühren mit dem Sondenknopfe leicht nach innen oder außen bewegt werden kann.

Es scheint, daß hierdurch ausgiebigere Verschiebungen der mit dieser Lamelle in Zusammenhang stehenden Teile des Ciliarkörpers erleichtert werden können.

Im Hinblick auf die geschilderten Eigentümlichkeiten des Accommodationsmechanismus war es von Interesse, zu untersuchen, ob auch hier, wie bei den andern von mir untersuchten Säugern, die Accommodation ohne Einfluß auf den intraocularen Druck ist; derartige mikromanometrische Versuche konnte ich bisher erst mit 2 Augen anstellen, an keinem war bei Reizung Drucksteigerung wahrzunehmen; ich behalte mir aber auch hier noch weitere Untersuchungen vor.

Ich betonte bereits, daß ich die von mir erst an 4 Fischotteraugen erhobenen Befunde nach verschiedenen Richtungen ergänzen zu können hoffe. Doch lernen wir schon durch die bisher gefundenen Tatsachen einen interessanten Mechanismus kennen, durch welchen auf Grundlage der für das Säugerauge geltenden anatomischen und physiologischen Verhältnisse umfangreichere accommodative Änderungen ermöglicht sind, die auch hier, ebenso wie bei Tauchervögeln, durch die Lebensweise — Sehen in Luft und unter Wasser — erforderlich werden. Das Mittel besteht in einer enormen Entwicklung der Irismuskulatur, die hier, anders als bei den meisten andern bisher untersuchten Säugern, offenbar zu einem mehr oder weniger großen Teile die Gestaltsänderungen der Linse herbeizuführen hilft. Wir konnten früher für die Reptilien und Vögel nachweisen, daß auch bei ihnen die Irismuskulatur am Zustandekommen der Wölbungsvermehrung der Linse wesentlich beteiligt ist, aber die Art, in welcher dies geschieht, ist bei der Fischotter eine andere als dort.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 7.

- Fig. 1. Vorderer Augenabschnitt von *Bufo aqua*. 6 : 1.
Fig. 2. " " " *Salam. macul.* 10 : 1.
Fig. 3. " " " *Seyllium cat.* 5 : 1.
Fig. 4. " " " *Echidna.* 10 : 1.
Fig. 5. " " " *Lutra (Rute).* 8 : 1.
Fig. 6. " " " *Lutra (Accomm.).* 8 : 1.
Fig. 7. Querschnitt durch die vordere Augenhälfte von *Lutra.* 10 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Studi di fisiologia etologica.

I. Sulla simbiosi della *Suberites domuncula* (Olivi) con la *Dromia vulgaris* (M.Edw.).

Per

Osv. Polimanti.

(Dalla sezione fisiologica della Stazione Zoologica di Napoli.)

Con 3 figure nel testo.

La *Suberites domuncula* si rinviene addossata alla *Dromia* sotto forma di una piastra libera a forma di corazzâ, la quale ricopre completamente il cefalotorace, seguendo le sue anfrattuosità, addossandosi sui lati e lasciando libera anteriormente la porzione vicina agli occhi. La spugna è completamente libera e l'unico mezzo, che la trattenga attivamente, è dato dalle due ultime paia di zampe (Fig. A, B) posteriori, le quali, completamente estese, raggiungono in media i $\frac{3}{5}$ della lunghezza del cefalotorace e non si toccano mai nella linea mediana. Queste due paia di zampe sono inserite ad un livello molto più alto che le rimanenti e l'ultimo paio può strisciare lungo la superficie del dorso per un angolo retto nel piano del proprio appiattimento, il penultimo paio alquanto più indietro. Ognuno di questi arti termina con un paio di unghiette mobili inegualmente sviluppate e che formano una specie di pinza, una chela. Le due unghiette più grandi di ciascun lato del corpo hanno una direzione opposta. L'animale vivo tiene questi arti conficcati

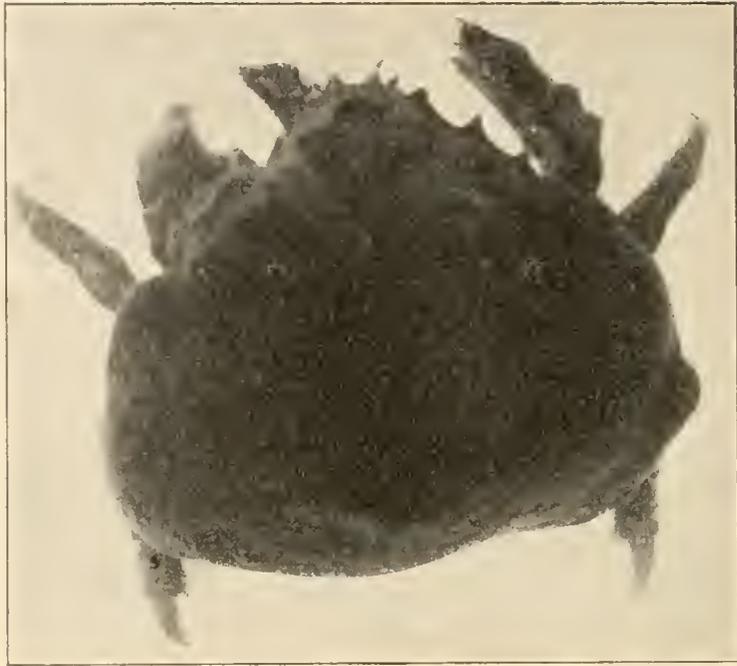


Fig. A.

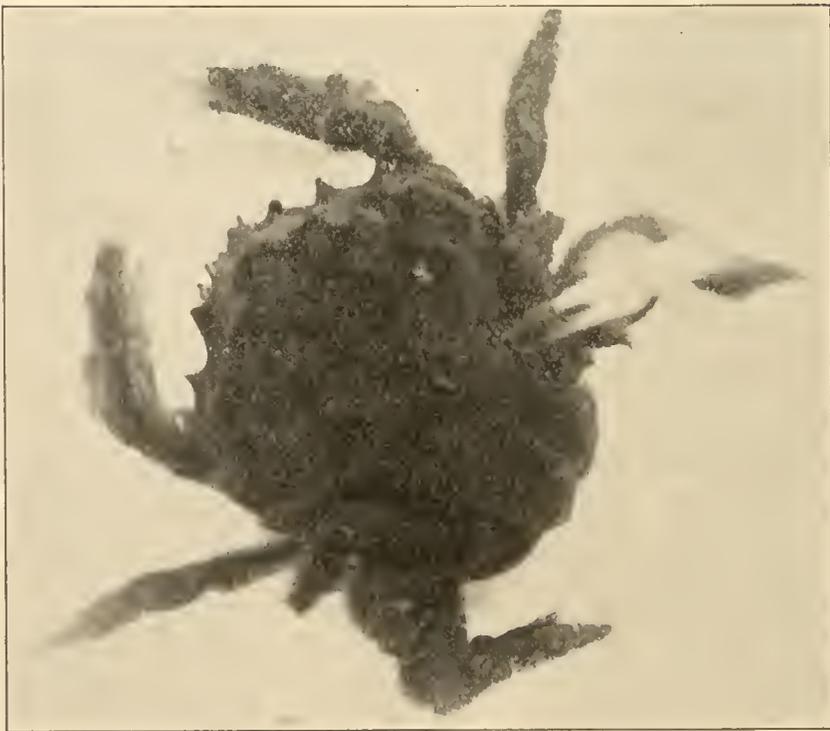


Fig. B.

nella superficie inferiore della spugna, dove lasciano, in tutte le *Suberites*, quattro impronte molto distinte. Le piccole pinze servono a tenere molto più ferma la spugna sul dorso e a pinzettarla più o meno fortemente, quando la *Dromia* voglia metterla sul suo carapace. Naturalmente l'azione delle pinze rispetto a quella degli arti è di ordine del tutto secondario e queste possono essere considerate come un vero e proprio organo in via di involuzione. Gli arti servono oltre che a tener ferma la spugna, coadiuvando in ciò le pinze, anche a farle fare principalmente dei movimenti antero posteriori, e viceversa ed anche leggerissimi movimenti di innalzamento ed abbassamento.

Studiando intimamente il meccanismo delle forze, che animano questi arti per trattenere la spugna, si deve ritenere, che questi agiscono per trazioni opposte nella massa spugnosa, la quale perciò ne segue la risultante. È importante fissare bene questo meccanismo, che poi ci renderà ragione di molti fatti. Scindendo la risultante nelle due forze si vede, che il movimento laterale fa trattenere la spugna e l'antero-posteriore la fa scivolare sul dorso. Lievissimi sono poi i movimenti di sollevamento, che i piedi possono far compiere alla spugna. La *Dromia*, data la sua piccolezza e la costituzione anatomica delle ultime due paia di zampe, può essere capace di accollarsi la *Suberites*, ciò che non potrebbe fare la *Homola cuvieri* Roux, dato il grande sviluppo suo e dell'ultimo paio di zampe (Fig. C). Difatti questo si carica quasi sempre o di alghe o di altri corpi estranei, mai però di una spugna. OLIVI, a quanto io sappia, è stato il primo nella sua „Zoologia adriatica“, ad occuparsi della *Suberites domuncula* che si unisce alla *Dromia vulgaris*. Ritene per un *Alecyonium (domuncula)*, riconoscendole una sostanza più compatta che nelle altre spugne, la spugna che si sviluppa sopra un nicchio di mollusco, che alberga il „crostaceo eremita“. Riconosce poi la probabile identità della forma „*domuncula*“ con una forma fissa agli scogli e con un'altra che cresce sul dorso della *Dromia* „un alcione analogo per il colore e per il tessuto, e forse anche identico, si trova o incrostato qualche sostanza solida o puramente attaccato ad essa; è poi rilevata in una forma quasi globosa, e finalmente formante uno scudo curvo della grossezza di due linee, appoggiato, quasi un coperchio, al dorso del *Cancer dromia*“ RENIER (1807) conserva ancora il nome specifico di *Alecyonium domuncula* riconoscendone un'unica specie. E la stessa classificazione conserva poi lo stesso autore nel 1809, (pubblicata 38 anni dopo [nel 1847] da



Fig. C.

MENECHINI con alcune osservazioni sue personali); ritiene appunto, che „si trova appoggiata e distesa sul dorso del *Cancer dromia* di LINNEO“.

BERTOLONI (1810), quasi contemporaneo di RENIER, toglie questa forma dagli alcioni e col nome di spugna casetta l'ascrive alle spugne.

NARDO sostituì poi alla voce *Lithumena* del RENIER il vocabolo *Suberites*, ora universalmente adottato e lo usò per indicare un genere autonomo di spugne.

Come bene sappiamo, la *Suberites domuncula* vive in simbiosi coi paguri, di questa si occupò a fondo il CELESIA, nel lavoro del quale si trova tutta la letteratura sull'argomento.

Scopo di questo studio invece è quello di studiare l'unione, la simbiosi della *Suberites domuncula* colla *Dromia vulgaris*.

È cosa indispensabile per rendersi ragione di questo fenomeno naturale e valutarne il suo valore, il rintracciarne l'origine e conoscere quali fattori l'abbiano determinato. Si tratta insomma di indagare quali siano state le cause prossime o meccaniche, quali le cause biologiche nelle quali si sono incontrati nell'ambiente fisico i due esseri (crostaceo e spugna) per fare questa unione.

La struttura della spugna e dell'ospite aiutano alla soluzione

di questo intricato problema. La *Suberites domuncula* è fissa, mentre la *Dromia* è mobile: fra questi due nasce poi la simbiosi, però è una forma di simbiosi momentanea, passeggera, perchè la *Suberites* può essere sempre abbandonata dalla *Dromia*. Mentre è una vera e propria simbiosi fissa quella che esiste fra qualche paguro (*Pagurus striatus* — *Paguristes maculatus*) e la stessa *Suberites* la quale rimane attaccata, fissa al nicchio di un gasteropodo qualunque, e dal quale mai più si distacca. Solo col crescere del paguro viene abbandonata, perchè questo va in cerca di una conchiglia molto più grande. Nel nostro caso si tratta di due organismi associati, i quali meccanicamente sono quasi del tutto indipendenti fra di loro.

È ormai una proprietà ben nota di molti altri crostacei di servire ad altri animali marini, di „punto di appoggio“.

Fra questi, specialmente esemplari del genere *Inachus*, *Pisa*, *Lissa*, *Maja*, sono molto spesso ricoperti di Spugne, Briozoi, Ascidie composte, Polipi idroidi e coralli.

La *Pisa armata*, ad esempio, non è mai coperta da *Suberites*, tutt' al più da qualche piccola colonia di Missospongie o di ascidie composte; generalmente però è ricoperta di alghe, di briozoi e di alcionari. Nella maggior parte dei casi sono il punto di sviluppo specialmente di questi animali su menzionati, i quali si attaccano al carapace, senza che il gambero, dato il fondo sul quale vive, prenda parte alcuna a ciò; rimane assolutamente passivo. Questo però, secondo me, non è il caso dell' unione della *Dromia* colla *Suberites*: questi animali, dei quali ora abbiamo tenuto parola, si sviluppano talvolta sopra questi gamberi spontaneamente, la *Dromia* invece si carica la *Suberites* sul dorso.

Ce lo dice la stessa conformazione delle due paia di zampe posteriori le quali (si ha lo stesso meccanismo in *Dorippe* e in *Homola*) sono inserite sul dorso in modo tale, come abbiamo visto, che è facilitato il trasporto di corpi estranei all' animale.

RENIER emise l'opinione, che larve di *Suberites* si fermino sul dorso della *Dromia*: „che se il primordio cada libero sul dorso della *Dromia*, essa lo afferra e lo rattiene colle zampe posteriori, adattandosele di mano in mano che cresce, perchè gli serva a perenne difesa“.

Ciò, sembra assolutamente impossibile, perchè la *Dromia* non può avvertire sia per mezzo del senso tattile, data da durezza del carapace, come anche colla vista, data la posizione degli occhi inferi e sessili, la presenza di un essere microscopico (uovo o larva) sul suo dermascheletro. Ed anche a giungere ad avvertirlo coi peli

(forse tattili) dai quali è ricoperta, oppure anche colla vista, nel caso fosse situato il primordio, molto verso la regione cefalica, nessuna protezione momentanea avrebbe la *Dromia* da un essere microscopico e imponderabile. Mentre invece è per questa interesse biologico supremo il nascondersi, il mascherarsi permanentemente, per sfuggire ai suoi nemici.

Ho domandato informazioni in proposito al Signor SANTORELLI, il quale è da molti anni addetto alla conservazione del materiale nella stazione zoologica di Napoli, ebbene mi ha detto, che non ha mai avuto occasione di osservare una *Dromia* con una larva di *Suberites* sul suo dermascheletro. Anche nella letteratura, da me consultata su questo argomento, non mi è riuscito possibile di trovare un lontano accenno ad una *Dromia* con una larva di *Suberites*, appena sviluppata, sul suo dorso. E poi, anche se ciò fosse, andrebbe sicuramente perduta nell'atto della muta annuale. Non si può dire con certezza, che la *Dromia* cambi di spugna o di ascidia col rinnovarsi del cefalotorace. Se si tien conto del tempo, che richiede la formazione del nuovo dermascheletro, bisogna ammettere, che l'animale abbandoni definitivamente la sua vecchia corazza. Se ciò non fosse, l'animale dovrebbe rimanere per molto tempo immobile allo stesso punto, onde impedire che altri si impossessino dei suoi indumenti. Dunque, se c'è una *Suberites*, che ricopre la *Dromia*, questa è ricoperta quasi sempre completamente dalla spugna, da qui la „protezione“. Ed è del resto poi inverosimile, che un organismo così poco protetto continuamente, possa pensare ad una utilità protettiva così lontana, mentre vige suprema la legge dell'interesse momentaneo. I peli fortissimi, che ricoprono tutto il dorso dell'animale, servono solo molto limitatamente a trattenere la spugna rispetto all'azione precipua e valevole delle due ultime paia di piedi descritti. E poi, arti posteriori così grandi nella *Dromia* rispetto alla piccolezza della larva della *Suberites* a nulla servirebbero, almeno nei primi stadi, per l'adattamento e l'allogamento della spugna sul crostaceo. Gli arti agiscono, come abbiamo bene visto, per trazioni opposte nella massa spugnosa, la quale perciò ne segue la risultante. Non sarebbero assolutamente adatti a trattenere la spugna, premendola dall'esterno all'interno, perchè dovrebbero spostarsi dal basso in alto col crescere di questa, ciò che non è consentito dal loro modo di inserzione, dalla loro costituzione anatomica e dalla loro funzione. La struttura così caratteristica di questi arti è una ragione di più per ammettere, che la spugna viene addossata al dermascheletro, in uno stato avan-

zato di sviluppo, perchè non possono esercitarsi trazioni opposte che sopra un corpo grande almeno quanto la distanza fra gli arti, non certo sopra una larva. Dunque la costituzione anatomica e la funzione degli arti prensili è in aperta opposizione colla eventualità del fenomeno supposto dal RENIER.

Dunque RENIER è nel vero, quando sostiene, che la *Dromia* ritiene colle zampe posteriori la *Suberites*, erra nella spiegazione della genesi di questo adattamento. La presenza di questi piedi sta ad indicarci in un modo non dubbio, che la spugna è ricevuta sul dorso, non allo stato di larva, ma già completamente sviluppata, in modo da formare una colonia cospicua, ampia, perchè, se cadesse fuori della portata degli arti, ben s'intende, che non potrebbe essere trattenuta. I piedi delle giovani *Dromia* non differiscono affatto da quelli dell'animale adulto; in tutti i giovani esemplari di *Dromia*, di varia grandezza, ho sempre notato gli stessi caratteri, che presenta l'animale adulto.

Anche la notevole convessità della spugna è giovevole assai, sia che si consideri lo sviluppo della *Suberites* simultaneo e parallelo a quello del crostaceo, oppure si ammetta per ogni muta l'assunzione di una nuova spugna. Nel primo caso la convessità è opportuna, perchè impedisce gli spostamenti laterali per azione di forze incidenti, nell'altro caso invece, se un piccolo frammento di *Suberites* venga addossato al dermascheletro, la convessità tenderà a farlo scendere per un piano inclinato. E questa ipotesi concorda appunto con quanto è stato osservato già da tempo sui crostacei, che cioè si caricano sulla faccia dorsale del loro carapace sia di animali (ascidie composte, spugne, idroidi ecc.) o di vegetali (alghe), o anche di altri oggetti qualunque, come residui di conchiglie, carta, residui di tessuti, fili, per rimanere mascherati, per nascondersi a scopo di difesa e di offesa. Nell'oscurità del fondo del mare non vi è alcuna possibilità di scelta di questi corpi, di questo materiale impiegato per l'abbigliamento: appena una pinza, un piede del crostaceo tocca un corpo estraneo cominciano subito ad effettuarsi dei movimenti automatici molto complessi di estensione e flessione specialmente delle chele e questi movimenti durano sino a quando l'oggetto non venga del tutto caricato. L'accecamento e anche l'ablazione del ganglio cerebrale non hanno influenza alcuna sopra questo automatismo. Questa proprietà, che presentano i crostacei, di ricoprirsi cioè dei materiali i più disparati, che sono sul fondo del mare, fu messa prima in rilievo da H. EISIG e fu poi argomento di uno studio molto profondo da

parte di AURIVILLIUS. Questa iniziativa, propria si può dire a quasi tutti i crostacei (alcuni, come la *Eriphia spinifrons*, sono sempre nudi) di caricarsi, sta a dimostrarci un fatto biologico di ordine assolutamente superiore. BOHN ha dimostrato in modo assolutamente sicuro nei paguri (che come ben si sa si uniscono in simbiosi con attinie e con spugne coll'intermediario di una conchiglia abbandonata da un gasteropodo) la grande importanza delle associazioni delle sensazioni tattili e muscolari. BOHN osservò, che quando il Paguro venga a contatto o con una conchiglia o con un corpo forato tenta di innicchiarsi subito, e BRUNELLI ha visto, che vi penetra anche amputandogli l'addome.

Ebbene, questa proprietà di abbigliarsi presentata da vari crostacei, è stata argomento di numerose interpretazioni antropomorfe, mentre invece si tratta solo, come sopra ho accennato, di fenomeni di associazione e di sensibilità differenziale e di null'altro. È stato poi merito di AURIVILLIUS di avere posto in evidenza due fatti molto importanti, che cioè posti i suoi gamberi in un ambiente dove predominavano ad esempio delle alghe rosse, mentre quelle di altro colore (verdi, brune) erano in piccola quantità, si abbigliavano solamente di alghe rosse per un fenomeno di mimetismo. Quando questi gamberi, già vestiti di alghe, si trovavano sopra un fondo multicolore, andavano in quella parte, dove il colore di questo era in armonia col loro abbigliamento. Ebbene molti autori ritennero questo un atto volontario da parte dell'animale, mentre nulla ha a che vedere colla volontà. MINKIEWICZ poi, che alla maniera di H. FOL, mise i suoi gamberi in un aquarium a contatto di pezzi di carta di vari colori, confermò completamente quanto aveva così bene osservato AURIVILLIUS con le alghe; i gamberi si abbigliano coi colori del mezzo ambiente: posti in aquarium con due divisioni, verde e rossa, ognuno di questi crostacei si dirige verso quella parte omogenea al suo abbigliamento. Queste stesse esperienze furono anche confermate da DOFLEIN, questi e MINKIEWICZ errano però nella interpretazione, quando vengono a sostenere, che dobbiamo fare in questo caso con un fenomeno di cromotropismo. Non si è tenuto conto della grande importanza, che in questo fenomeno esplicano specialmente i fenomeni di associazione, nè di quelli di sensibilità differenziale. Dunque volontà e tropismo nulla hanno a che fare e a che vedere con questi fatti. Gli insetti si comportano rispetto ai fiori naturali e artificiali, come i crostacei rispetto a una conchiglia, ad un' alga, ad un' ascidia, ad un oggetto estraneo qualunque. Anche in quelli c'è predominanza

di fenomeni di associazione: è fuori dubbio, che uno stesso fenomeno naturale si può ritrovare, per esempio fra gli animali, in varie classi di questi. Non di rado si pescano delle *Dromia* completamente nude, cioè sprovviste di spugne o di ascidie. Non è improbabile però, che queste si stacchino dal dorso dell'animale al momento della cattura.

VOSMAER nella sua monografia delle spugne vuole spiegare questo meccanismo in questa maniera: „Mi sembra verosimile, che la *Dromia* trovi una giovane spugna sviluppatasi sopra una conchiglia di mollusco e se la rechi addosso.“

Ma io ammetto, che possa strapparla anche dal suolo. E la *Suberites* difatti si trova anche fissata sul fondo, sopra una pietra ad esempio, come ce ne avverte il LO BIANCO (p. 537). Si vedono molto spesso *Suberites* lacerate adattate al corpo di *Dromia*, ebbene è cosa facilissima, che queste spugne così malmenate siano state da poco tempo staccate dal fondo del mare, o da qualche conchiglia. Quando una *Dromia* incontra una spugna o una ascidia è per caso e non altrimenti.

È sempre la sensibilità tattile che predomina: l'estremità di una zampa tocca un corpo estraneo, subito il crostaceo si mette attorno e, se si tratta o di una spugna o di una ascidia le distacca e le mette sul dorso, altrimenti lo lascia. In queste manovre però bisogna convincersi, che sono dei veri e propri automi, perchè è una proprietà di tutti i crostacei, ma specialmente di quelli che vivono simbioticamente (*Paguro* soprattutto e *Dromia*) di tastare qualunque corpo estraneo nel quale si imbattano, anche che siano già molto bene protetti. Sono le sensazioni tattili e muscolari associate fra di loro, senza alcun intervento dell'elemento visivo, che fanno compiere queste manovre automatiche. Questa è per me l'unica ipotesi verosimile, difatti ho potuto anche sperimentalmente ripetere l'atto peculiare, essenziale che eseguisce la *Dromia* nello strappare la spugna dal suolo e recarsela sul dorso. Tutti questi crostacei hanno la percezione di questa difesa da parte della *Suberites*, difatti, a qualunque *Dromia* si tolga la spugna, dopo breve tempo, con movimenti molto rapidi degli arti posteriori e delle piccole unghiette di cui sono provvisti la „ricarica“ sul dorso e la tiene lì ferma specialmente per mezzo di questi, le quali si adattano sopra quattro fori, che son fatti nell'interno della spugna. Quando si tolgano queste *Suberites* a molti esemplari di *Dromia*, lasciandole tutte nello stesso

bacino, entro breve tempo, dopo aver tastato le varie spugne, ognuna di queste ha ripreso la sua.

Forse la riconoscono dalle dimensioni che ha, e che si adattano perfettamente al dorso dell'animale.

Per ricaricarla sul dorso si servono anche degli arti anteriori, specialmente se la spugna si trova in posizione anormale, ad esempio colla superficie inferiore rivolta verso l'alto, e così via.

Merita di descrivere, sia pure brevemente, i movimenti eseguiti dalla *Dromia* per mettere la spugna sul cefalotorace: quando la spugna è colla superficie concava rivolta sul fondo del bacino, allora il crostaceo con movimenti delle chele la alza e vi si insinua sotto; appena è sotto, comincia a fare dei movimenti di maneggio per orientare nella sua giusta posizione la spugna, che è anche mossa contemporaneamente dalle ultime due paia di zampe, così in breve tempo la rimette in posizione normale. Quando la spugna invece è rivolta con la faccia concava in alto, allora con le chele e anche con gli arti ambulatori la rimette in posizione normale colla concavità in basso ed in questo momento compie quei movimenti sopra descritti. Ma talvolta, quando trovandosi colla faccia concava rivolta in alto, il crostaceo, appena l'ha riportata nella posizione verticale, fa un movimento di maneggio e rapidamente si fa cadere la spugna sul suo cefalotorace. È interessante vedere questi animali mentre vanno eseguendo questi tentativi: certo è uno dei fenomeni più interessanti, che possano osservarsi nel campo della fisiologia etologica. In questi atti di così grande importanza il senso della vista nulla assolutamente ha a che vedere; è il senso tattile, quello che provvede a tutto, come dimostra chiaramente la seguente esperienza.

Ho accecato molti esemplari di *Dromia* e contemporaneamente li ho anche liberati dalla *Suberites*, ebbene tutti indistintamente, dopo breve tempo, si sono ricaricate di queste. Lo stesso fatto (BOHN), avviene anche nei Paguri accecati: liberati dalla conchiglia, sono capaci di ritrovarla e di penetrarvi di nuovo dentro. Questa è una prova manifesta della grande sensibilità tattile della *Dromia*: il senso tattile è capace di sostituirsi in questo caso completamente a tutti gli altri. Ho notato però, che quando la *Dromia* non ritrova subito la spugna si mette molto facilmente in „posizione di morte apparente“ (Totenstellung) rimanendo completamente ferma per un tempo più o meno lungo. Quando la *Dromia* è ricoperta invece dalla spugna, non fa ciò, se non quando venga stimolata o scorga qualche pericolo, ad esempio un *Octopus*, come poi meglio si vedrà. Rimane

ora da chiarire un fatto, perchè insomma la *Suberites*, dato il prolungato contatto cogli individui adulti di *Dromia*, non finisca coll'aderire più o meno completamente al crostaceo. Si sa bene con quale tenacia la *Suberites* si attacchi sia ad un nicchio di un gasteropodo come anche ad un oggetto qualunque del fondo del mare, tanto che anche facendo tentativi di levarla con i mezzi meccanici più perfetti, rimane qualche tempo più o meno grande aderente a quel punto, dove era primitivamente fissato.

CELESIA emise l'ipotesi, che la *Dromia* strappando la *Suberites* dal suolo, date anche le sue chele grossolane, e dati i movimenti coordinati che va compiendo, non agisca con quella destrezza, che solo può aversi con un ferro animato dalla mano ben diretta di un operatore, ed ammette quindi, che la colonia sedentaria venga asportata non per intero ma solo in parte. Al frammento divenuto libero sul dorso della *Dromia* mancherebbero secondo lui quelle cellule cilindriche disposte a strati, che il THOMSON riconobbe attorno alla conchiglia e che egli ritiene per muscolari e che ricordano le cellule adesive delle idre.

Mancando quindi queste cellule adesive, anche se le zampe del crostaceo rimangono a contatto più o meno lungo colla spugna, rimane impossibile ogni adesione della *Suberites*.

Io ritengo però, che questa ipotesi non regge, perchè non sarebbe improbabile una rigenerazione di queste fibre del tutto od in parte. E poi non è escluso, che la *Dromia* con molta sedulità riesca ad isolare completamente dalla sua base una tale spugna e non lasciare nessuna parte di questa aderente ad un oggetto qualunque, che si trovi sul fondo. Molto spesso vediamo compiere dagli animali, anche i più inferiori, opere, che solo l'uomo con i mezzi più raffinati e con molti sforzi può arrivare a compiere. Ritengo invece molto più probabile, che gli arti stessi, mentre trattengono la spugna, impediscano con lievi movimenti, che vanno continuamente compiendo, l'adesione al carapace per mantenerla libera per la muta. Impediscono insomma coi loro movimenti quello stato di quiete indispensabile e necessaria, perchè la *Suberites* o altra spugna possano tenacemente aderire all'animale. Gli arti sono sempre in continuo movimento, quindi è impossibile assolutamente una adesione.

Pensai che la *Suberites* possa servire alla *Dromia*, come ottimo mezzo di difesa, specialmente rispetto ai cefalopodi.

Ho voluto difatti vedere, quale influenza esercitasse la *Suberites* rispetto agli *Octopus*, quando ricopre la *Dromia*.

La *Dromia*, ricoperta da *Suberites domuncula* è divorata dagli *Octopus*? È la spugna una difesa contro l'aggressione degli ottopodi?

Ho provato a mettere esemplari di *Dromia*, ricoperti da *Suberites* in un bacino grande dell' Aquarium, dove erano due grossi *Octopus*, tenuti digiuni da vari giorni. Appena venivano messe le *Dromia* nel bacino, rimanevano completamente ferme, in modo tale che erano tutte ricoperte dalla *Suberites*. I due *Octopus* colle loro braccia circondavano completamente il Brachiuro in posizione di morto e rimanevano li 5"—20" al massimo, poi ritiravano le loro braccia. Tastavano, se sotto c'era il crostaceo da divorare e rimanevano ingannati dalla spugna, che lo ricopriva completamente, ed anche dalla sua completa immobilità. Certo non si può supporre che, come dalle attinie, possano rimanere orticati gli *Octopus* da una possibile sostanza irritante segregata dalle spugne, o dalle spicole che vi si trovano. Ho seguite queste *Dromia* ricoperte da *Suberites* nel bacino degli *Octopus* per un lungo periodo di tempo (un mese) senza che venissero mai divorate. Ora ho voluto provare, se *Dromia* completamente nude erano divorate dagli *Octopus*. Difatti misi alcuni esemplari di queste in un bacino grande dell' Aquarium con *Octopus* affamati.

Appena messe dentro rimanevano assolutamente immobili, gli *Octopus* colle loro braccia le rivoltavano e le lasciavano credendole morte. Dopo due giorni, che erano li del tutto ferme allo stesso punto, la notte furono divorate e sul fondo del bacino si trovò il loro carapace.

Indubbiamente i corpi estranei, dei quali si caricano i crostacei, servono alla difesa, a mascherarli più o meno completamente ai loro nemici e a sfuggire così facilmente di preda. Però indubbiamente la spugna serve al crostaceo oltre che da „mascherata“ anche da „riserva alimentare“, nel caso venissero a mancare degli alimenti adatti. La *Suberites*, da quanto ho potuto osservare, è mangiata da altri crostacei. Difatti vi erano in un bacino molti esemplari di *Pagurus striatus* e *Paguristes maculatus*, ricoperti da *Suberites domuncula*; unitamente vi erano anche *Eriphia*, *Carcinus*, *Lambrus*, *Lupa*, ecc. Rimasero tutti qualche giorno senza nutrimento, ebbene mi accorsi, che le *Suberites* erano state qua e là attaccate da questi gamberi. Non è improbabile quindi, che la stessa *Dromia* trovandosi allo stato di digiuno possa essa stessa cibarsene. Non è nuovo il fatto di gamberi, i quali mangiano quegli animali, interi o parte di questi, dei quali spesso si ricoprono. EISIG osservò, che un esemplare di

Latreillia elegans messo in un bacino, che conteneva molti tubicoli riusci coll' aiuto delle sue chele, a decapitarne molti, a caricarsene il dorso e poi di quando in quando di togliersene per mangiarne. Mi convince a pensare ciò per la *Dromia vulgaris* anche un altro fatto. Difatti si ricopre non solo con la *Suberites domuncula*, ma anche con altre spugne (*Cacospongia*, *Euspongia*) nonchè con varie ascidie composte appartenenti ai generi *Amarucium*, *Fragarium*, *Distoma costae*, *Distoma dellechiajei*, *Leptoclinum*, *Botrylloides*, ecc. Tutte queste colonie si adattano al dorso del crostaceo come la *Suberites* ricoprendolo in tutto od in parte, talvolta ne ricoprono una piccolissima parte.

CUÉNOT conferma anche questa asserzione: „Les Crabres du groupe des Notopodes ont la singulière habitude de se recouvrir le dos avec des objets variés, qu'ils maintiennent avec la dernière paire de pattes relevées sur le dos et terminent par un crochet aigu. La *Dromia vulgaris* porte une Éponge vivante (*Suberites domuncula*, quelquefois *Sarcotragus*) dont la forme est admirablement adaptée à la sienne, et qui croit probablement en même temps que le Crabe.“

E quelle ascidie forse servono per il nutrimento del crostaceo molto meglio di quello che non possa essere una spugna. È un fatto biologico questo della massima importanza e che si ritrova anche in molti altri animali marini situati molto più in alto nella scala zoologica (Polpi, Aragoste, ecc.) e anche in altri animali terrestri (specialmente i granivori). È la raccolta del nutrimento, che viene fatta in vista di una possibile carenza. Ma ciò, secondo me, fanno solamente quando manca altro genere di cibo comune come pesci, ecc. e allora si servono della „cassa di risparmio“, di questa „cassa di prestito“, perchè la *Dromia*, come ben si sa, è eminentemente carnivora. Dobbiamo poi ammettere anche un altro fatto: se talvolta sul suo dorso si rinviene qualche *Suberites* frastagliata ai contorni, ciò deve attribuirsi alla naturale tendenza dei crostacei di addentare qualunque corpo, col quale vengono a contatto. E ciò, come spesso ho potuto osservare, fanno non certo per procacciarsi nutrimento. È questo un fenomeno biologico caratteristico e del massimo valore, che serve al senso chimico (gusto, olfatto) e che io metterei in rapporto con le sensazioni tattili e muscolari, che sono veramente della più capitale importanza. Tutto quello che viene rosicchiato dai crostacei viene mangiato, molta parte è abbandonata sul fondo e molta parte è caricata sul dorso o in altre parti del corpo per fare la mascherata della quale abbiamo sopra parlato,

od anche come riserva alimentare. Da questo lato tutti i crostacei dimostrano una vera e propria iperattività, che di rado si nota in altri animali marini. Sono queste tre le sensazioni intimamente legate fra di loro e che sono della massima importanza nella vita psichica di tutti i crostacei: il senso della vista ha una importanza nulla. In questi animali è specialmente il senso tattile, quello che predomina, come bene ha dimostrato BOHN nei paguri.

Da tutte queste osservazioni bisogna ora trarre delle conclusioni, perchè possiamo renderci conto della entità del processo simbiotico, che corre fra crostaceo e spugna. Indubbiamente, nella simbiosi fra la *Dromia* e la *Suberites*, l'iniziativa è della prima.

Difatti è questa che realmente è attiva, sensibile, mentre la seconda subisce passivamente tutte le manovre alle quali viene ad essere sottoposta: viene distaccata dal suolo, come abbiamo visto, viene caricata sul dorso del crostaceo e lo segue passivamente sino a che questo non se ne libera abbandonandola sul fondo del mare, o per una causa occasionale qualunque durante l'epoca della muta. Come si vede è un simbiosi di ordine tutto affatto differente da quella che si ha fra i paguri e le attinie dove, come ha bene dimostrato BRUNELLI, ambedue prendono parte attivissima al processo simbiotico. Ed è anche un processo simbiotico anche molto più semplice, di quello che si ha fra i paguri e la stessa *Suberites*, perchè in questo caso occorre sempre come intermediario una conchiglia di un gasteropodo. Fra *Dromia* e *Suberites* non occorre un intermediario, l'unione si compie direttamente, ma è una unione non molto intima, è abbastanza lassa. Altre differenze poi corrono fra queste simbiosi: l'attinia è per il paguro una forte offesa e difesa chimica, perchè, a mezzo delle sue cellule urticanti, tiene lontani (EISIG, BRUNELLI) specialmente gli ottopodi e le tartarughe, che assalirebbero i paguri nel caso fossero sprovvisti di questi mezzi di difesa. Il paguro poi ha un'altra difesa grandissima nella *Nereis*, che è nell'interno del nicchio e che colpisce mortalmente tutti gli animali, che si avventurano lì dentro. Mentre la *Suberites* fa alla *Dromia* semplicemente una difesa fisica (di copertura, di tettoia, di mascheramento): allorchè assalita, si ferma in posizione di morte con gli arti tutti completamente ritirati, vi si cela completamente sotto, rimanendone quasi totalmente ricoperta.

Vista l'entità di questo processo simbiotico, vediamo un pò ora di spiegarci, quale può essere il suo punto di partenza. Quello che si affaccia subito alla mente come possibile, è la proprietà che presen-

tano la maggior parte dei crostacei (Erisie), come abbiamo sopra visto, di caricarsi di corpi estranei, molto più poi, sostengo io, quelli che sono armati da zampe posteriori situate in modo da facilitare questi trasporti, difatti in questo caso la difesa è più completa. La *Dromia* oltre che di spugna (*Suberites*, *Sarcotragus*) si ricopre anche di ascidie. Si ricopre di spugne data la caratteristica, che assumono i suoi arti posteriori, adatti a sostenere questa corazza spugnosa. Mentre anche la *Homola*, che è armata di questi speciali arti posteriori, pure non sono così costituiti da potersi caricare una spugna (del resto troppo piccola data la grandezza dell'animale) ma solo di altri corpi animali e vegetali.

La *Dromia* solo per causa occasionale e solo momentaneamente è nuda, altrimenti, è sempre costantemente ricoperta da altri corpi. Le spugne sono la migliore difesa per la *Dromia*, perchè per mezzo della loro convessità si adattano completamente alla superficie dorsale di questa, in modo da impedire ogni spostamento e servono realmente a nasconderla e ripararla completamente. Io ritengo, che la spugna venga staccata dal crostaceo per mezzo degli arti, o dal suolo, o dalla conchiglia di qualche mollusco, alla quale è attaccata. Tutti i crostacei hanno questa tendenza ad addentare, a rosicchiare ogni cosa, molto più poi quando può servire loro di protezione o di nutrimento. Quasi sicuramente non viene staccata la spugna, come si trova poi normalmente addossata al corpo della *Dromia*, ma solo una piastra, che poi portata sul dorso, in un tempo più o meno breve, si va adattando alla superficie dorsale dell'animale e finisce così col modellarvisi completamente sopra. Sino a che non rimane più o meno completamente ricoperta dalla spugna, in modo che ne risente una vera difesa, la *Dromia* forse se ne sta in qualche nascondiglio aspettando che lo sviluppo e l'adattamento si vada completando.

Mai, come abbiamo bene visto, è stato trovato un „primordio“ di spugna sopra una *Dromia*: questa si carica sempre di individui già a completo sviluppo, che possano immediatamente difenderla.

E ritengo anche, che l'unione delle ascidie con la *Dromia* abbia solo un carattere accidentale, ossia vengono caricate della *Dromia*, quando questa non trova una spugna, oppure cominciano quelle a svilupparsi talmente sul dorso, che non vi è più posto per una spugna.

Il caricarsi di questi materiali estranei può starci ad indicare una possibile riserva nutritizia contemporaneamente, come abbiamo sopra visto. Ad ogni modo implica da parte del crostaceo una certa

memoria associativa, sia nel caso della difesa che della riserva alimentare, sia che si carichi o di una spugna o d'una ascidia. Dobbiamo ora spiegarci, perchè la *Dromia* per unirsi in simbiosi con le spugne lo fa solo con la *Suberites* e colla *Sarcotragus*. Ma ciò dipende dalla costituzione anatomica speciale di queste, fatta in modo che possano modellarsi molto bene al corpo del crostaceo, mentre ciò riuscirebbe ad esempio impossibile colla *Euspongia officinalis* data appunto la sua speciale costituzione anatomica. Stabilito il processo simbiotico colle spugne, questa scelta da parte della *Dromia* di queste due spugne speciali, che io chiamerei specificamente simbiotiche, sta a denotarci, che indubbiamente il crostaceo ha una memoria associativa, molto raffinata.

È su questa base della memoria associativa, che si fonda una delle più complesse attività dei crostacei, il processo simbiotico. Non è questo il caso di ammettere con EMERY una origine improvvisa ed accidentale di un tale processo. È la memoria associativa delle sensazioni tattili e muscolari, con mancanza completa degli elementi visivi, quella che assurge sovrana e che fa rifiutare una tale teoria. Queste associazioni di ordine molto complesso, e che risalgono ad epoca molto lontana e che sono state acquistate molto lentamente hanno il carattere di essere molto fisse, perchè appunto mancano dell'elemento visivo, che imprime subito un carattere di grande mobilità. I crostacei, mentre si vanno ricoprendo degli oggetti i più disparati, sono dei veri e propri automi, compiono una azione fatale: questi atti però, che vanno compiendo, rientrano nella categoria degli atti psichici definiti obiettivamente per memoria associativa. In questa sicuramente vi è una fusione delle sensazioni le più diverse, sia passate, ma anche di presenti. Nessuno, all'infuori credo dei neopsicologi tedeschi, può negare i fatti acquisiti dal passato e l'importanza negli artropodi dei fenomeni associativi, che si sovrappongono ai tropismi. Le larve dei crostacei, appena uscite dall'uovo, presentano un fototropismo molto netto, che è consecutivamente del tutto abbandonato, perchè l'animale si lascia guidare dai fenomeni di associazione, nei quali le sensazioni visive non intervengono affatto, ma solamente le sensazioni tattili insieme al senso muscolare. Sono però questi atti caratteristici, che vanno compiendo e che sono il punto di partenza della simbiosi, ai quali atti però è assolutamente estranea l'intelligenza. Solo in quelle associazioni dove intervengono anche i fattori visivi, allora per la

loro caratteristica grande mobilità, plasticità e varietà intervengono dei caratteri, che simulano l'intelligenza, ma che nulla hanno a che fare realmente con questa.

Literaturverzeichnis.

1. AURIVILLIUS, C., Die Maskierung der oxyrhynchen Dekapoden, in: Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 23, 1889.
2. BOHN, G., La naissance de l'intelligence, Paris 1909.
3. BRUNELLI, G., Osservazioni ed esperienze sulla simbiosi dei paguridi e delle attinie, in: Rendic. Accad. Lincei, Cl. Sc. fisiche mat. nat., 17 Luglio 1910, Vol. 19, serie 5, p. 77—82.
4. CELESIA, P., Della Suberites domuncula e della sua simbiosi coi paguri, in: Atti Soc. ligustica Sc. nat. geogr., Vol. 4, 1893, p. 217—278, con 4 Tavole.
5. DÖFLEIN, F., Lebensgewohnheiten und Anpassungen bei dekapoden Krebsen, in: Festschr. R. HERTWIG, Vol. 3, 1910, p. 1—75.
6. EISIG, H., Studien über tiergeographische und verwandte Erscheinungen. III. Ueber die Ursachen, welche die Gewohnheit vieler Krabben, sich fremde Körper aufzuladen, zum Teil bedingt haben mögen, in: Ausland 1882, p. 837.
7. FOL, H., L'instinct et l'intelligence, in: Rev. scientif. (3), 1886, No. 7.
8. LO BIANCO, S., Notizie biologiche riguardanti specialmente il periodo di maturità sessuale degli animali del golfo di Napoli, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 19, 1909, p. 513—761.
9. MENEGHINI, Note alle osservazioni postume di zoologia adriatica del RENIER, 1847.
10. MINKIEWICZ, R., Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhynques, in: Arch. Zool. expér. (4), Vol. 7. Notes et Rev., No. 2, 1907, p. 37.
11. —, Étude expérimentale du synchronisme de Hippolyte varians, in: Bull. Acad. Sc. Cracovie, Nov. 1908.

12. NARDO, G. D., Classification der Schwämme, in: Isis 1833, p. 519; 1834, p. 714.
 13. OLIVI, G., Zoologia Adriatica, Bassano 1792.
 14. RENIER, Tavole per servire alla classificazione degli animali. Osservazioni postume di zoologia adriatica. 1807 (pubblicate nel 1847 da MENEGHINI), Venezia 1847.
 15. VOSMAER, Spongien, in: BRONN, Class. Ordn. Thierreich, Vol. 2, 1887.
-

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Experimentelle Studien über Regenerationsvorgänge des Gliedmaßenskelets der Amphibien.

Von

C. Fritsch.

(Aus dem Zoologischen Institute in Marburg.)

Mit 57 Abbildungen im Text.

Inhalt.

	Seite
Allgemeines	377
Material und Methode	378
I. Normale Regeneration der vordern Extremität nach Amputation im Humerus	379
A. Normale Regeneration der vordern Extremität bei Larven	383
B. Normale Regeneration der vordern Extremität bei er- wachsenen Tieren	394
II. Normale Regeneration der vordern Extremität und des Schulter- gürtels nach vollständiger Exstirpation	402
III. Abnorme Regeneration einzelner Teile der vordern sowie hintern Extremität, hervorgerufen durch bestimmte Schnittführungen bei Amputation dieser Teile	427
Falsche und rudimentäre Polydactylie	469
Superregeneration	470

Allgemeines.

Von allen Regenerationserscheinungen gehören die der Amphibien-
gliedmaßen mit zu den am längsten und besten bekannten; jedoch

ist dies von den im Innern, besonders auch am Skelet sich abspielenden Vorgängen durchaus nicht in gleicher Weise zu sagen, so daß ihr genaueres Studium schon aus diesem Grunde erwünscht erscheint. Ein solches versprach auch in mancher andern Hinsicht Aufklärung über die nach bestimmten Eingriffen äußerlich bemerkbaren Veränderungen und Neubildungen.

Die folgende experimentelle Studie, die auf Anregung von Herrn Prof. KORSCHOLT unternommen wurde, beschäftigt sich in der Hauptsache mit dem Verhalten des Skelets. Im einzelnen soll dargelegt werden, wie und unter welchen Umständen die Neubildung des Skelets erfolgt und zwar erstens nach gewöhnlicher Amputation bei Larven sowohl als ausgewachsenen Tieren; zweitens ob eine Regeneration ohne irgend eine Verletzung des Knorpels resp. Knochens, also bei exakten Exartikulationen oder vollständigen Exstirpationen, möglich ist und wie sie erfolgt. Drittens werden noch einige durch bestimmte Schnittführungen hervorgerufene abnorme Regenerate behandelt.

Material und Methode.

Als Versuchstiere dienten die in Marburgs Umgebung heimischen Urodelen: *Triton cristatus*, *Triton alpestris*, *Triton taeniatus* und *Salamandra maculosa*.

Nach manchem Mißerfolg gelang die Züchtung am besten in einem großen (3 : 1 m) Terrarium, welches im Garten des Zoologischen Instituts angelegt wurde, in eine Anzahl Fächer geteilt war und sowohl für das Wasser- wie Landleben geeignete Bedingungen bot. Besonders war dafür gesorgt, daß die Tiere aus dem Wasserbecken bequem auf den mit Gras bedeckten Boden gelangen konnten. Jedes Abteil enthielt etwa 50 Tritonen, die sich sehr gut hielten.

Die Feuersalamander wurden in einer zur Hälfte mit Erde gefüllten Kiste gehalten. Die Erde war mit Moos und Steinen bedeckt; eingelassen war ein kleines Aquarium, in das die Tiere auch ihre Larven absetzten. Gefüttert wurden die erwachsenen Salamander mit Regenwürmern, die in der Erde der Kiste lebten. Den Winter über wurde etwas Laub in die Kiste gegeben und diese im Keller aufbewahrt. Die Tiere kamen sehr gut fort, so daß in 3 Jahren kaum irgendwelche Verluste zu verzeichnen waren und eine große Anzahl Larven gewonnen wurde.

Die Aufzucht der Larven ist mit ziemlichen Schwierigkeiten verbunden, da selbst, wenn sie reichlich Futter wie Daphnien und Cope-

poden erhalten, sie nacheinander schnappen, ja sich sogar gegenseitig vollständig auffressen, so daß nur ein geringer Prozentsatz wirklich durchkommt. Späterhin wurden deshalb die Larven in der freien Natur gefangen, zumal sie kräftiger als die selbst gezogenen Exemplare waren und somit sich für Regenerationsversuche besser eigneten. Letztgenannte Tiere kamen auch sehr gut durch die Metamorphose hindurch.

Bei dem Züchten der Tritonen wurde das Großziehen der Larven aus dem Ei bald aufgegeben, da zu wenig lebenskräftige für die Regeneration geeignete Tiere erhalten wurden, zumal sich ungefähr Ende Juli, anfangs August genügend Larven im Freien darboten. Gefüttert wurden auch diese Larven mit kleinen Krustern. Die erwachsenen Tritonen erhielten Mückenlarven, kleine Stückchen eines Regenwurms und die wenigen Tiere, die den Winter über gehalten wurden, Ameiseneier und kleine Stückchen rohes Fleisch, das sie mit einer Nadel gereicht bekamen.

Die verschiedenen Operationsmethoden finden ihre Besprechung bei den einzelnen Fällen.

Die Konservierung der Objekte wurde stets mit ZENKER'scher Lösung vorgenommen. Dieselbe wurde kalt angewandt, da sonst ein Strecken der Objekte undenkbar war. Ja bei Konservierung der Extremitäten von erwachsenen Tieren wurde diesen vorher eine Cocainlösung injiziert, da sonst eine Muskelkontraktion unvermeidlich war.

Die Entkalkung wurde bei den Larven mit Salzsäure-Alkohol vorgenommen, während bei erwachsenen Tieren eine 5% Salpetersäure Anwendung fand.

Die Extremitäten der erwachsenen Tiere sowie die Schulterblattregenerate der Larven wurden in Paraffin eingebettet, jedoch mußten die Extremitätenregenerate der Larven, hauptsächlich die jüngern Stadien, der bessern Orientierung halber vorher in Nelkenöl-Collodium eingebettet werden.

Als Schnittfärbungen wurden angewandt Hämatoxylin-Eosin und Hämatoxylin-VAN GIESON. Hauptsächlich letztere Färbung gibt prachtvoll differenzierte Bilder.

I. Normale Regeneration der vordern Extremität nach Amputation im Humerus.

Bereits SPALLANZANI wies die übrigens schon längst vor ihm bekannte Regeneration der Gliedmaßen auf experimentellem Wege nach. Am

meisten interessierte ihn die Regeneration der Knochen, die sich nach seiner Wahrnehmung in derselben Anzahl, Form, Lage und Struktur neu bildeten. Er konnte die Versuche 6mal hintereinander ausführen, und stets wuchs eine dem abgeschnittenen Teile entsprechende Anzahl von Knochen nach.

Diese Versuche setzte BONNET ¹⁾ fort und kam zu dem allgemeinen Resultat, daß jüngere Tiere besser und schneller regenerieren als alte. BONNET erkannte bereits, daß sich, nachdem die Wunde mit Epithel überzogen ist, eine kleine konische Warze bildet, die in die Länge wächst, sich alsdann gabelt, um schließlich 3, 4 resp. 5 Zehen für die hintere Extremität zu bilden.

PHILIPPEAUX ²⁾ hat sich dann eingehend mit der Regeneration der Gliedmaßen bei Amphibien beschäftigt und konnte feststellen, daß sie nach Amputation im Humerus resp. Femur im Verlauf mehrerer Monate vollständig wieder gebildet wurden.

Alle die bis dahin angestellten Versuche lösten aber nur mehr physiologische und biologische Fragen, während auf die eigentliche Skeletentwicklung bei der Regeneration nicht sonderlich Rücksicht genommen wurde.

Erst nachdem durch GOETTE und STRASSER die Entwicklung der Amphibienextremitäten genauer bekannt geworden war, konnte man auch einen Vergleich dieser Verhältnisse mit denen der Regeneration anstellen, und so war es auch vor allem GOETTE ³⁾ und nach ihm FRAISSE ⁴⁾, die derartige Untersuchungen anstellten. Beide kamen zu dem beachtenswerten Ergebnis, daß die Skeletbildung bei der Regeneration im wesentlichen übereinstimmend mit der normalen Entwicklung verläuft und daher als eine Wiederholung der letztern bezeichnet werden kann.

Die Entwicklung der Amphibienextremität kann hier nicht besprochen werden, sondern es sei in dieser Beziehung auf die Arbeiten von GOETTE, STRASSER und WIEDERSHEIM ⁵⁾ verwiesen.

Nur die Regenerationsbefunde GOETTE's müssen besprochen werden, da sie bahnbrechend für die neuern Anschauungen sind. GOETTE fand ungefähr folgendes: Sobald an der Amputationsstelle — bei seinen Versuchen in der Regel am Oberarm oder Oberschenkel — ein konischer mit zarter Epidermis überzogener Zapfen hervorgewachsen ist, erscheinen in dessen mehr oder weniger indifferenten Innenmasse die ersten Spuren

1) BONNET, Observations sur la physique etc. par ROZIER. 1. Mém., Vol. 10, Paris 1777, p. 385—405. 2. Mém., Vol. 13, p. 1—18.

2) PHILIPPEAUX, J. M., Sur la régénération des membres chez l'Axolotl, in: CR. Acad. Sc. Paris 1867.

3) GOETTE, A., Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmassenskelets der Molche, Leipzig 1879.

4) FRAISSE, B., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbelthieren bes. Amphibien u. Reptilien, Cassel u. Berlin 1885.

5) WIEDERSHEIM, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere. Mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien, Jena 1892.

des sich neubildenden Skelets. War die amputierte Extremität noch sehr jung, also auch die Knorpelbildung in dem durchschnittenen Humerus (Femur) noch sehr wenig vorgeschritten, so zeigte die neue an dessen Stumpf sich anschließende Bildungsmasse keinen auffallenden Unterschied und Übergang zu dem alten Gewebe, und in kurzer Zeit war jede Spur der Stelle verwischt, wo die Regeneration begann, da auch die Größe der Neubildung im richtigen Verhältnis zu den erhalten gebliebenen Teilen stand.

An etwas ältern Larven trat der Unterschied der Neubildung von dem sie tragenden ursprünglichen Abschnitte der Extremität in Größe und Gewebe bereits deutlicher hervor. An der Amputationsstelle ging der fertige Knorpel des Humerus (Femur) ziemlich jäh in das zellenreichere, erst knorpelähnliche Gewebe des distalen Endes über, welches zu dem durch eine merkliche Verschmälerung und den Mangel der periostalen Knochenrinde vom ursprünglichen proximalen Abschnitt gesondert war.

Anders wiederum erschien die Regeneration des Extremitätenskelets dort, wo sie an bereits völlig ausgebildete verknöcherte Teile sich anschloß, also etwa nach Amputationen bei Tieren nach der Metamorphose. Von einem allmählichen Übergange der indirekt entstandenen Knochen-substanz in die notwendig aus einer weichen Bildungssubstanz entstehende Neubildung konnte natürlich nicht die Rede sein. Die letztere entwickelte sich allerdings im Anschlusse und in Fortsetzung der alten knöchernen Teile, doch so, daß die weiche Masse der Neubildung die Amputationsenden der Knochen vollständig umwuchs und fest einschloß, daher den Zusammenhang derselben mit den sich regenerierenden Skeletteilen in der Art eines Callus herstellte. Die völlige histologische Kontinuität zwischen den beiderlei Teilen wurde erst durch die Verknöcherung der neugebildeten Stücke herbeigeführt. Die von jener Ansatzstelle ausgehende neue Anlage erschien aber schon zu einer Zeit, wo der ganze regenerierte Abschnitt der Extremität erst eine rudernförmige Gestalt und eine Länge von wenigen Millimetern hatte, so daß also der Größenunterschied zwischen den alten und neuen Teilen anfangs ein sehr bedeutender war und erst durch das lange Zeit andauernde Wachstum der letztern aufgehoben wurde. Ferner war für diese Regeneration des Extremitätenskelets an ältern Tieren bemerkenswert, daß die neuen Anlagen viel früher und viel mehr in ununterbrochenem Zusammenhange, als es bei der primär entstehenden der Fall war, knorpelig wurden und daher auch manche Einzelvorgänge weit klarer zur Anschauung brachten.

FRAISSE streift in seiner zusammenfassenden Arbeit: „Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren besonders Amphibien und Reptilien“ auch die Frage der Regeneration des Gliedmaßenskelets dieser Tiere. Er schließt sich im wesentlichen GOETTE'S Befunden an, nur legt er etwas mehr Wert auf die prochondrale Zentrierung, in ihr scheinen ihm die ältesten Zentren des spätern Knochensystems hervorzutreten. Die morphologische Betrachtung dieser Regenerationsvorgänge wurde durch die letztgenannten Forscher klargestellt, und sie waren nun

durch das Studium der feinern histologischen Vorgänge zu ergänzen, was bald darauf V. COLUCCI¹⁾ unternahm.

Seine Arbeit war mir leider nicht zugänglich, so daß ich hier nur die Angaben des Jahresberichts wiedergeben kann. Nach demselben studierte COLUCCI die Regeneration der Gliedmaßen und des Schwanzes bei Tritonen und kam zu folgenden Resultaten: Nach Amputation einer Gliedmaße bei jungen oder erwachsenen Tritonen entwickelt sich zunächst unter dem Schorfe eine Neubildung in Gestalt einer Knospe oder eines Kegels aus vascularisiertem embryonalen Gewebe. COLUCCI nimmt nun an, daß aus diesem Gewebe die neue Epidermis hervorgeht, die dann bald die ganze Oberfläche überzieht. Die Elemente des Gewebes selbst gehen seiner Meinung nach aus Leucocyten hervor, die aus den Blutgefäßen und dem Knochenmarke ausgewandert sind. Nur bei ganz jungen Tieren sollen auch die Knorpelzellen und die Zellen des Periosts am Aufbau dieses embryonalen Gewebes teilnehmen. Aus diesem Gewebe differenziert sich nun der neuzubildende Knorpel heraus und zwar zunächst durch Umbildung der mittlern Partie desselben in Bindegewebe, das späterhin verknorpelt. Die Zusammenfügung des neu gebildeten Teiles mit den alten Teilen geschieht bei den jungen Tritonen nach COLUCCI'S Beobachtungen durch eine Wucherung der Periostzellen, während sie bei den erwachsenen Tieren durch eine Proliferation der Leucocyten stattfindet.

Endlich ist noch die im Jahre 1904 erschienene Arbeit von WENDELSTADT²⁾ zu erwähnen. Er operierte erwachsene Tritonen sowohl als Axolotl und studierte somit die Regeneration des Knochens wie des Knorpels, wobei er manchen Unterschied in den beiden Prozessen feststellen konnte. Er kam zu folgenden Resultaten: Die ersten Vorgänge sind in beiden Fällen dieselben. Die durch die Amputation erzeugte Wunde wird in den ersten Stunden durch eine Epithelschicht geschlossen, die durch ein Verschieben der Epithelzellen der alten Haut entsteht. Mitunter jedoch ziehen sich nach dem Schnitt die Weichteile soweit zurück, daß der durchschnittene Knochen resp. Knorpel frei aus der Wunde hervorragt. Die Epithelzellen, die auch hier die Tendenz haben die Wunde vollständig zu schließen, bilden dann zunächst einen Wall um den Stumpf des Knochens resp. Knorpels. In diesem ersten Stadium der Wundheilung findet man an den übrigen Geweben keine auffallenden Veränderungen. In den nächsten Tagen findet dann eine kleinzellige Infiltration ausgewanderter Zellen in den der Wunde benachbarten Gewebepartien statt. Dieselben vermehren sich an Ort und Stelle zahlreich und spielen anscheinend bei der Regeneration, namentlich aber bei der vorangehenden Resorption eine große Rolle. Woraus diese Zellen hervorgehen, konnte WENDELSTADT leider nicht feststellen. Er glaubt, daß ihnen bei

1) COLUCCI, V. S., *Intorno alla rigenerazione degli arti e della coda nei Tritoni*. Studio sperimentale, in: Mem. Accad. Bologna, Vol. 6; s. Zool. Jahresbericht 1886.

2) WENDELSTADT, *Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 63, 1904.

der Regeneration der Aufbau des Bindegewebes zufällt. Sicher beteiligen sie sich an der nun stattfindenden Resorption eines Teiles der Knochen- resp. Knorpelsubstanz, und zwar ist stets der periphere Teil derselben, welcher noch vor beginnender Neubildung eingeschmolzen wird, wahrscheinlich weil er durch den Amputationsschnitt zu sehr in Mitleidenschaft gezogen ist, um am Aufbau der neuen Teile mitzuhelfen.

Die Resorption des Knochens resp. Knorpels findet nun in der Weise statt, daß die eingewanderten Zellen unmittelbar den Knochen annagen, zum Teil vereinigen sich dabei mehrere und bilden dann Riesenzellen. Sobald nun alles nicht mehr lebensfähige Knochen- resp. Knorpelgewebe eingeschmolzen ist, beginnt die Neubildung. Beim Knochen geht dieselbe von den Zellelementen des Periosts und der Auskleidung der Markhöhlen aus. An beiden Stellen findet eine starke Vermehrung und Wucherung statt, es werden in großer Zahl Knorpelzellen neugebildet, dieselben schieben sich nach vorn hin vor und bilden schließlich eine keulenförmige Anschwellung um das Knochenende. In dieser rasch an Umfang zunehmende Anschwellung finden dann sehr plötzlich ohne bemerkbare vorhergehenden Anzeichen Gruppierungen der Zellen statt, die den spätern Handwurzelknochen entsprechen.

Was nun die Neubildung des Knorpels an den Extremitäten der Axolotl anbelangt, so erfolgt dieselbe nach WENDELSTADT insofern in durchaus anderer Form, als dieselbe nach der Resorption von den eigentlichen Knorpelzellen ausgeht und das Perichondrium sich nicht beteiligt. Auch hier findet zunächst eine Beseitigung überflüssig gewordener Knorpelmassen durch Riesenzellen statt, dann aber beginnen die benachbarten Knorpelzellen stark zu wuchern und liefern unmittelbar das neue Gewebe. Es besitzt also hier noch die Knorpelsubstanz selbst die Fähigkeit, eine Neubildung hervorzubringen, während bei der Regeneration von Knochengewebe eine ursprünglichere Zellform, eben die des Periosts, einspringen muß, die dann erst wieder Knorpelzellen und Knorpel liefert, der späterhin verknöchert.

A. Normale Regeneration der vordern Extremität bei Larven.

Die hierher gehörigen Versuche wurden im wesentlichen an den Larven von *Salamandra maculosa* ausgeführt, jedoch wurden zum Vergleich auch die Larven von *Triton alpestris* und *taeniatus* herangezogen. Da im Hinblick auf die hier behandelte Regenerationsfrage nach meinen Wahrnehmungen zwischen diesen Arten kein prinzipieller Unterschied besteht, so werde ich mich bei der weitern Besprechung auf die an den Larven von *Salamandra maculosa* erhaltenen Ergebnisse beschränken.

Zum Zwecke der Amputation brachte man die Tiere in eine flache Schale, woselbst sie dann meist ruhig am Boden saßen. Es wurden ihnen nun mit einer kleinen scharfen Schere die

Extremitäten paarweise sowie kreuzweise, also eine rechte vordere und linke hintere oder umgekehrt, ja sogar alle vier abgeschnitten, so daß von 300 operierten Tieren trotz manchem Verluste immerhin 440 Regenerate erhalten wurden. Die nach der Operation auftretende Blutung stand meistens sehr schnell, zumal die Tiere immer in 1—2° kälteres Wasser gebracht wurden. Fernerhin wurden sie dann in der schon beschriebenen Weise gehalten und zunächst stündlich konserviert, dann vom 2. Tage ab täglich. Von dem so erhaltenen Material wurden 110 Stadien in Schnittserien zur mikroskopischen Untersuchung zerlegt, so daß ich wohl annehmen darf, einen richtigen Einblick in diese Vorgänge erhalten zu haben.

Nach erfolgter Amputation beginnt sofort die Wunde sich zu schließen und zwar einmal durch Annäherung der Wundränder aneinander und ferner durch ein Herüberschieben der vorhandenen Epithelzellen über die offene Wunde. Worauf die Annäherung der Wundränder beruht, konnte ich nicht feststellen, FRAISSE glaubt, sie wäre die Folge von stattgehabten Resorptionsprozessen; jedoch scheint mir dies unwahrscheinlich, da sie hierfür zu schnell erfolgt. Fig. A gibt eine Abbildung von einem nur 15 Minuten alten Stadium.

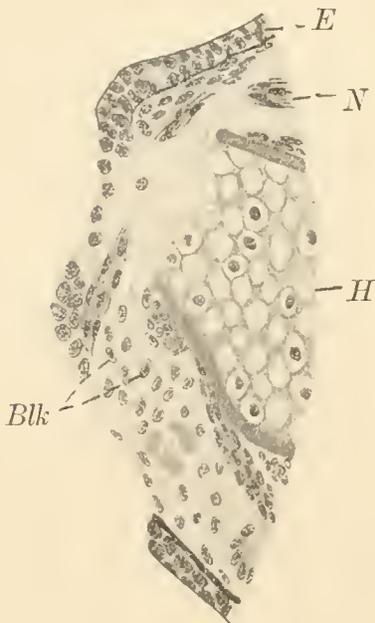


Fig. A.

15 Minuten altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blk* Blutkörperchen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *N* Nerv.

Aber trotz der geringen Zeitpause, welche seit der Operation verflossen ist, hat bereits deutlich erkennbar die Annäherung der Wundränder sowie auch das Vorschieben der in der Umgebung der Schnittwunde gelegenen Epidermiszellen stattgefunden. Letztere stammen aus der innern Zellenlage der Epidermis, welche der Cutis direkt aufsitzt und gegenüber der äußern Epithelschicht aus höhern kubischen Elementen sich zusammensetzt. Letztere sind

es nun, die nach dem Wundrande hin vorgeschoben werden, unter starker Abflachung der gesamten Zellenlage. Erst späterhin, wenn ein Epithelverschluß stattgefunden hat, was nach Amputationen im Humerus resp. Femur meist nach wenigen Stunden erfolgt, findet eine

rege Vermehrung dieser Epithelzellen statt, wofür ein sicheres Kennzeichen die in ältern Stadien auftretenden Kernteilungsfiguren abgeben.

Während auf diese Weise der Wundverschluß hergestellt wird, treten in den übrigen Geweben keine wesentlichen Veränderungen auf. Man sieht nur, wie Fig. A erkennen läßt, an dem Wundrande angehäufte Blutkörperchen liegen, die zum Teil im Zerfalle begriffen sind.

Auch auf einem etwas ältern Stadium, auf dem bereits der Epithelverschluß stattgefunden hat, finden wir noch wenig veränderte Verhältnisse vor. Das Stadium von Fig. B hat ein Alter von 12 Stunden. Das die Wunde überziehende Epithel ist bereits zweischichtig; Kernteilungsfiguren sind aber noch keine zu sehen. Am Humerusstumpf liegen vereinzelte rote und farblose Blutkörperchen. Diese letztern sind es nun, welche auf diesem und den nächstfolgenden Stadien die ersten wichtigern innern Veränderungen hervorrufen, sie nehmen an Zahl bald zu und beginnen alsdann den Humerusstumpf einzuschmelzen. Sie dringen in die zum Teil eröffneten

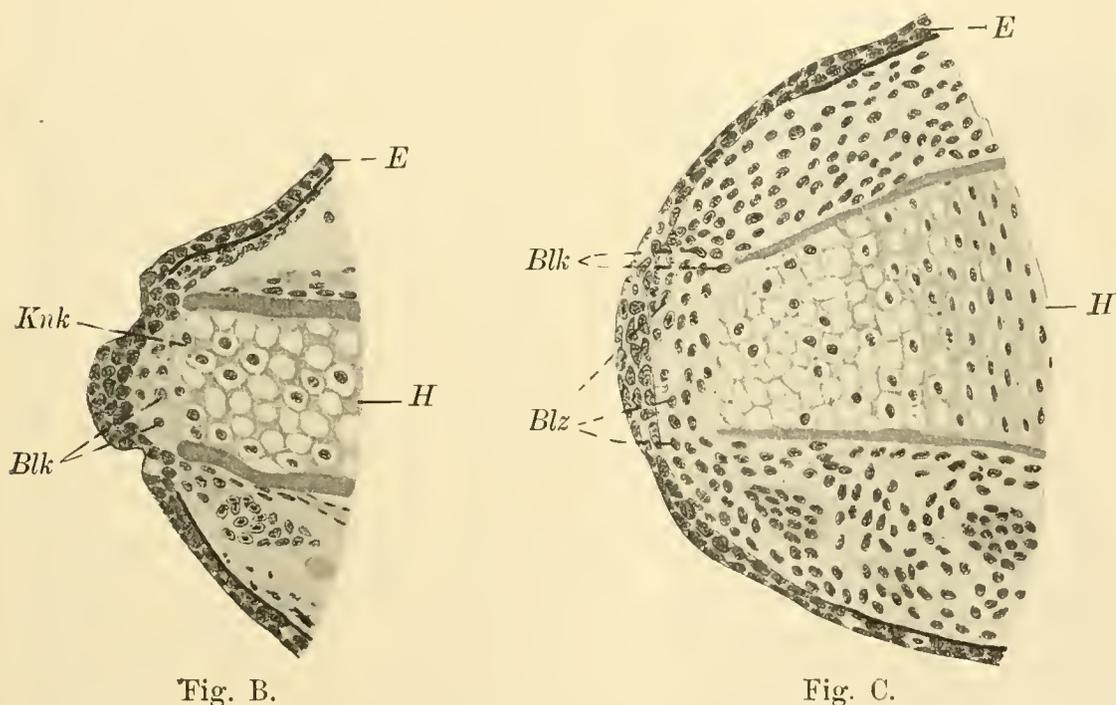


Fig. B.

Fig. C.

Fig. B. 12 Stunden altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blk* Blutkörperchen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *Knk* Knorpelkapsel.

Fig. C. 8 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blk* Blutkörperchen. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus.

Knorpelkapseln ein und resorbieren von da aus die zerfallende Knorpelgrundsubstanz unter Bildung einzelner bald zu größern Komplexen zusammenfließender Lacunen, wie dies in einem in Fig. C dargestellten achttägigen Stadium zu sehen ist.

Noch wichtiger ist aber eine zweite Erscheinung in der Umgebung des Wundrandes. Während der Einschmelzungsprozeß einsetzt, treten nämlich gleichzeitig im distalen Teile des Amputationsstumpfes neue Zellen auf, die einen vollständig embryonalen Charakter haben und sich an Ort und Stelle unter Bildung zahlreicher Kernteilungsfiguren rapide vermehren. Diese Zellen (Fig. C), die in ihrem Aussehen den rundkernigen Leucocyten sehr stark gleichen, bilden nun den Ausgangspunkt eines Blastems, das für die ganze Regeneration von eminenter Bedeutung ist. Leider ist es mir nicht gelungen, die Herkunft dieser Zellen völlig einwandfrei festzustellen. Sie gleichen, wie schon erwähnt, in hohem Maße den rundkernigen Leucocyten, wie Fig. Ca erkennen läßt. Es sind hier bei starker Vergrößerung (Ölimmersion) drei rundkernige Leucocyten aus dem Herzen einer Salamanderlarve (a bis c in der obern Reihe), 3 Blastemzellen (d—f in der untern Reihe) bei gleicher Vergrößerung gegen-

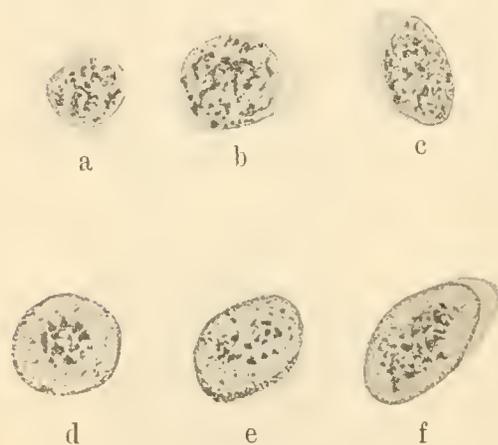


Fig. Ca.

a—c 3 rundkernige Leucocyten aus dem Herzen einer Salamanderlarve. d—f 3 Blastemzellen bei gleich starker Vergrößerung (Ölimmersion).

über gestellt. Beide Zellarten sind bei sehr großem chromatinreichem Kern durch das starke Zurücktreten des Protoplasmas, das

meist nur einen unbedeutenden Randstreifen darstellt, ausgezeichnet. Die Form der Zellen ist meist rundlich bis oval, so daß sie sich leicht von den in ihrer Umgebung liegenden Bindegewebszellen unterscheiden lassen, welche eine mehr spindelförmige Gestalt zeigen. Unmöglich zu verwechseln sind sie mit roten Blutkörperchen sowie mit den gelappt- oder gar mehrkernigen Leucocyten, zwei Zellarten, die durch ihr Aussehen so charakteristisch sind, daß sie stets auf den ersten Blick zu erkennen sind. Die roten Blutkörperchen zeichnen sich durch ihre ovale Gestalt von stets gleicher Größe mit einem in der Mitte liegendem stark färbbarem Kerne aus, und für die gelappt- oder gar mehrkernigen Leucocyten ist die Form des

Kerns so bezeichnend, daß ein Zweifel über ihre Identität nicht entstehen kann. Dagegen liegen allenthalben im Mesenchym zerstreut indifferente Zellen von einer Gestalt, die sehr den oben beschriebenen Blastemzellen wie rundkernigen Leucocyten gleichen, ohne daß sie deshalb mit Sicherheit mit letztern identifiziert werden können, und aus dieser Unsicherheit in der Bestimmung der einzelnen Elemente heraus ist es schwierig, völlig Sicheres über die Herkunft der Blastemzellen auszusagen.

Auch den frühern Autoren ist es nicht gelungen die Herkunft dieser Zellen nachzuweisen. GOETTE, FRAISSE sowie STRASSER beschreiben wohl das Blastem, ohne jedoch näher auf dessen Herkunft einzugehen. V. COLUCCI, der dieses Blastem als ein vascularisiertes embryonales Gewebe charakterisiert, nimmt an, daß die Elemente dieses Gewebes hauptsächlich von den aus den Blutgefäßen und dem Knochenmarke ausgewanderten Leucocyten gebildet wird und daß nur bei ganz jungen Tieren auch die Knorpelzellen und das Periost am Aufbau teilnehmen. MARCHAND zeigte dann 1901 in seiner Zusammenfassung (über Wundheilung und Transplantation), daß nach der überwiegenden Zahl der Forscher eine Umbildung der Leucocyten in Blastemzellen nicht stattfindet. Im Gegensatz hierzu steht METSCHNIKOFF, der auf Grund von Beobachtungen an lebenden Amphibienlarven gerade dies letztere festgestellt zu haben glaubte. Auch WENDELSTADT, der dieses Blastem gleichfalls beobachtet hat, kann über seine Herkunft keine bestimmten Angaben machen. Er schreibt sogar diesem Gewebe zum Teil andere Funktionen zu; so vor allem glaubt er, daß seine Elemente den nunmehr folgenden Einschmelzungsprozeß vollführten und erst in zweiter untergeordneter Linie sich am Aufbau der regenerierten Gewebe beteiligten, indem ihnen die Bildung des Bindegewebes zufiele.

Was nun den Einschmelzungsprozeß anbelangt, so glaube ich mit Sicherheit annehmen zu dürfen, daß derselbe ausschließlich von den Leucocyten ausgeführt wird. Wie schon in Fig. C, so sehen wir auch in Fig. D, die ein 9 Tage altes Regenerationsstadium darstellt, am Humerusstumpf die Leucocyten in aktiver Betätigung am Einschmelzungsprozeß. Dabei erfahren sie eine charakteristische Veränderung ihres äußern Habitus, insofern sie teilweise zu Riesenzellen mit mehreren Kernen verschmelzen. Die Bildung dieser Riesenzellen hat auch WENDELSTADT beobachtet, nur, wie gesagt, führt er sie auf Elemente des Blastems zurück.

Gleichzeitig mit dem Auftreten dieser Riesenzellen hat sich

auch eine starke Vermehrung der Blastemzellen vollzogen. Dieselben schieben sich nach vorn über den Humerusstumpf vor, drängen dabei das überkleidende durch fortgesetzte Zellteilungen sich stark

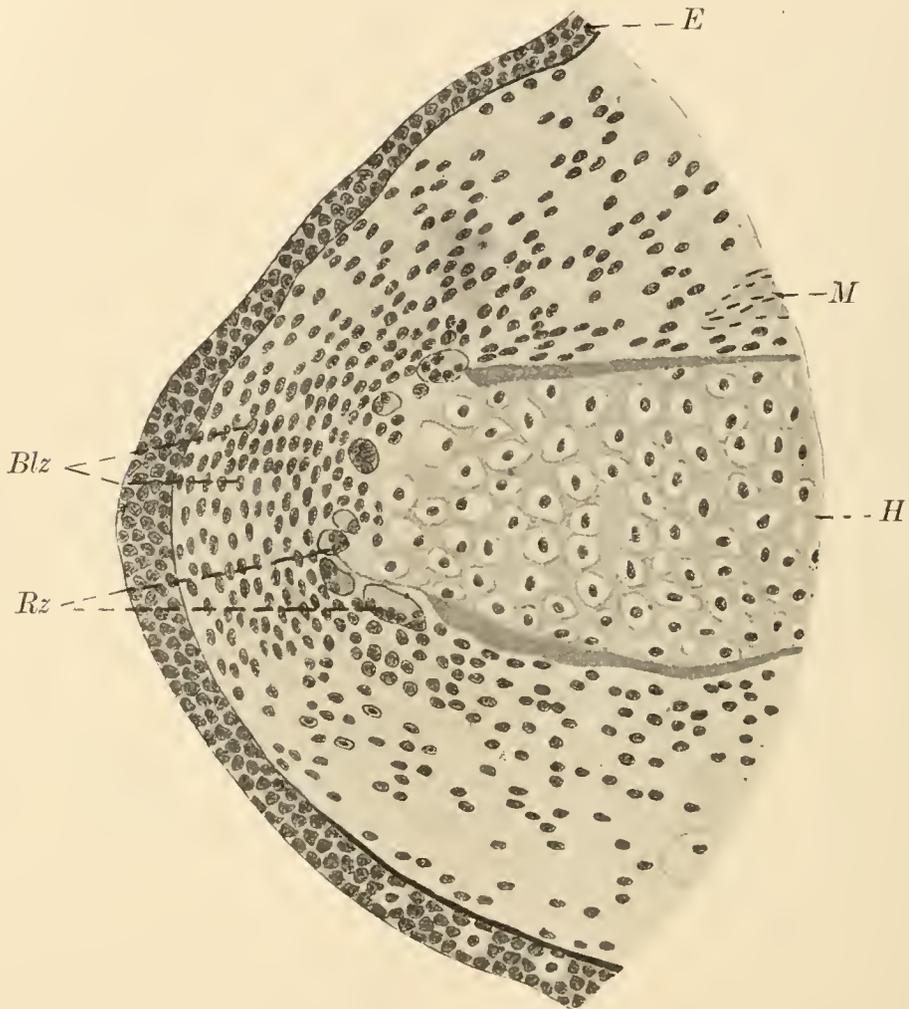


Fig. D.

9 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *Rz* Riesenzellen.

vermehrnde Epithel vor sich her und heben es von dem Humerus ab, so daß äußerlich nunmehr eine kleine graue konische Knospe zu erkennen ist.

Dieselbe nimmt an Ausdehnung bald zu, wie dies in Fig. E, die ein 14 Tage altes Stadium darstellt, zu sehen ist, und zwar in erster Linie infolge bedeutender Volumenzunahme des Blastemgewebes. Der Einschmelzungsprozeß ist mächtig vorgeschritten und hat große Teile des Knorpels aufgelöst. Nur die bereits verknöcherte Rinde leistet größern Widerstand, verfällt aber schließlich gleichfalls der

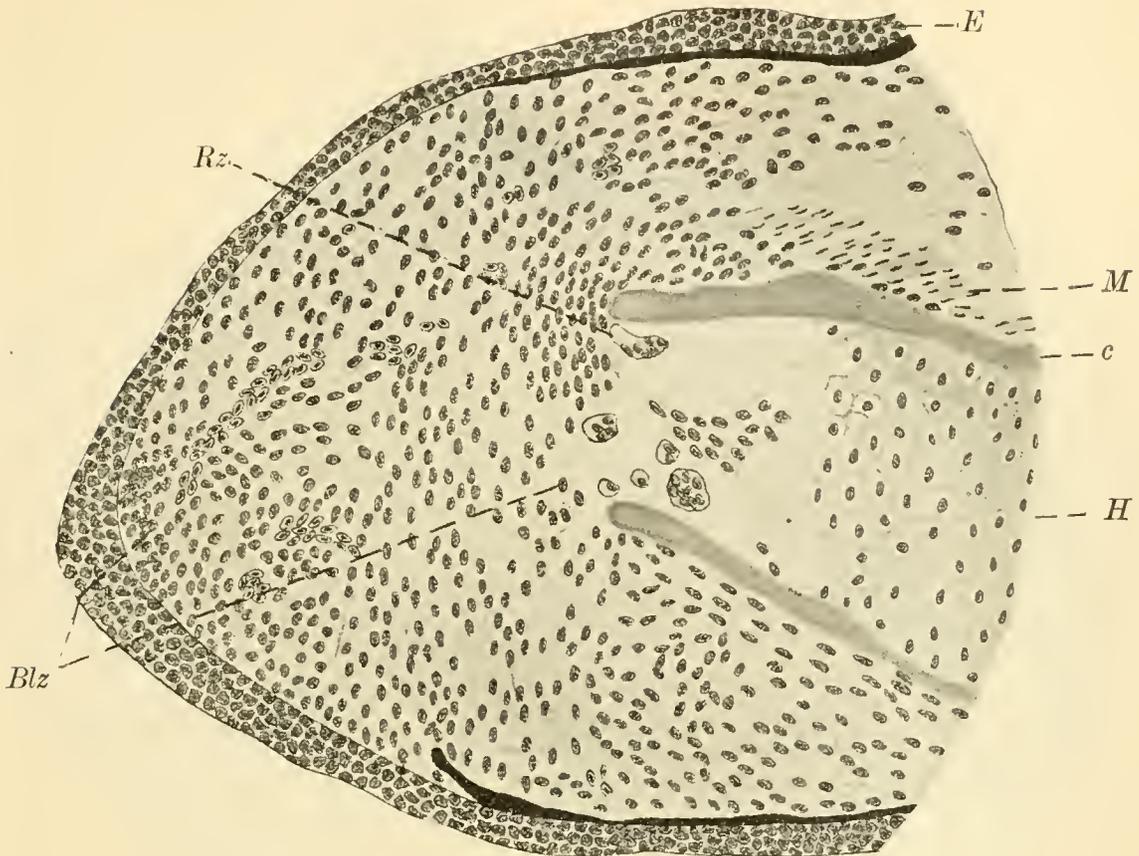


Fig. E.

14 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *c* Corticalis (verknöcherte Rinde). *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *Rz* Riesenzellen.

völligen Resorption, wie Fig. F u. G zeigen, wo nur noch losgelöste Reste des Humerusstumpfes übrig geblieben sind, die dann in Fig. H ebenfalls geschwunden sind. Der Einschmelzungsprozeß schreitet aber nur bis zu einer bestimmten Stelle am Humerus vor, welche näher seinem proximalen Ende gelegen ist; hier macht er in einer ziemlich scharf markierten Linie halt, wie dies Fig. F erkennen läßt.

Das Blastem wird durch fortgesetzte Teilung immer zellenreicher, und so erhalten wir schließlich ein Bild, wie es in Fig. F von einem 15tägigen Regenerationsstadium gegeben ist, wo eine noch völlig einheitliche Zellenmasse den vordern Teil der Regenerationsknospe ausfüllt.

Bald darauf beginnt nun eine Differenzierung in diesem Blastem aufzutreten, wie dies zuerst Fig. H von einem 22 Tage alten Stadium deutlich zeigt. Es läßt sich im Zentrum des ganzen Blastemgewebes ein zapfenartiges Gebilde unterscheiden, welches mit verbreiteter

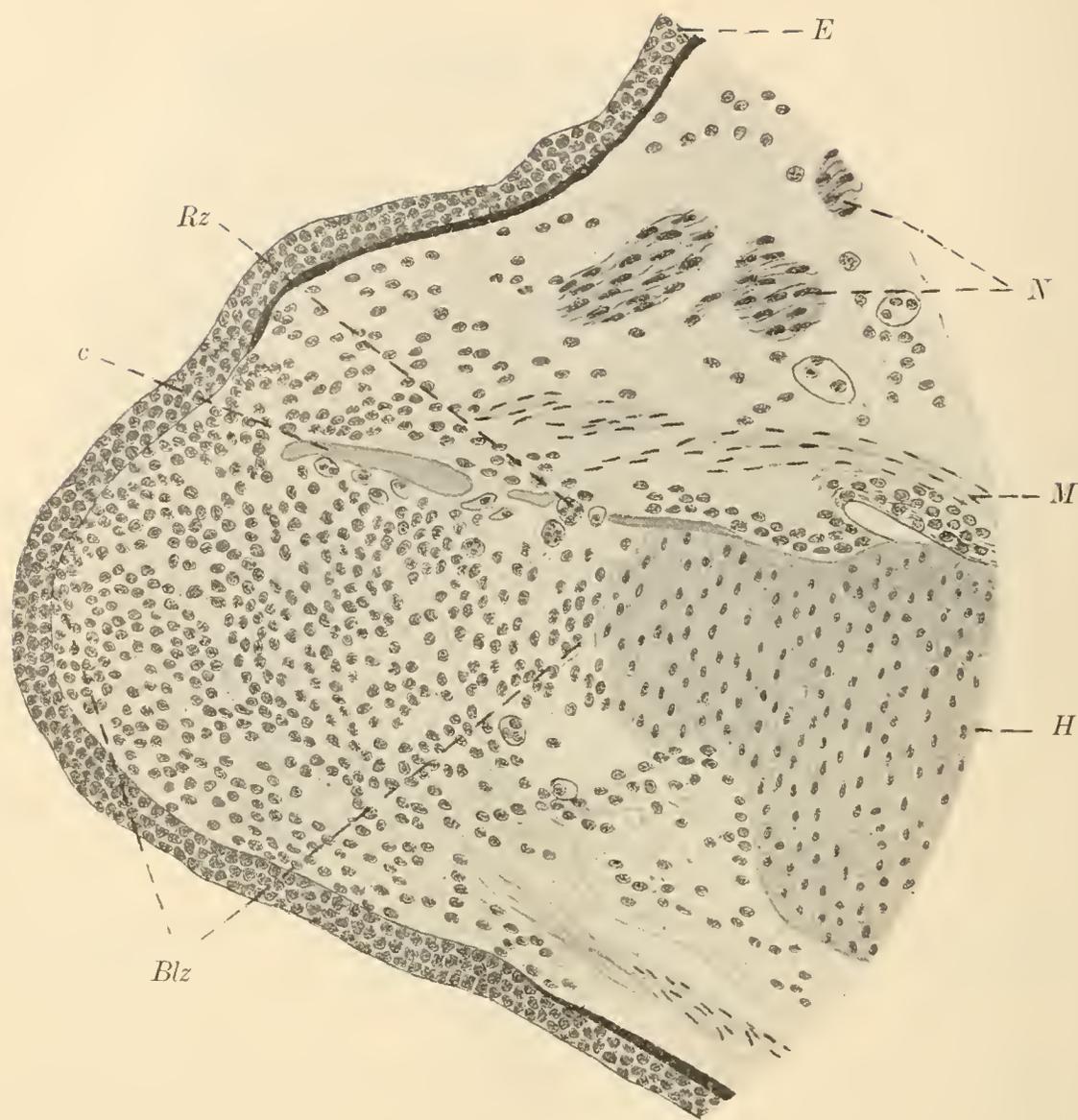


Fig. F.

14 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *c* Corticalis (verknöcherte Rinde). *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv. *Rz* Riesenzellen.

Basis dem Humerusstumpf aufsitzt und nach der Spitze der Regenerationsknospe hin sich verjüngt. Dieser Zapfen ist zusammengesetzt aus sehr zahlreichen dicht gedrängt stehenden reihenförmig angeordneten Zellen. In der Umgebung des Humerusstumpfs, der an dem dorsal gelegenen Teile der verknöcherten Rinde noch die letzten Spuren des Einschmelzungsprozesses erkennen läßt, hat sich bereits neue Knorpelgrundsubstanz ausgeschieden, sie umgibt kappenartig den alten Stumpf, wobei das Periost des Stumpfes unmittelbar in das Perichondrium des neuen Knorpels übergeht.

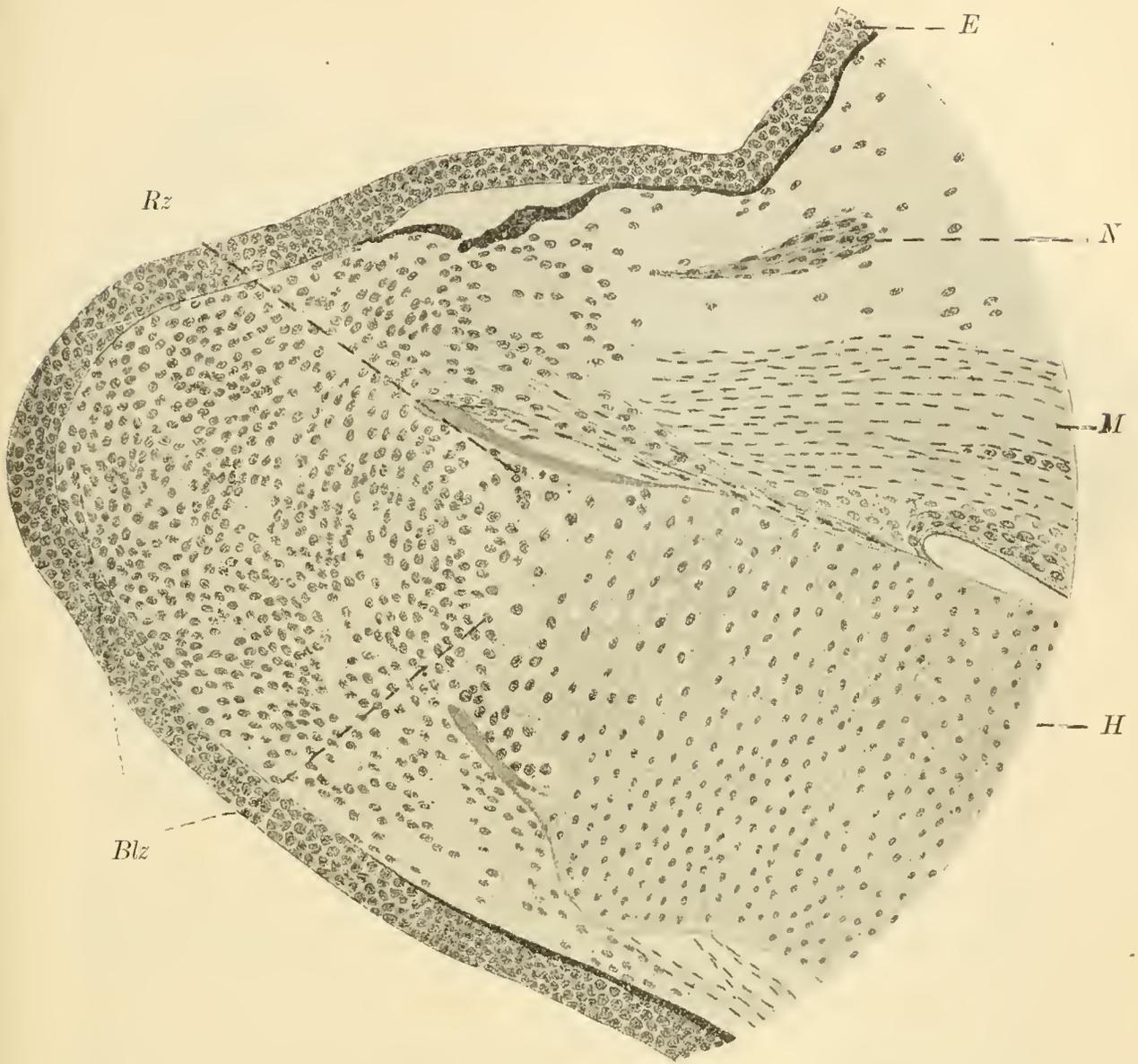


Fig. G.

15 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv. *Rz* Riesenzellen.

Eine derartige Differenzierung des Knorpels aus dem Blastem heraus wird auch von den meisten frühern Autoren beschrieben, nur WENDELSTADT steht auf einem andern Standpunkte. Er hat ja auch schon in dem Blastem diejenigen Elemente gesehen, die den Einschmelzungsprozeß vornahmen, und so liefern seiner Meinung nach jetzt die restierenden Knorpelzellen durch energische Kernteilung neue Knorpelzellen, die alsdann nach vorn vorgeschoben werden und hier die Grundlage des neuen Knorpels abgeben. Von einer so

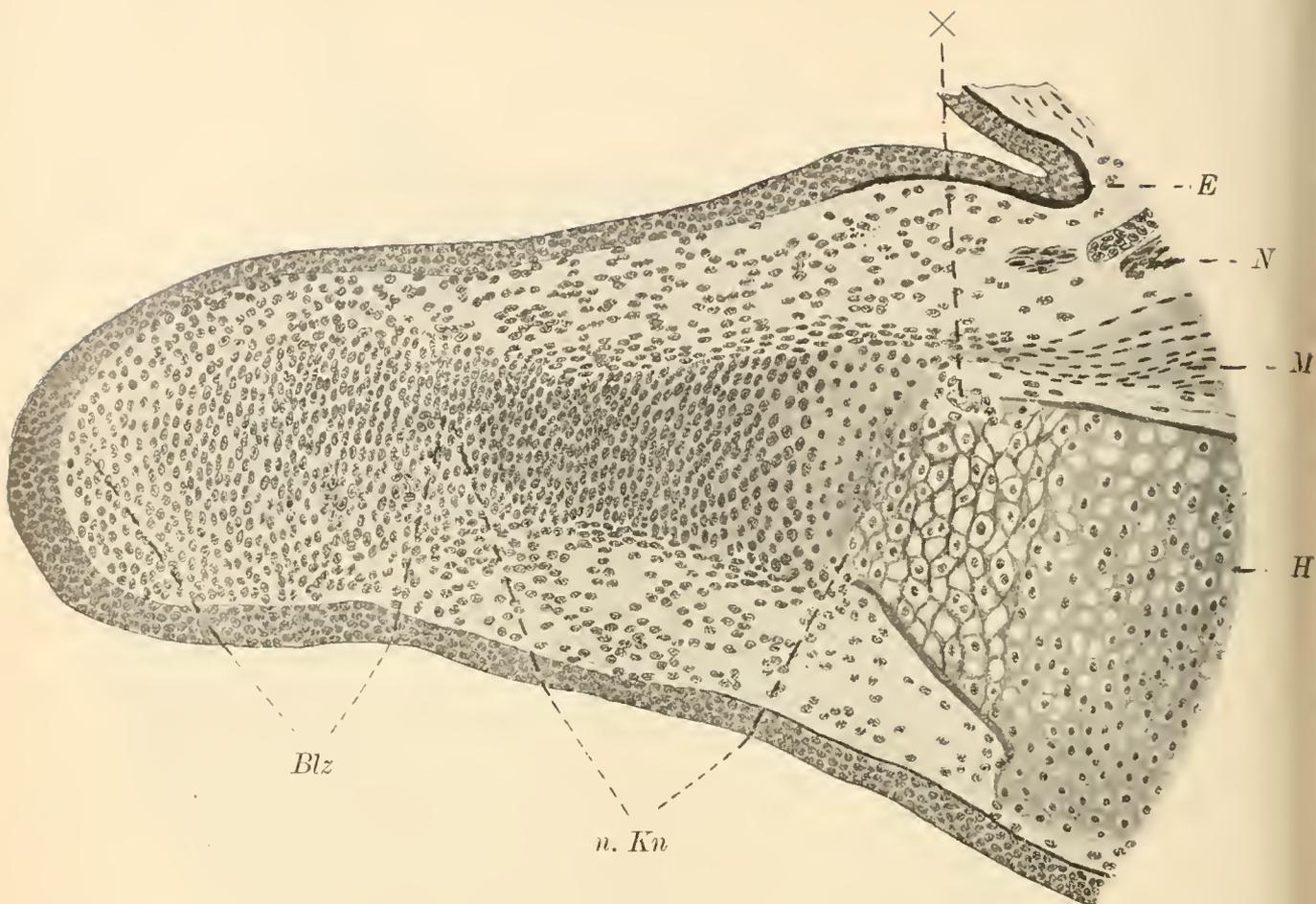


Fig. H.

22 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv. *n. Kn* neugebildeter Knorpel. \times letzte Spuren des Einschmelzungsprozesses.

energischen Teilung der alten Knorpelzellen konnte ich in meinen Präparaten nichts wahrnehmen, dagegen lassen sich innerhalb des Blastemgewebes die geschilderten Differenzierungen sowie die daran sich anschließenden Vorgänge Schritt für Schritt verfolgen. Nach WENDELSTADT'S Auffassung ist auch gar nicht einzusehen, wozu überhaupt die während des Einschmelzungsprozesses stetig fortschreitende Vermehrung des Blastemgewebes dient. Denn die Bildung des Bindegewebes, welche er allein auf Kosten des Blastemgewebes erfolgen läßt, erfordert doch nicht derart viel Material und erfolgt zudem erst später.

Der von mir geschilderte Differenzierungsvorgang entspricht fernerhin durchaus dem ontogenetischen Verlaufe in der normalen Entwicklung. Schon GOETTE sowie FRAISSE haben mit Recht betont, daß die Regenerationsvorgänge des Skelets nur eine Wieder-

holung der ontogenetischen Entwicklung sei, auch da sehen wir ja aus einem Blastem heraus die einzelnen Skeletteile sich differenzieren.

Und endlich spricht auch der fernere Verlauf der Regeneration des Skelets gegen die Auffassung von WENDELSTADT, insofern die weitere Differenzierung des Blastems sich unter genau den gleichen histologischen Erscheinungen abspielt wie die beschriebene erste Differenzierung. Von neuem ordnen sich einzelne Zellen zu Gruppen an, innerhalb derselben scheidet sich Knorpelsubstanz ab, und die Grundlage neuer Skeletstücke ist damit gegeben.

Wie schon erwähnt, stimmen diese Differenzierungsvorgänge mit denen, die wir bei der ontogenetischen Entwicklung sehen, überein. Ich möchte daher meine Befunde nur kurz skizzieren, zumal sie ja die Angaben der frühern Autoren (GOETTE, FRAISSE, STRASSER) bestätigen. Abbildungen dieser Entwicklungsstadien wurden nicht beigegeben, da dieselben bereits von GOETTE in sehr klarer Weise angefertigt sind.

Zunächst tritt von Humerus (Femur) aus eine Teilung in zwei Äste einen radialen (tibialen) und einen ulnaren (fibularen) ein. Beide Äste vereinigen sich distalwärts und strahlen dann in einem spitzen Winkel divergierend in die beiden ersten äußerlich bereits hervortretenden Finger (Zehen) aus. An der Berührungsstelle der beiden Carpal-(Tarsal)Äste differenziert sich nunmehr zunächst das erste Carpale (Tarsale) als Carpale m III (Tarsale tm III) heraus, gleichzeitig kommt es zur Bildung eines dritten Carpal-(Tarsal)Astes, der sich am ulnaren (fibularen) Rande anlegt und von da aus in den nunmehr sich bildenden dritten Finger (Zehe) ausläuft. Der ursprüngliche ulnare (fibulare) Ast wird somit zu einem medialen, so daß nunmehr im Bereich des Carpus (Tarsus) drei Skeletstrahlen vorhanden sind. Die weitere Differenzierung in die einzelnen Carpalia (Tarsalia) erfolgt zuerst distalwärts und schreitet danach proximalwärts fort, wobei die Differenzierung in dem radialen (tibialen) Ast stets der in den beiden andern Ästen vorausseilt. Die Reihenfolge der Differenzierungen in diesen beiden letzten Ästen ist nicht konstant. Unterdessen hat sich vom Carpale u II (Tarsale f II) ausgehend ein weiterer Skeletstrahl aus dem Blastem herausdifferenziert, der in den nunmehr auftretenden 4. Finger (Zehe) eintritt. Damit ist im wesentlichen die Hand ausgebildet; es erfolgen nur noch die Differenzierungen der einzelnen Finger in Metacarpalia und Phalangen. In dem Fuße tritt außer diesen Differenzierungen der Zehen in Metatarsalia und Phalangen späterhin noch vom Tarsale f II

ausgehend ein weiterer Skeletast auf, der zur Bildung der 5. Zehe führt, jedoch sind dann schon alle andern Teile deutlich differenziert.

Alle die gesamten Differenzierungsvorgänge, die im einzelnen zeitlichen Schwankungen unterliegen, verlaufen meist ziemlich schnell, so daß bereits nach 2 Monaten die normale Extremität wieder regeneriert sein kann.

B. Normale Regeneration der vordern Extremität bei erwachsenen Tieren.

Es wurden 105 erwachsenen Tritonen (hauptsächlich *T. alpestris*) eine vordere sowie eine hintere Extremität im Humerus resp. Femur amputiert, so daß über 200 Regenerate zustande kamen, von denen 112 in Schnittserien zerlegt wurden.



Fig. J.

1 Tag altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv.

Hinsichtlich des Verlaufs der Regeneration sei vorweg erwähnt, daß er im wesentlichen mit demjenigen bei den Larven im ganzen übereinstimmt.

Zunächst wird auch hier ein Wundverschluß hergestellt. Die Wundränder haben die Tendenz sich zu nähern und schieben dann von der nunmehr mehrschichtigen Epidermis Zellmaterial vor, um einen Verschluß der Wunde herbeizuführen. Dies gelingt jedoch in vielen Fällen nicht sogleich, da der Humerusstumpf nach dem Amputationsschnitt oft weit aus der Wunde hervorragt. Die Epithelzellen werden dann bis zu demselben vorgeschoben und bilden um ihn einen kleinen Wall. Im Verlauf von mehreren Tagen überziehen

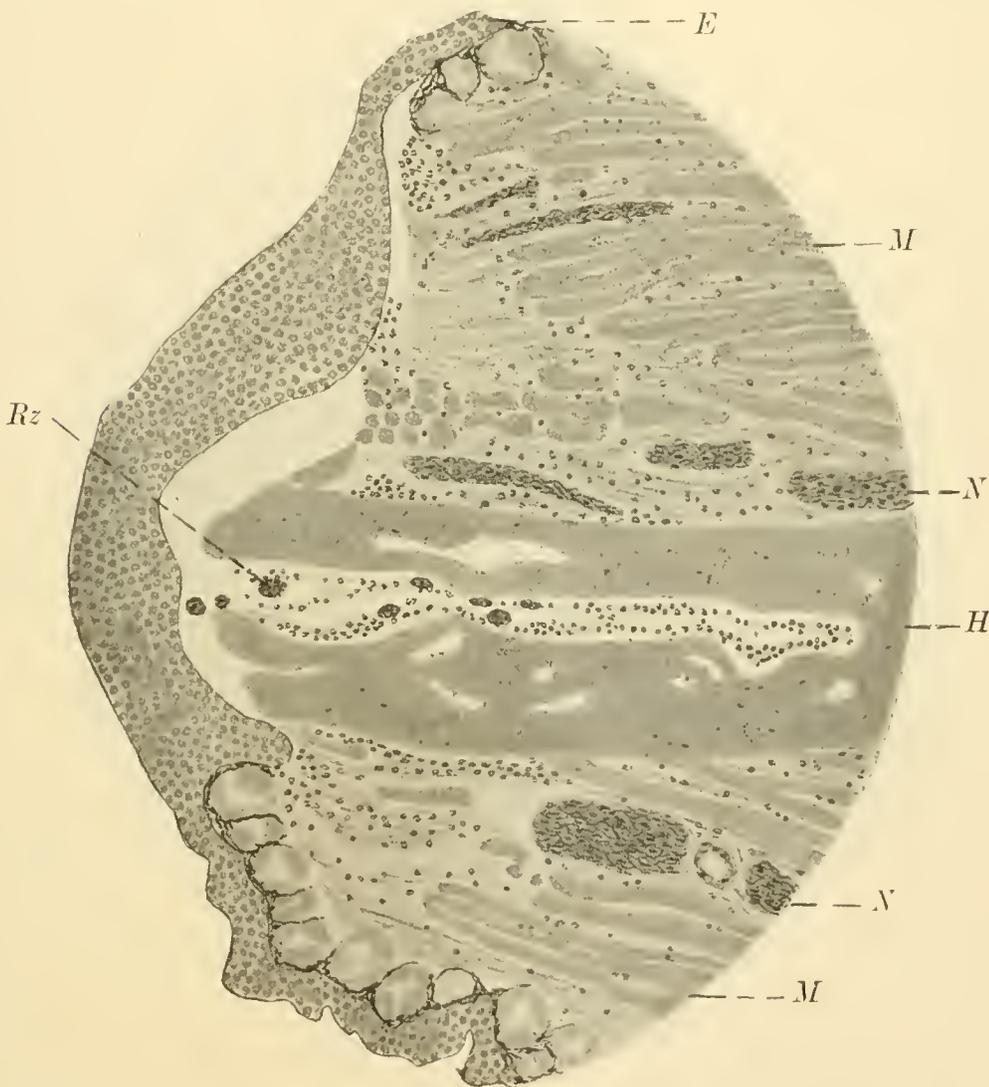


Fig. K.

14 Tage altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vorderen Extremität im Humerus. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv. *Rz* Riesenzellen.

sie dann auch das freie Ende des Humerus, und die Wunde ist vollständig geschlossen.

Diese Vorgänge erläutern die folgenden Figuren.

In Fig. J ist ein 1 Tag altes Stadium abgebildet. Man sieht den Humerusstumpf noch frei aus der Wunde hervorragen. Von den Wundrändern, die sich etwas genähert haben, werden bereits Epithelzellen vorgeschoben, jedoch haben sie noch nicht das freie Ende des Humerusstumpfes erreicht oder gar die Wunde abge-

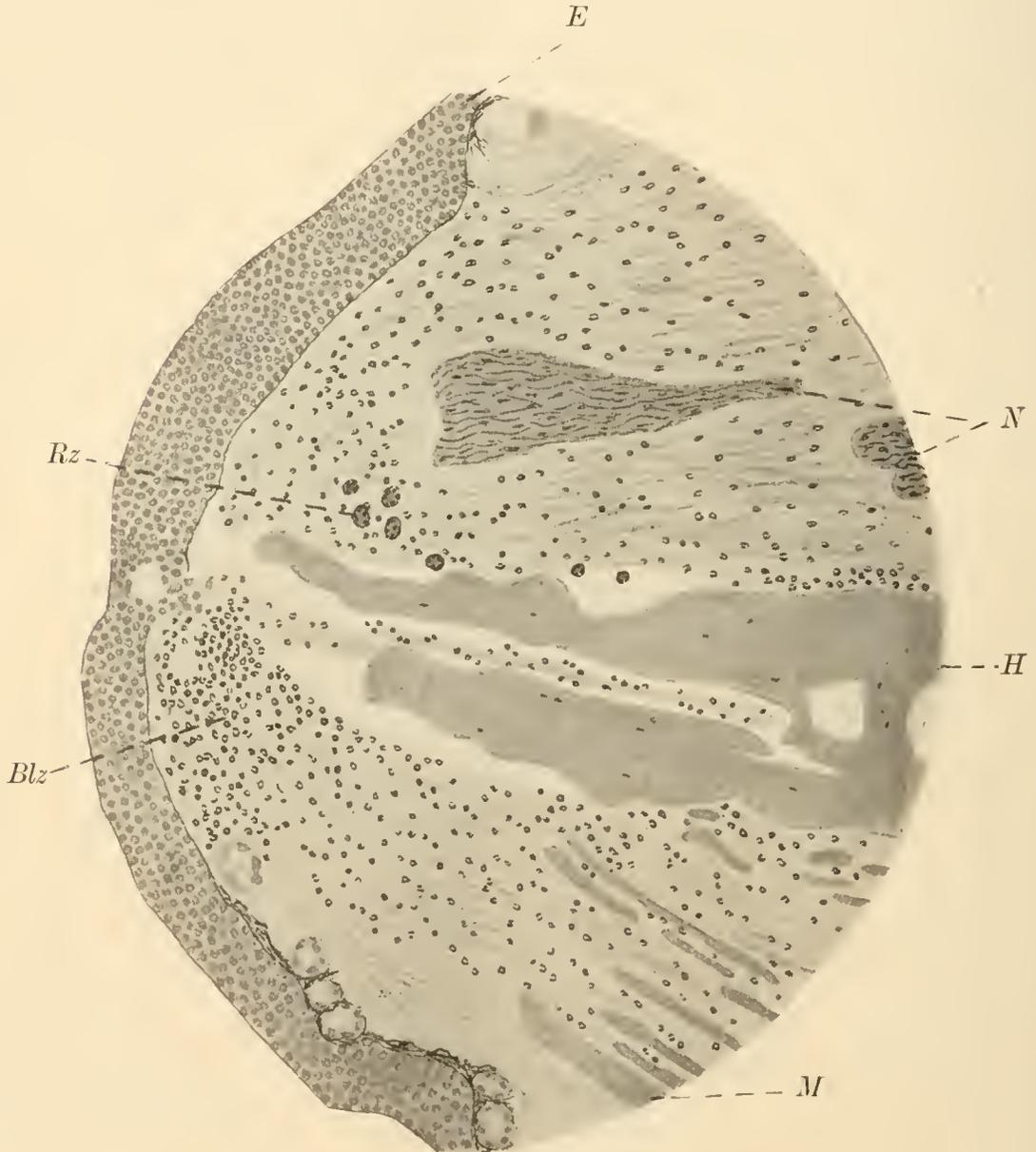


Fig. L.

24 Tage altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *N* Nerv. *Rz* Riesenzellen.

schlossen. Dies tritt meistens erst nach 3 Tagen ein, während bei den Larven schon nach 12 Stunden durchweg ein Wundverschluß erzielt ist.

Im übrigen treten in den ersten Tagen keine wesentlichen Veränderungen auf. Es findet nur eine immer größere Ansammlung von Blutkörperchen in den der Wunde benachbarten Geweben statt, so daß wir ein Bild erhalten, wie es Fig. K von einem 14 Tage alten Stadium wiedergibt.

Der Wundverschluß ist nun durch eine mehrschichtige Epithel-
lage vollständig hergestellt, und zugleich treten jetzt wiederum die charakteristischen Resorptionserscheinungen des Humerusstumpfes auf. In den Markräumen des Knochens vereinigen sich Leucocyten zur Bildung von Riesenzellen, die nun vereint mit einfachen Leucocyten den Knochen angreifen und die durch den Amputationschnitt nicht mehr lebensfähigen Teile abtragen.

Fig. L, ein 24 Tage altes Stadium, zeigt diesen Prozeß bereits in vollem Gange. Man sieht von allen Seiten her Leucocyten sowie Riesenzellen den Knochen angreifen und tiefe Hohlräume in ihn hinein nagen.

Der Einschmelzungsprozeß geht immer weiter, und es kommt oft zur Abspaltung ganzer Partien des Knochens, da die Riesenzellen sowie Leucocyten von allen Seiten her also auch an proximalwärts gelegenen Stellen ihr Zerstörungswerk beginnen und den Knochen angreifen. Hier sehen wir einen Unterschied gegenüber den Larven, wo diese Einschmelzung stets nur vom distalen Ende aus stattfand.

Auch spielt sich der ganze Prozeß bei den Larven ungefähr in 3 Wochen ab, während er bei den erwachsenen Tieren fast 2 Monate dauert. Dies hängt wohl mit dem härteren Material (ausschließlich Knochensubstanz) zusammen, welches bei den erwachsenen Tieren zu zerstören ist und einen stärkern Widerstand leistet als der weiche Knorpel bei den Larven.

Namentlich in Fig. M, die ein 36 Tage altes Stadium zeigt, sehen wir die erwähnte Loslösung kleinerer Knochenpartien deutlich vor uns.

Und so schreitet der Einschmelzungsprozeß weiter fort, bis er schließlich auf einem Stadium, wie es Fig. N etwa zeigt, sein Ende erreicht. Nur noch die letzten Spuren desselben sind durch kleine mit Leucocyten angefüllte Lacunen zu erkennen.

Während diese Einschmelzungsprozesse sich vollziehen, ist aber

nun gleichzeitig wiederum ein Blastem von indifferenten Zellen mit embryonalen Charakter aufgetreten und zwar so unmittelbar und in so massiger Ausbildung, daß es hier vollständig ausgeschlossen ist zu sagen, woher dieselben ihren Ursprung nehmen. Die Zellen haben genau das gleiche Aussehen, wie es schon bei den Larven beschrieben worden ist, sie bilden wiederum die Grundlage für die weitem Differenzierungsvorgänge.

Im Laufe der in den Figg. M u. N geschilderten Stadien nimmt



Fig. M.

36 Tage altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *l. Kn* losgesprengter Knochen. *M* Muskulatur. *N* Nerv.

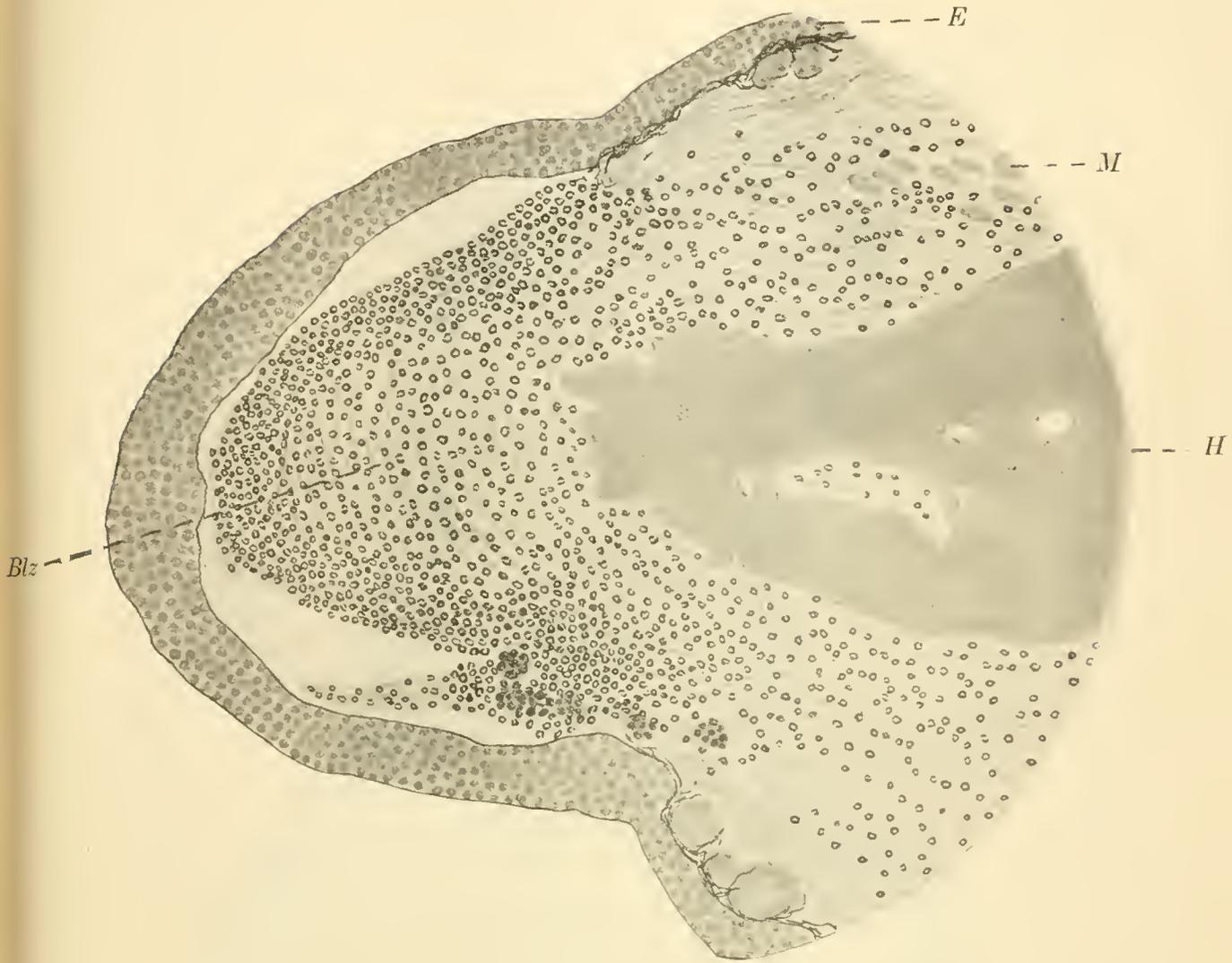


Fig. N.

36 Tage altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur.

das Blastem beträchtlich an Umfang und Zellenzahl zu und schiebt wiederum das äußere Epithel vor sich her unter Bildung einer äußern Knospe.

Das Stadium von Fig. O, ein 59 Tage altes Stadium, zeigt dann wieder die beginnende Differenzierung im Innern des Blastems, und zwar scheiden wiederum zunächst die dem Humerusende am nächsten gelegenen Zellen eine Knorpelgrundsubstanz aus. Fast gleichzeitig treten aber in der Zellenmasse des Blastems neue Mittelpunkte auf, bestehend aus charakteristisch in konzentrischen Lagen geordneten Zellen, in deren Mitte die Abscheidung von Knorpelsubstanz einsetzt. Es wird so das primordiale Skelet gebildet, das dann späterhin ver-



Fig. O.

59 Tage altes Regenerationsstadium eines erwachsenen *Triton alpestris* nach erfolgter Amputation der vordern Extremität im Humerus. *E* Epidermis. *H* Humerus. *M* Muskulatur. *n. Kn* neugebildeter Knorpel. \times Differenzierung des Blastems.

knöchert. Der alte Stumpf wird kappenartig von neuem Knorpel überzogen, und so ist eine innige Verbindung der alten mit den neuen Teilen herbeigeführt. Der weitere Verlauf der Regeneration ist nun derselbe wie bei den Larven, nur tritt hier naturgemäß frühzeitiger die Verknöcherung der einzelnen Teile ein.

Wenn ich nun einen Vergleich meiner Resultate mit denen früherer Autoren anstellen soll, so müßte ich mich bei der Frage nach der Herkunft des Blastems nur wiederholen, da alle frühern Beobachter ebenso wie ich selbst die volle Übereinstimmung der Vorgänge bei den Larven wie bei den erwachsenen Tieren hervorheben. Nur was die Einschmelzung und die weitere Differenzierung des Blastems anbelangt, ist zu erwähnen, daß WENDELSTADT eine andere Ansicht vertritt. Er gibt an, daß wie bei den Larven der Knorpel so nunmehr hier der Knochen von den Zellen des Blastems eingeschmolzen würde, danach aber die Zellen des Periosts sowie die Zellen der innern Auskleidung der Markhöhlen des Knochens, also Osteoblasten, es seien, die durch starke Vermehrung neue Knorpelzellen bildeten. Letztere würden dann von da nach vorn geschoben, um sich in bekannter Weise zu gruppieren. Wiederum ist mit dieser Vorstellung die so überaus massige Entwicklung des Blastems nur schwer in Einklang zu bringen, zumal die Ausbildung desselben namentlich auch in den peripheren Lagen während des Einschmelzungsprozesses energisch fortschreitet, wo also kaum Beziehungen zu diesem letzten Prozeß konstruiert werden können.

Vergleichen wir nun den Regenerationsprozeß der Larven, bei denen es sich um den Wiederaufbau des Skelets im Anschluse an eine noch völlig knorpelige Grundlage handelt, mit dem der erwachsenen Tiere, wo sich derselbe an bereits verknöcherte Teile anschließt, so sehen wir, daß ein prinzipieller Unterschied nicht besteht. In beiden Fällen wird, nachdem die Wunde geschlossen ist, ein Teil des alten Materials durch Leucocyten abgebaut und durch weitere Differenzierung eines in der Zwischenzeit entstandenen Blastems wieder vollständig ersetzt. Mit andern Worten, es findet also eine Wiederholung der ontogenetischen Entwicklung statt, bei der ebenfalls aus einem Blastem heraus zuerst der Knorpel sich differenziert und erst späterhin die Verknöcherung einsetzt. Während also nach dieser Auffassung die Übereinstimmung der Regenerationsvorgänge der Larven sowohl als der erwachsenen Tiere mit der ontogenetischen Entwicklung eine vollständige ist, läßt die WENDELSTADT'sche Auffassung eine solche vermissen. Es ist bei letzterer kaum einzusehen,

weshalb zwei so nahe verwandte Gewebe wie Knorpel und Knochen sich bei ihrer Regeneration so verschieden verhalten sollen, daß im ersten Falle die Knorpelzellen selbst durch Teilung noch imstande wären wieder Knorpel zu bilden, während im zweiten Falle auf Zellen des Periosts sowie auf Osteoblasten zurückgegriffen werden muß, die dann erst wieder Knorpel bilden sollen, während sie doch normalerweise gerade den Verknöcherungsprozeß bewirken.

Ich glaube nun durch den zweiten Teil der Arbeit die hier wiedergegebene Schilderung der Vorgänge wesentlich unterstützen zu können und werde deshalb nach dessen Erörterung nochmals auf diese Regenerationsfragen zurückkommen.

II. Normale Regeneration der vordern Extremität und des Schultergürtels nach vollständiger Exstirpation.

Mit den geschilderten Regenerationsversuchen nach Amputationen war stets eine Verletzung des Knorpels resp. Knochens verbunden, und eine solche wird von vielen Autoren für unbedingt erforderlich gehalten, damit irgend eine Regeneration des Skelets erfolgt. In einer zweiten Reihe von Versuchen, die ich anstellte, versuchte ich eine Klärung dieser Frage herbeizuführen.

Da bei Exarticulationen in den verschiedenen Gelenken eine Verletzung des zurückbleibenden Gelenkkopfes, wenigstens bei jungen zu den Versuchen besonders geeigneten Larven, kaum zu vermeiden ist, sah ich mich genötigt zur Lösung dieser Frage vollständige Exstirpation der Extremität mit Schulterblatt auszuführen.

Bevor ich nun auf meine eignen Versuche dieser Art eingehe, möchte ich wieder zunächst einen Überblick über die Entwicklung dieser Frage geben.

Der erste Forscher, der speziell nach dieser Seite hin Versuche angestellt hat, war wohl PHILIPPEAUX. Er hatte im Jahre 1864 Wassersalamandern ¹⁾ (*Triton cristatus*) und im Jahre 1867 Axolotln ²⁾ die vordere Extremität mit Schulterblatt exstirpiert und konnte danach keine Regeneration derselben beobachten, obwohl er Tiere zum Teil noch über 2 Jahre am Leben erhalten konnte. Aus allen seinen Versuchen zog er den Schluß, daß eine Regeneration von Organen nur dann möglich sei, wenn dieselben nicht vollständig entfernt worden sind.

1) PHILIPPEAUX, J. M., Les membres de la Salamandre aquatique bien exstirpés ne régénèrent point, in: CR. Acad. Sc. Paris 1876.

2) PHILIPPEAUX, J. M., Sur la régénération des membres chez l'Axolotl, ibid. 1867.

Auch FRAISSE ¹⁾ (1885) bestätigt diese Angaben.

Im Jahre 1897 war es dann KOCHS ²⁾, der aufs neue Versuche dieser Art an Salamandern und Tritonen anstellte, und zwar angeregt durch die Ergebnisse der Linsenregeneration letztgenannter Tiere, wie sie die Forschungen von WOLFF, EMERY, VINCENZO COLUCCI, ERIK MÜLLER gezeitigt haben. KOCHS konnte wohl die Angaben dieser Forscher betreffs der Linsenregeneration bestätigen, aber exarticulierte Gliedmaßen zeigten keine Regeneration, sondern nur Wundheilung.

Zu derselben Ansicht gelangte im Jahre 1901 WENDELSTADT ³⁾ auf Grund seiner Versuche an Axolotln und Tritonen, bei denen er den gewiß regenerationsfähigen Tieren an einem Unterarm Ulna und Radius einzeln sowie zusammen unter Schonung des anliegenden Gewebes aufs sorgfältigste entfernte, aber bei gut gelungener Operation nie eine Regeneration des verloren gegangenen Knochens resp. Knorpels erhielt.

Zu positiven Ergebnissen führten zuerst die Versuche der englischen Forscherin ESTHER BYRNES ⁴⁾ an jungen Froschlarven. Sie entfernte in ziemlich jungen Stadien das gesamte Anlagematerial der hintern Extremität und beobachtete danach eine normale Entwicklung der Larven, also vollständige Regeneration der verloren gegangenen Teile. Das Bildungsmaterial der Gliedmaße mußte also von den benachbarten Partien der Bauchwand stammen, die in der typischen normalen Entwicklung mit der Extremitätenbildung nichts zu tun haben.

BRAUS ⁵⁾ hat dann bei seinen Transplantationsversuchen weiterhin auch die Frage der Regeneration einer vollständig exstirpierten Vordergliedmaße berücksichtigt und kam zu folgenden Resultaten. Entfernte er das Anlagematerial der vordern Extremität in einem Stadium, in welchem die Gliedmaßenknospe als kugliges Knöpfchen im äußern Kiemensack gelegen war, so trat keine Regeneration ein. Nur bei noch jüngern Larven, also Stadien, bei denen erst die Extremitätenanlage in Form einer minimalen Mesenchymverdichtung, aber ohne jedes äußerliche Hervortreten vorhanden, regenerierte die Gliedmaße nach Zerstörung dieser Gegend. Im Gegensatz hierzu fand BRAUS bei der hintern Extremität auch noch eine Regenerationsfähigkeit in den ältern Stadien. Er erklärt dieses merkwürdige Verhalten des Blastems der vordern Gliedmasse durch Einwirken formativer Einflüsse und glaubt deren Sitz in der Kiemenregion suchen zu müssen.

1) FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei Wirbeltieren, insbesondere Amphibien und Reptilien, Cassel und Berlin 1885.

2) KOCHS, W., Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49, 1897.

3) WENDELSTADT, Über Knochenregeneration, *ibid.*, Vol. 57, 1901.

4) BYRNES, E. F., On the regeneration of limbs in frogs after the extirpation of limb rudiments, in: Anat. Anz., Vol. 15, 1899.

5) BRAUS, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven, in: Morphol. Jahrb., Vol. 35.

In diesem Zusammenhange zu erwähnen wäre endlich noch eine Arbeit von TORNIER¹⁾, in der er zeigt, daß wohl von einem Stücke des Suprascapulares sowie Coracoids oder Procoracoids eine Regeneration der Extremität erfolgt, aber nicht aus dem zwischen diesen Teilen liegendem Stücke mit der Humeruspfanne.

Meine eignen Versuche wurden an Larven von *Salamandra maculosa* sowie *Triton alpestris* und *Triton taeniatus* ausgeführt. Wie schon zu Anfang dieser Arbeit erwähnt, wurden die meisten dieser Larven im Freien gefangen, weil sie sich dann als besonders widerstandsfähig erwiesen. Was das Alter der Tiere betrifft, so habe ich bei den Larven von *Salamandra maculosa* jüngere Exemplare als bei den beiden *Triton*-Arten benutzt.

Vor Ausführung der Operation wurden die Tiere, indem ich sie 1--2 Minuten lang in Chloroformwasser setzte, betäubt. Nachdem so ihre Muskulatur erschlafft war, brachte ich sie auf eine mit feuchtem Fließpapier überzogene Glasplatte. Die zu exstirpierende Extremität wurde alsdann mit einer Pinzette gefaßt und nach dem Kopf hin gezogen, so daß die Haut in der Schulterblattgegend gespannt wurde. Mit einer scharfen spitzen Schere wurde danach ein etwa 2--3 mm breiter Schnitt senkrecht zur Längsachse des Tieres am hintern Rande der Scapula geführt. Mit einer zweiten feinen Pinzette erfaßte ich dann in dem Spalt zuerst den suprascapularen Teil des Schulterblattes und löste ihn von seiner Umgebung los. Sodann drang ich ventralwärts vor und versuchte das Coracoid und, so gut es ging, das Procoracoid zu lösen, um dann mit einem kurzen Ruck das Schulterblatt samt der Extremität herauszuziehen. Dies gelang nach einiger Übung recht gut, ohne größere Hautpartien zu verletzen. Die Wunde blutete verhältnismäßig wenig, vor allem stand die Blutung in recht kurzer Zeit, noch etwa 3--5 Minuten. Die Larven, die ich immer nach der Operation in etwas kälteres Wasser setzte, erholten sich meist nach etwa 5 Minuten und überstanden somit den großen Eingriff recht gut.

Ich operierte auf diese Weise 170 Tiere und erhielt von ihnen 121 Regenerate, wovon ich 85 in Schnittserien zur weitem mikroskopischen Untersuchung zerlegte. Zwischen den verschiedenen Arten besteht bei der vorliegenden Regenerationsfrage wiederum kein prinzipieller Unterschied, so daß ich mich bei der Beschreibung im

1) TORNIER, G., Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin.

wesentlichen an die Vorgänge bei *Salamandra maculosa* halte, jedoch auch Bilder der beiden *Triton*-Arten heranziehe, da sie manche Einzelvorgänge deutlicher erkennen lassen.

Nach erfolgter Operation macht sich wieder zuerst das Bestreben geltend die Wunde zu schließen, und zwar durch Annäherung der Wundränder aneinander sowie durch Verschieben von Epithelzellen aus der untern Epidermisschicht. Da meist ein größerer Defekt zu decken ist, tritt ein vollständiger Wundverschluß selten vor dem 3. Tage ein. Während dieser Zeit sind in den übrigen Geweben keine Veränderungen erfolgt, nur sieht man nach dem Wundraude hin eine große Anzahl roter sowie weißer Blutkörperchen liegen.

Fig. P, die ein 3 Tage altes Regenerationsstadium wiedergibt, läßt diese Verhältnisse deutlich erkennen. Der bessern Orientierung wegen und um zu zeigen, daß wirklich das ganze Schulterblatt entfernt ist, sind den für diese Regenerationsprozesse in Frage kommenden Zeichnungen zugleich schematische Übersichtsbilder beigegeben, so für dieses Stadium die Fig. Pa. Der dargestellte Schnitt liegt im Bereich des dritten Halswirbels. Sofort ins Auge fallend ist die starke Schrumpfung der linken Körperhälfte, hervorgerufen durch das Fehlen des Schulterblattes mit der an ihm ansetzenden und entspringenden Muskulatur. Am besten erkennt man diese Verhältnisse bei einem Vergleich mit der rechten Körperhälfte. Rechts oben sieht man im Querschnitte das Suprascapulare (*Scp*), von ihm entspringend den Musculus dorsalis scapulae (*Ds*), dessen Ansatz am Humerus außerhalb des Bereichs des Schnittes fällt. Der Humeruskopf (*H*) ist dagegen getroffen und weiter ventralwärts das Coracoid (*C*), an dessen medialem Ende das Sternum (*St*) zu sehen ist. Unterhalb des Coracoids ist im Längsschnitt die Pectoralmuskulatur und zwar die Portio sternalis (*Pst*) und die Portio epicoracoidea (*Pep*) getroffen. Es läßt sich nun deutlich eine Verschiebung des Coracoids nach der linken Seite hin feststellen, der aber hier durch das Sternum ein Einhalt geboten wurde, jedoch in vorhergehenden Schnitten, da wo noch kein Sternum vorhanden ist, eine ganz bedeutende ist.

Zu beiden Seiten des Eingeweidekomplexes sieht man den Musculus sternohyoideus (*Sth*) gelegen, der weiter caudalwärts in den Rectus abdominis übergeht. Auf der operierten Seite zeigt dieser Muskel eine Lockerung seiner Bündel, die einmal infolge der Operation durch das Abtrennen des Schulterblattes, andererseits durch die veränderten Spannungsverhältnisse entstanden sein kann. Ober-

halb und zur Seite dieses Muskels verläuft der Plexus brachialis (*Pl. b*), dessen Endverzweigung auf der operierten Seite deutlich zu erkennen ist. Um diese Nervenendigung ist ein punktierter Kreis gezogen, dessen Ausschnitt in Fig. P stark vergrößert dargestellt ist.

Wie schon erwähnt, stellt also diese Figur ein Stadium dar, in welchem soeben der Epithelverschluß über der Wunde sich vollzogen hat. Die einzelnen Epithelzellen liegen noch wirr durcheinander; zwischen ihnen treten noch größere von roten und weißen Blutkörperchen erfüllte Lacunen auf. Diese Blutkörperchen finden sich ferner zahlreich am Wundrande selbst sowie vereinzelt in dem lockern Binde-

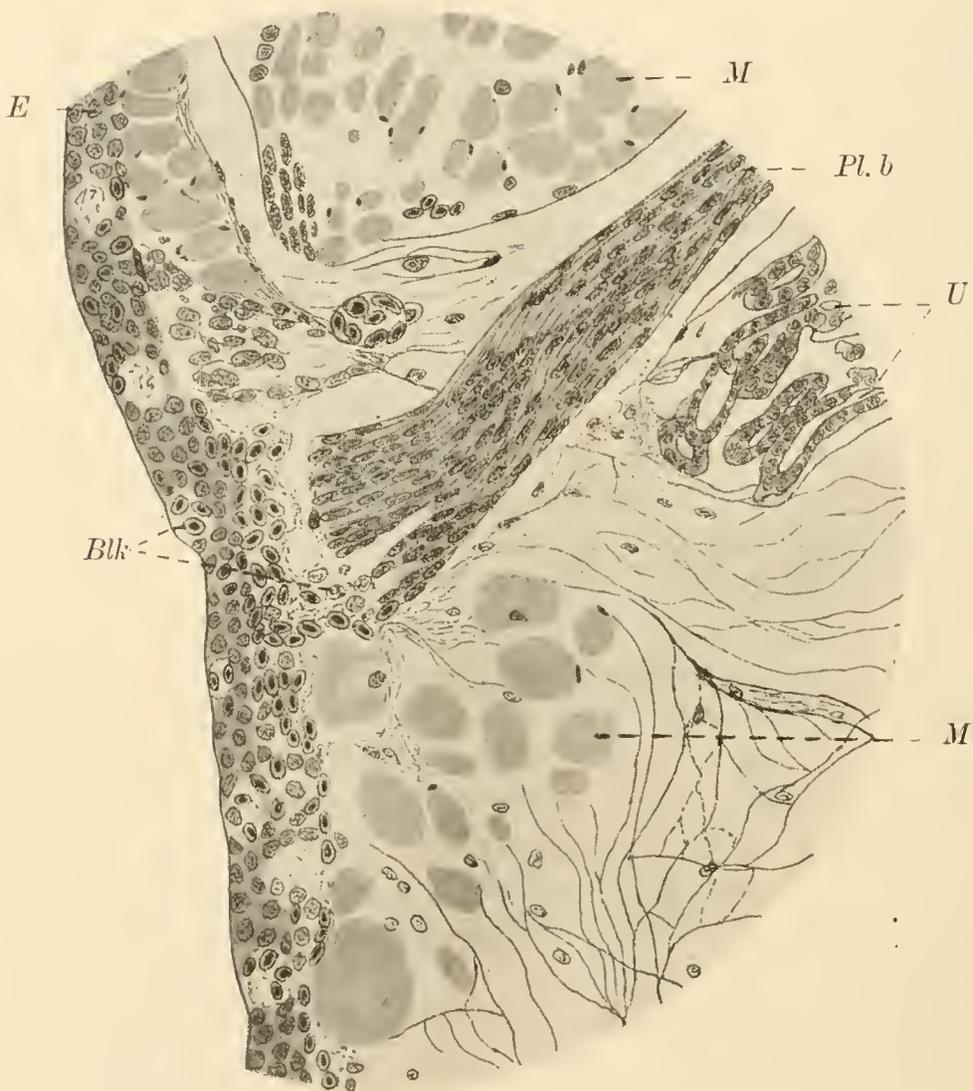


Fig. P.

3 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *Blk* Blutkörperchen. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis. *U* Urniere.

gewebe, welches die Stelle des exstirpierten Schulterblattes eingenommen hat. Die oben angedeutete Lockerung der einzelnen Muskelbündel des Sternohyoideus ist bei der starken Vergrößerung klar zu erkennen, sie kommt durch eine Abrundung der einzelnen Bündel sowie teilweise Degeneration derselben zustande.

Das nächstfolgende Regenerationsstadium ist ausgezeichnet durch den Zusammenschluß der an der Operationsstelle gelegenen Epithelzellen zu einem regelmäßigen mehrschichtigen Epithel sowie durch das erste Auftreten einer Regenerationsknospe. Es sei zunächst in einem schematischen Übersichtsbild in Fig. Qa wiedergegeben. Die Figur stellt einen Querschnitt eines 9 Tage alten Regenerationsstadiums dar. Der Schnitt ist diesmal etwas weiter caudalwärts gewählt als auf dem vorigen Stadium. Demgemäß ist rechts oben das

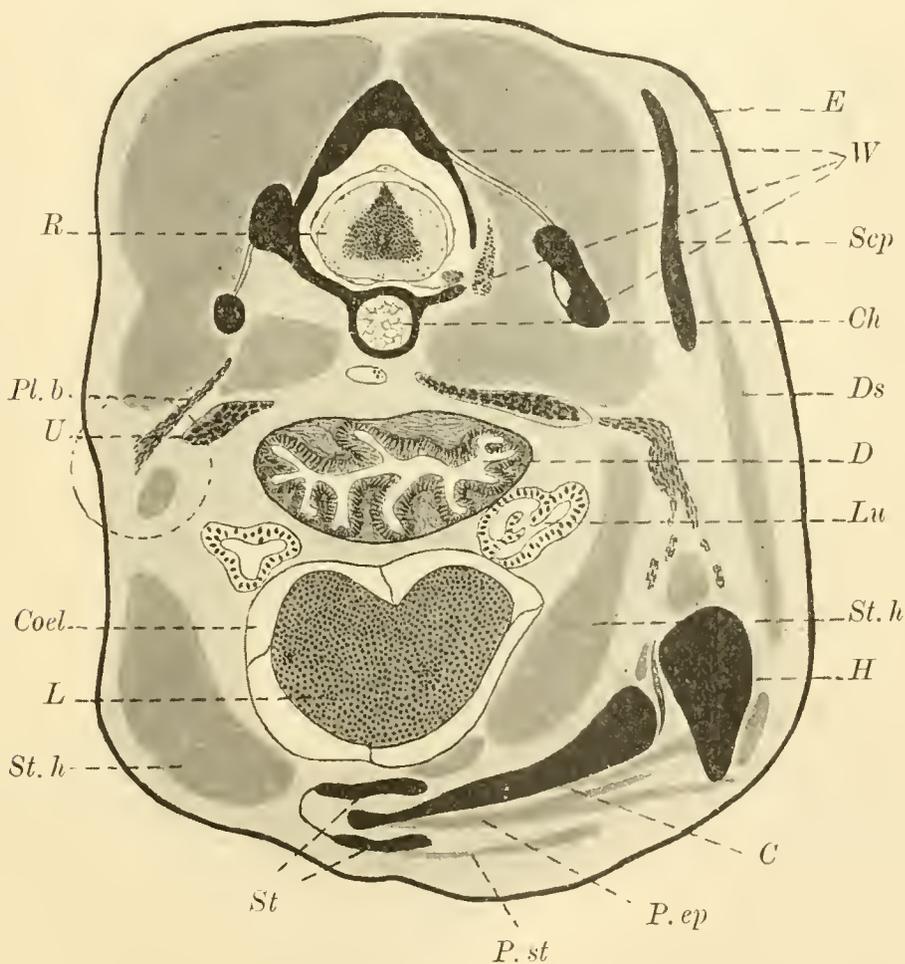


Fig. Pa.

Übersichtsbild zu Fig. P. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *Coel* Cölium. *D* Darm. *Ds* Musculus dorsalis scapulae. *E* Epidermis. *H* Humerus. *L* Leber. *Lu* Lunge. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *P. st* Portio sternalis der Pectoralmuskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *Scp* Suprascapulare. *St* Sternum. *St. h* Musculus sternohyoideus. *U* Urniere. *W* Wirbel.

Suprascapulare sowie der Musculus dorsalis scapulae nicht mehr getroffen; an ihrer Stelle tritt uns der weiter caudalwärts gelegene Latissimus dorsi (*Ld*) entgegen. Ventralwärts sieht man dann den Humerus (*H*), das Coracoid (*C*) und das Sternum (*St*) sowie die schon früher erwähnte Pectoralmuskulatur. Betrachtet man nun die linke operierte Seite, so ist die Schrumpfung, bedingt durch das Fehlen des Schultergürtels mit seiner Muskulatur, noch stärker ausgeprägt als in Fig. Pa. Letzteres wird erklärt durch den Umstand, daß in vorliegendem Falle der größte Teil des Musculus sterno-hyoideus mit entfernt worden ist und nur einzelne Faserbündel zurückgeblieben sind, die aber, um die Verhältnisse im schematischen

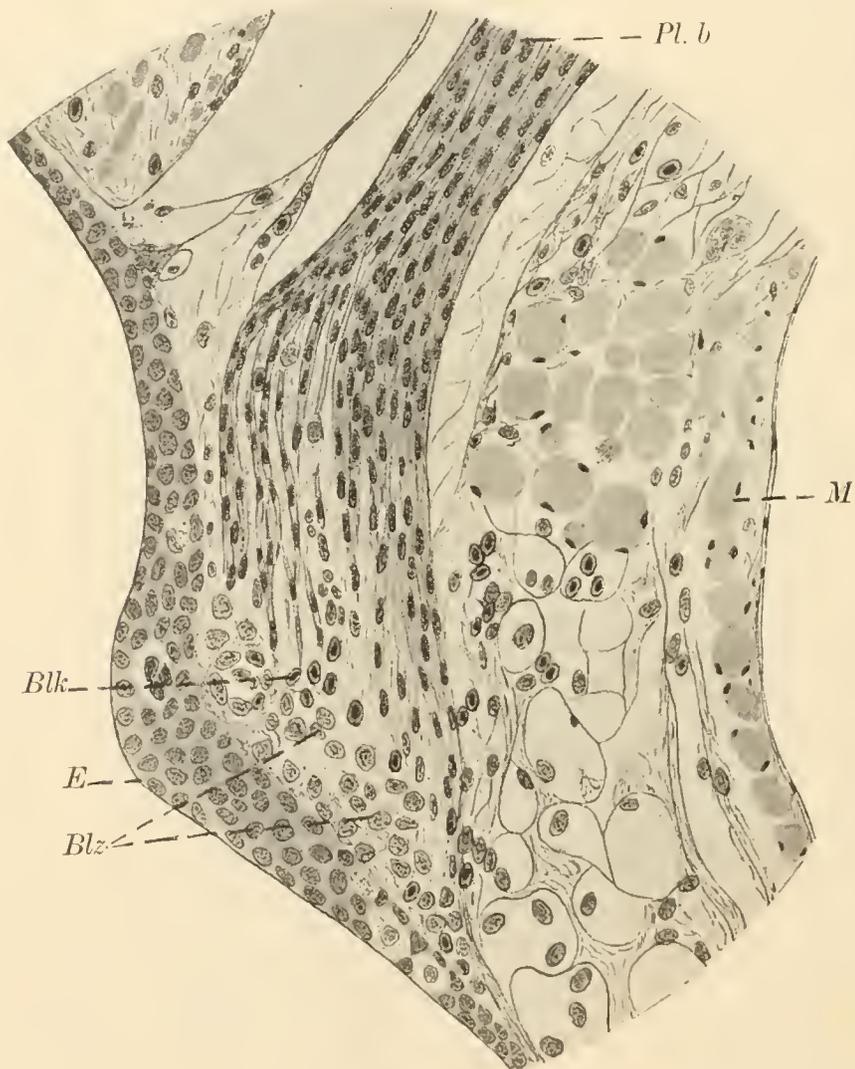


Fig. Q.

9 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *Blk* Blutkörperchen. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis.

Übersichtsbild stärker hervortreten zu lassen, vernachlässigt worden sind. Weiter tritt aber vor allem schon an dem Übersichtsbild deutlich hervor, daß sich gegenüber der Endigung des Plexus brachialis eine kleine Knospe gebildet hat, Verhältnisse, die nun durch Fig. Q weiter erläutert werden sollen. Diese Figur stellt wiederum den

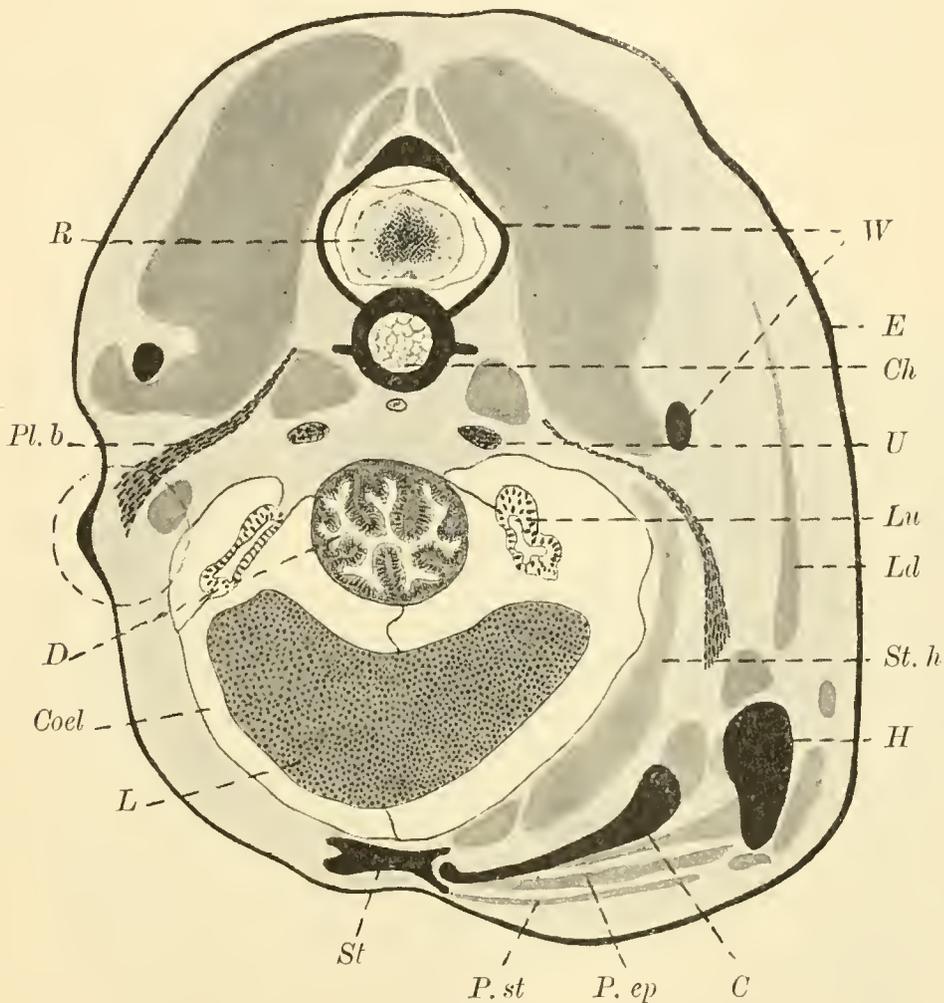


Fig. Qa.

Übersichtsbild zu Fig. Q. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *Coel* Cölo. *D* Darm. *E* Epidermis. *H* Humerus. *L* Leber. *Ld* Musculus latissimus dorsi. *Lu* Lunge. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *P. st* Portio sternalis derselben. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *St* Sternum. *St. h* Musculus sternohyoideus. *U* Urniere. *W* Wirbel.

durch die punktierte Linie gebildeten Kreisabschnitt in Fig. Qa bei stärkerer Vergrößerung dar. Genau an der Stelle, wo der Plexus brachialis mit aufgefaserter Fibrillen endet, setzt die erste Bildung der neuen Extremität in Form einer kleinen Knospe ein. Das Epithel der Knospe ist zweischichtig, zwischen den einzelnen Zellen

des Epithels liegen nur noch vereinzelte Blutkörperchen. Die umliegenden Gewebe zeigen gegenüber dem in Fig. P beschriebenen Bilde fast keine Veränderung. Die Muskelbündel sind ebenfalls abgerundet und zum Teil hauptsächlich ventralwärts in Degeneration begriffen. Das Bindegewebe, das vielleicht nicht ganz so locker ist, zeigt wieder in seinen Maschenräumen Anhäufungen von roten und weißen Blutkörperchen.

Es treten nun ferner in der Knospe die gleichen Zellen von embryonalem Charakter auf, welche wir bereits bei der auf Amputation folgenden Extremitätenregeneration als die erste Anlage des

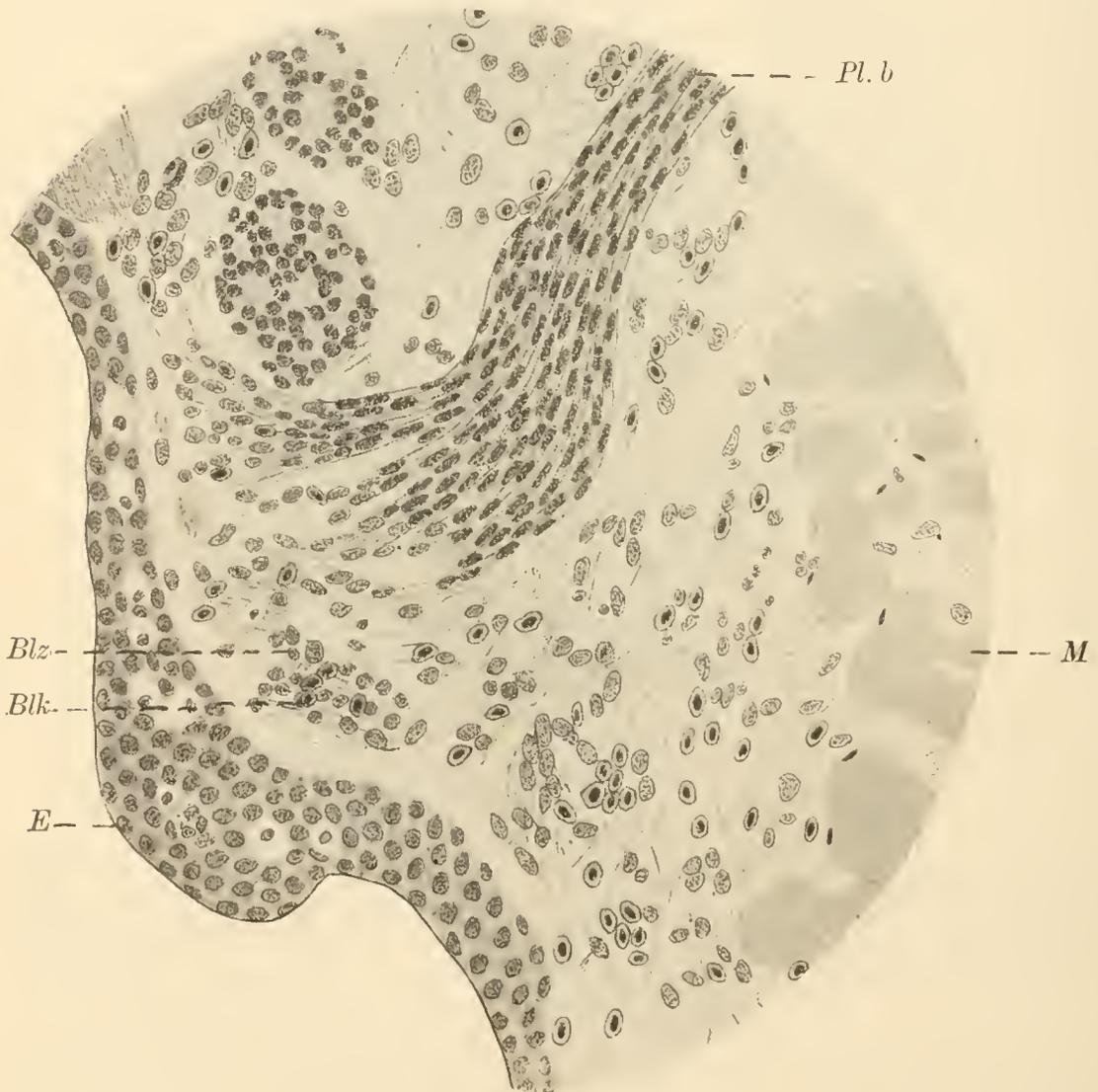
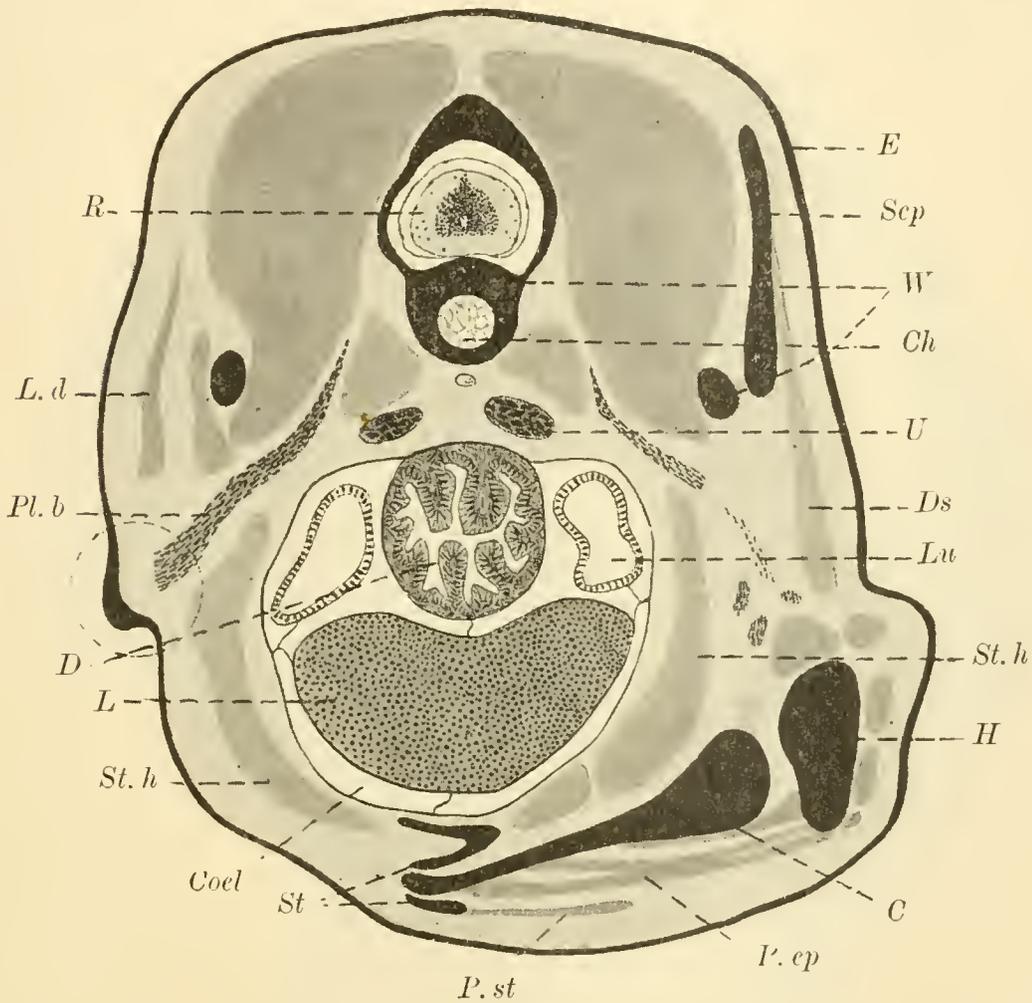


Fig. R.

14 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *Blk* Blutkörperchen. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis.

Blastemgewebes kennen gelernt haben. Sie stimmen im Bau und Struktur mit jenen im ersten Teil dieser Arbeit beschriebenen Elementen völlig überein und bilden auch hier den Ausgangspunkt für das Blastem, aus dem das Skelet der neuen Extremität hervorgeht.

Leider ist es mir auch hier nicht gelungen mit Bestimmtheit



P. st

Fig. Ra.

Übersichtsbild zu Fig. R. C Coracoid. Ch Chorda dorsalis. Coel Cöloium. D Darm. Ds Musculus dorsalis scapulae. E Epidermis. H Humerus. L Leber. L. d M. latissimus dorsi. Lu Lunge. P. ep Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. P. st Portio sternalis derselben. Pl. b Plexus brachialis. R Rückenmark. Scp Suprascapulare. St Sternum. St. h Musculus sternohyoideus. U Urnieren. W Wirbel.

die Herkunft dieser Zellen nachzuweisen. So viel aber steht fest, daß sie weder aus Knorpelzellen noch aus Zellen des Perichondriums resp. Periosts hervorgehen, denn diese Zellarten sind ja nicht hier vorhanden. Es bleiben also nur zwei Möglichkeiten übrig: entweder sind es umgewandelte Leucocyten, oder sie gehen aus Mesenchym-

zellen hervor. Für ersteres spricht vor allem die täuschende Ähnlichkeit dieser Blastemzellen mit den Leucocyten, die ja schon durch Fig. Ca dargelegt wurde; ferner der Umstand, daß Leucocyten in zahlreicher Menge an die betreffenden Regenerationsstellen gewandert sind. Gegen diese Annahme muß man vor allem ins Feld führen,

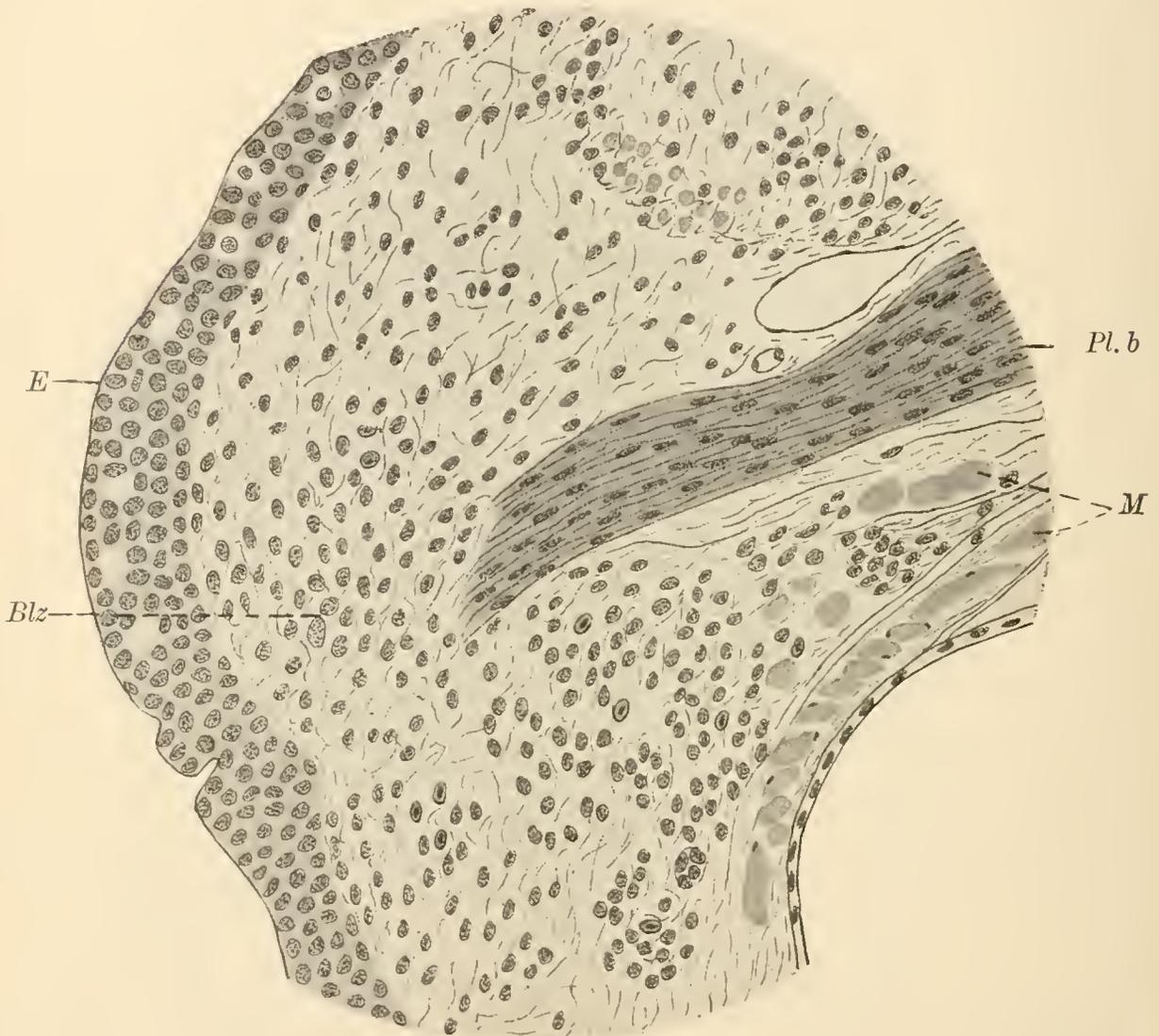


Fig. 8.

24 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis.

daß nach der Ansicht der meisten Autoren, wie MARCHAND¹⁾ in seiner Zusammenfassung (über Wundheilung und Transplantation) zeigt,

1) MARCHAND, F., Wundheilung und Transplantation, in: Deutsche Chirurgie, 1901.

Leucocyten viel zu weit spezialisierte Zellen sind, als daß aus ihnen ein embryonales Blastem hervorgehen könnte. Dies ist leichter verständlich von Mesenchymzellen, die ja noch sehr umbildungsfähig sein können. Da nun auch tatsächlich im Mesenchym hie und da ähnliche Zellen wie die Blastemzellen auftreten, so spricht wohl manches für diese letztere Auffassung, und man kann nur den Einwand machen, ob diese den Blastemzellen gleichenden Mesenchym-

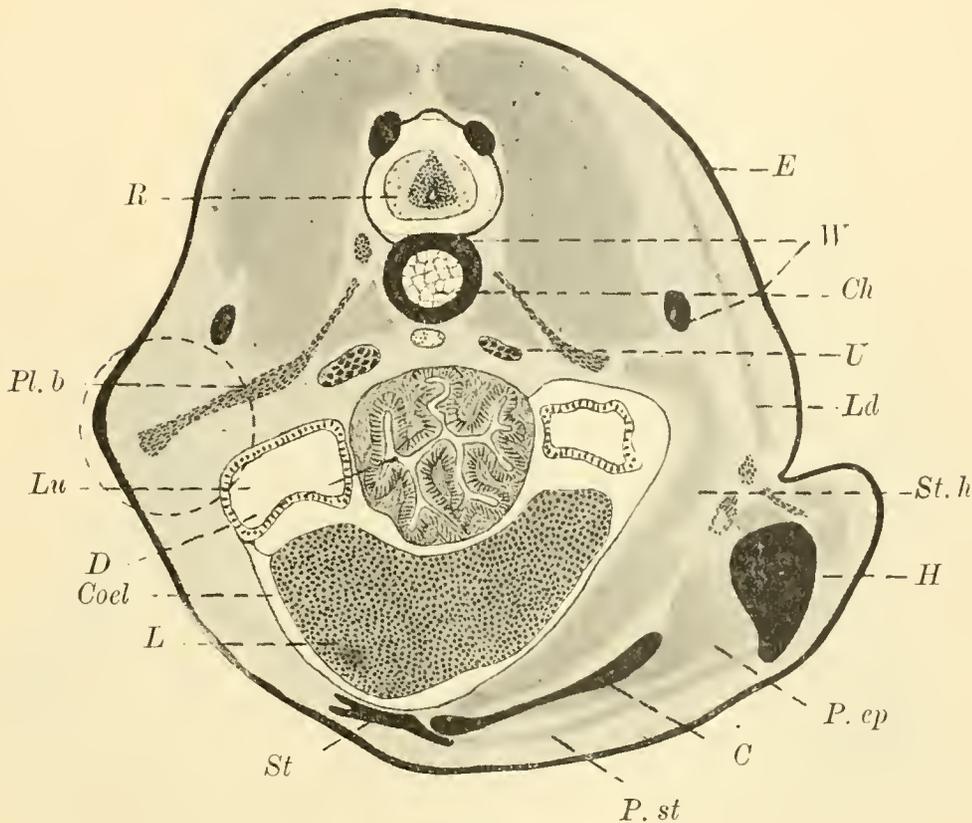


Fig. Sa.

Übersichtsbild zu Fig. S. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *Coel* Cölo. *D* Darm. *E* Epidermis. *H* Humerus. *L* Leber. *Ld* Musculus latissimus dorsi. *Lu* Lunge. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *P. st* Portio sternalis derselben. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *St* Sternum. *St. h* Musculus sternohyoideus. *U* Urnieren. *W* Wirbel.

zellen nicht etwa Leucocyten sind. Dies sind alles aber nur Vermutungen, und ein Beweis ist schwierig zu erbringen.

Zur Charakterisierung des folgenden Stadiums diene zunächst das Orientierungsbild von Fig. Ra. Der dargestellte Schnitt entspricht topographisch ungefähr dem von Fig. Pa. Rechts oben liegt das Suprascapulare (*Scp*) mit dem von ihm entspringenden Musculus dorsalis scapulae (*Ds*), mehr ventralwärts der Humerus (*H*), das

Coracoid (*C*), das Sternum (*St*) sowie die Pectoralismuskulatur. Jederseits dem Eingeweidekomplex anliegend findet sich der Musculus sternohyoideus, der diesmal auf der operierten linken Seite wieder erhalten geblieben ist und nur eine Lockerung seiner einzelnen

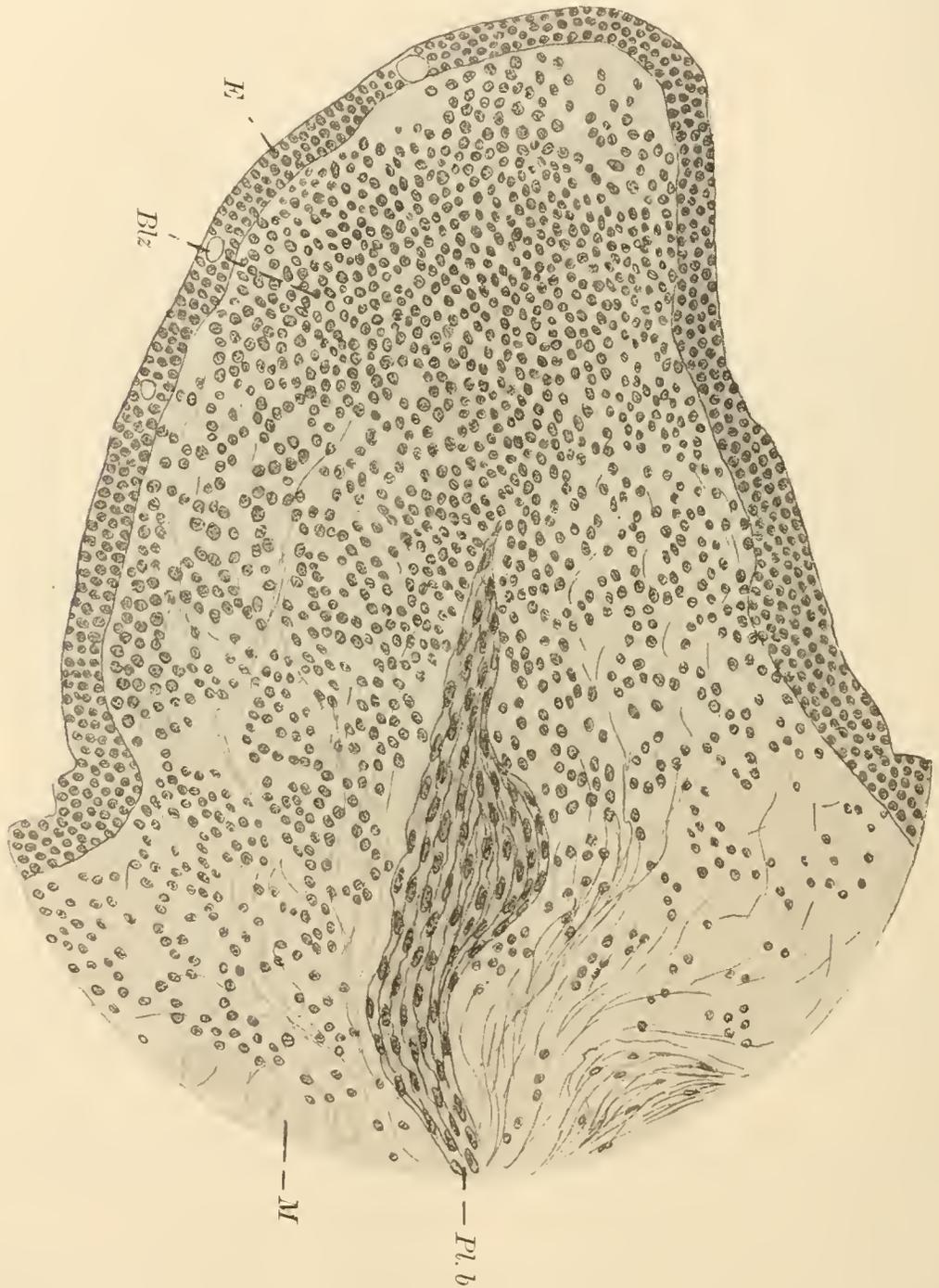


Fig. T.

35 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *Blz* Blastemzellen. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis.

Elemente zeigt. Links oben sieht man einen weitem Muskel im Längsschnitt getroffen. Wahrscheinlich ist dies der Beginn des Latissimus dorsi, der ja unmittelbar auf den Dorsalis scapulae caudalwärts folgt, ja ihn sogar zum Teil noch bedeckt. Vor allem tritt aber nun auf der operierten Seite die Knospe klar als eine nicht unbedeutende Vorwölbung hervor. Wie Fig. R bei stärkerer Vergrößerung im Detail zeigt, ist das überziehende äußere Epithel

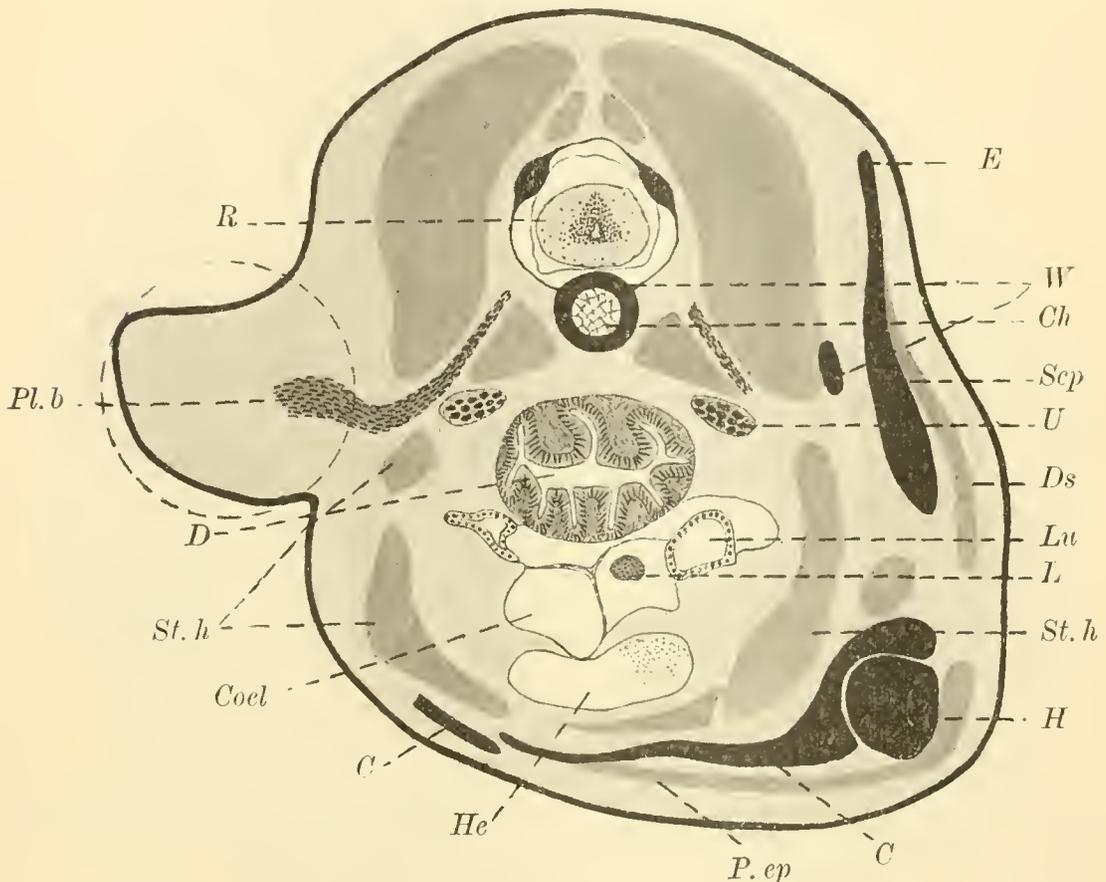


Fig. T a.

Übersichtsbild zu Fig. T. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *Coel* Cölom. *D* Darm. *Ds* Musculus dorsalis scapulae. *E* Epidermis. *H* Humerus. *L* Leber. *Lu* Lunge. *He* Herz. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *Scp* Suprascapulare. *St. h* Musculus sterno-hyoidens. *U* Urniere. *W* Wirbel.

infolge starker Vermehrung der einzelnen Elemente mehrschichtig geworden. Kernteilungsfiguren sind deshalb hier nicht selten anzutreffen. Das Bindegewebe im Innern der Knospé ist etwas straffer geworden, in seinen Maschenräumen liegen wieder Blutkörperchen sowie die beschriebenen embryonalen Zellen, die schon bedeutend an Zahl zugenommen haben, insbesondere im unmittelbaren Bereiche der Knospe.

Die wichtigsten weitem Vorgänge im Innern der Knospe bestehen nun in einer starken Vermehrung der embryonalen Zellen, wodurch schließlich ein Blastem gebildet wird, welches das Gebiet der Knospe konisch nach außen vorwölbt und deren Umfang be-

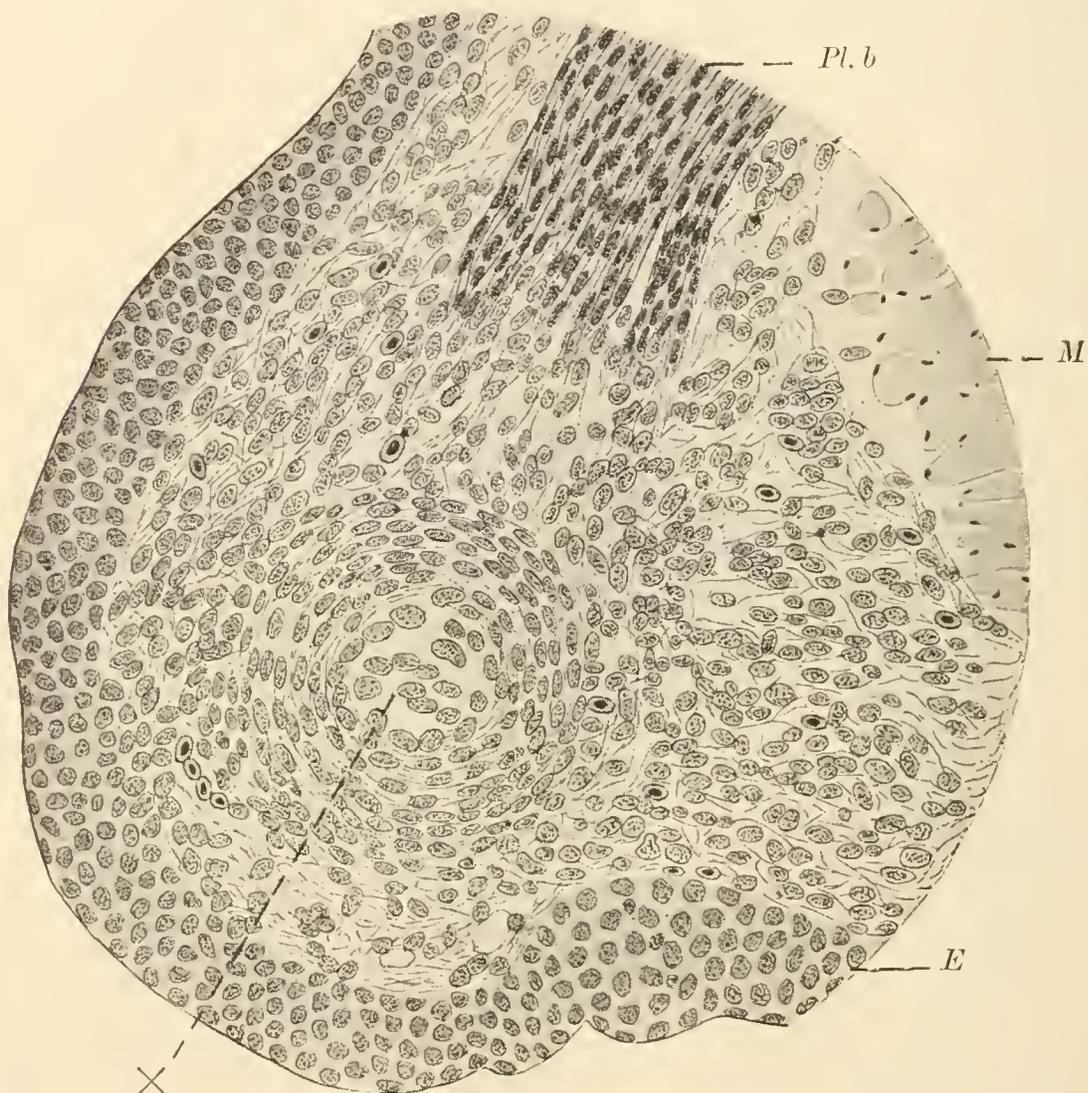


Fig. U.

21 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Triton alpestris* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis. \times Differenzierung des proximalen Humerusabschnittes.

deutend vergrößert. Es zeigen dies die Figg. S u. Sa von einem 24tägigen Altersstadium.

Diese Prozesse schreiten stetig weiter fort. Sie führen, wie Figg. T u. Ta von einem 35tägigen Stadium zeigen, unter sehr beträchtlicher Zunahme des Blastems zu einer schon äußerlich stark

hervortretenden Regenerationsknospe von etwa 1 mm Länge. Histologisch ist von ihr zu bemerken, daß ihr umkleidendes Epithel sich allmählich zu einer regelmäßigen zweischichtigen Epithellage anzuordnen beginnt, daß das Blastem ferner bei zunehmender Zellenzahl

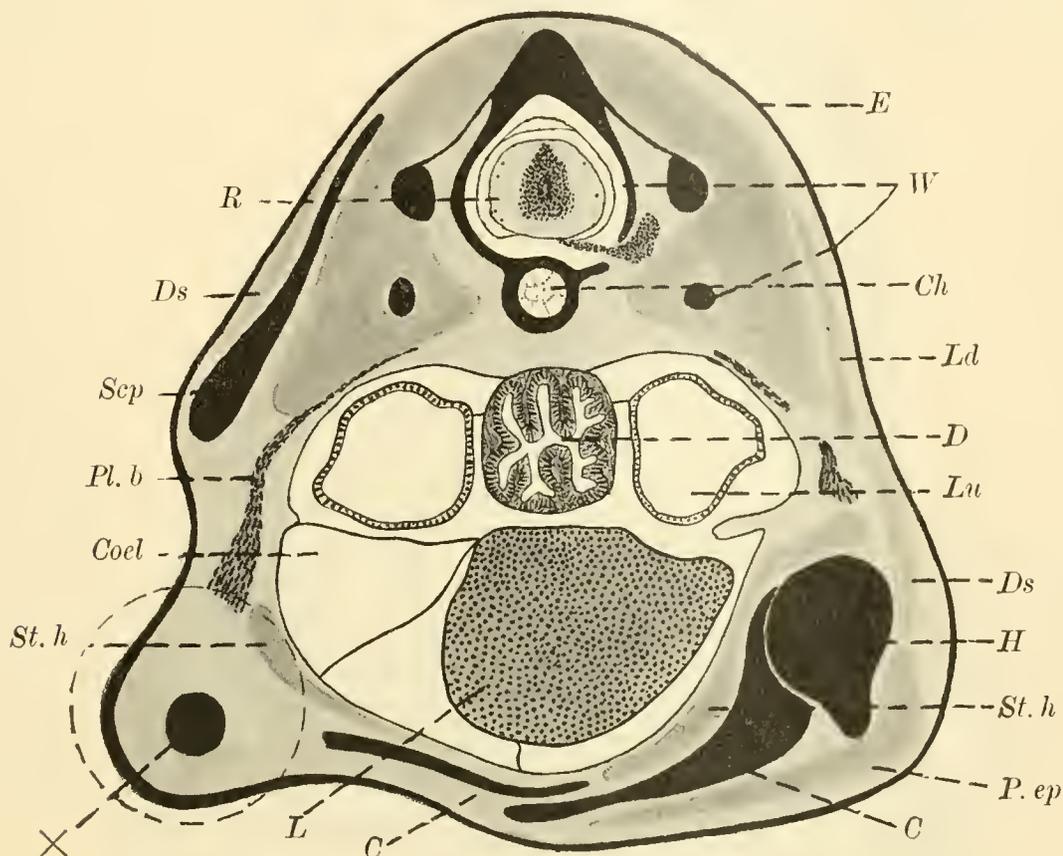


Fig. Ua.

Übersichtsbild zu Fig. U. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *Coel* Cölo. *D* Darm. *Ds* Musculus dorsalis scapulae. *E* Epidermis. *H* Humerus. *L* Leber. *Ld* Musculus latissimus dorsi. *Lu* Lunge. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *Scp* Snprascapulare. *St. h* Musculus sternohyoideus. *U* Urniere. *W* Wirbel. \times neu differenzierter proximaler Humerusabschnitt.

eine Reduktion der dazwischen gelagerten Bindegewebsfasern erkennen läßt.

Hinsichtlich ihrer Lagerung am Körper ist bemerkenswert, daß ihr Sitz nicht der spätern Lage der Extremität entspricht, sondern daß sie beträchtlich dorsalwärts verschoben erscheint und eine Lage gegenüber der Endigung des Plexus brachialis einnimmt. Auf dieses eigenartige Verhalten werde ich noch später bei der Besprechung einer etwaigen Beeinflussung der Regenerationsvorgänge durch das Nervensystem zurückkommen.

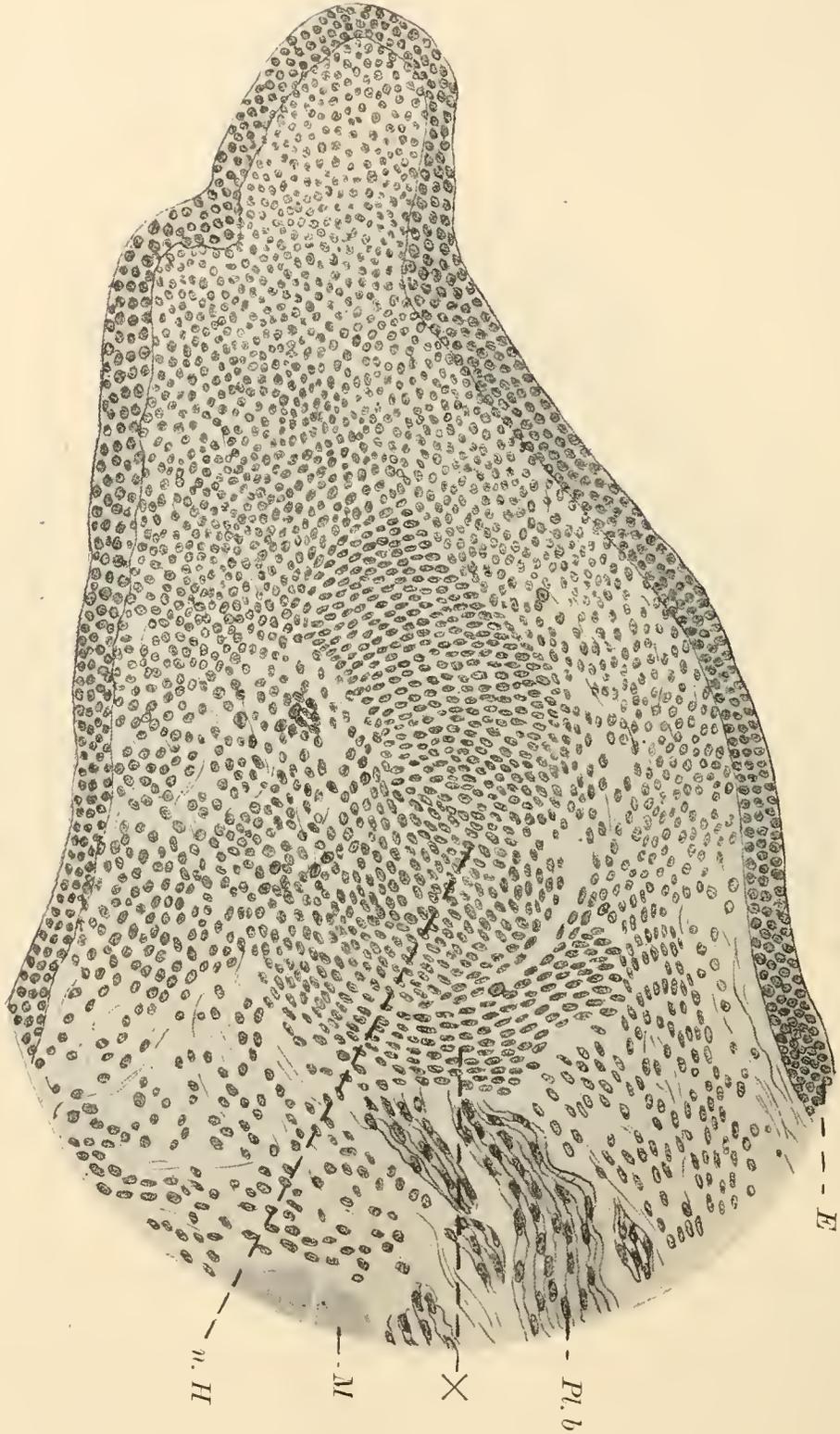


Fig. V.

45 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *n. H* neugebildeter Humerus. *Pl. b* Plexus brachialis. *X* Sförmige Zellenverdichtung des Blastems aus der das Schulterblatt sich differenziert.

Von größerer Bedeutung sind die nächstfolgenden Stadien, insofern auf ihnen sich die erste Differenzierung des Blastems bemerkbar macht, bestehend in einer konzentrischen Gruppierung seiner Elemente in einem Mittelpunkt und einer beginnenden Ausscheidung von Knorpelgrundsubstanz (Fig. U). Es führt dieser Vorgang zunächst zur Bildung des proximalen Humerusabschnittes. Dies alles

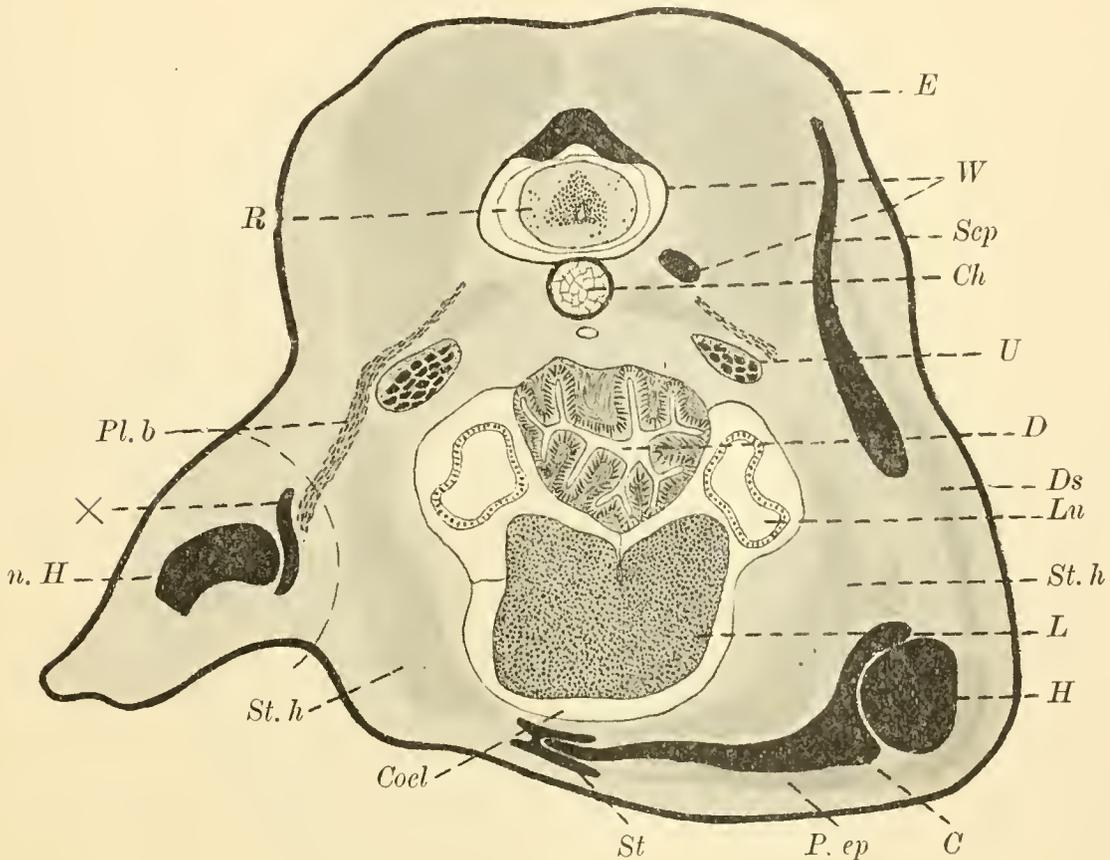


Fig. Va.

Übersichtsbild zu Fig. V. C Coracoid. Ch Chorda dorsalis. Coel Cölo. D Darm. Ds Musculus dorsalis scapulae. E Epidermis. H Humerus. L Leber. Lu Lunge. n.H neugebildeter Humerus. P.ep Portio epicoracoidea der Pectoralismuskulatur. Pl.b Plexus brachialis. R Rückenmark. Sep Suprascapulare. St Sternum. St.h M. sternohyoideus. U Urniere. W Wirbel. X S förmige Zellenverdichtung des Blastems aus der das Schulterblatt sich differenziert.

zeigt deutlich Fig. U. Diese fügt sich insofern nicht ganz in die bisher zugrunde gelegte Reihe ein, als sie ein 21 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Triton alpestris* darstellt, das nicht ganz einwandfrei ist. Wie aus dem Übersichtsbild der Fig. Ua zu ersehen ist, sind nämlich auf der linken Seite bei der Exstirpation Teile des Schultergürtels zurückgeblieben und zwar dorsalwärts das Suprascapulare, ventralwärts ein Stück des Coracoids.

Jedoch ist dies für die Differenzierung des Blastems von keiner Bedeutung, und gerade letztere soll ja gezeigt werden. Doch sei bemerkt, daß ich auch in ganz einwandfreien Serien diese Differen-

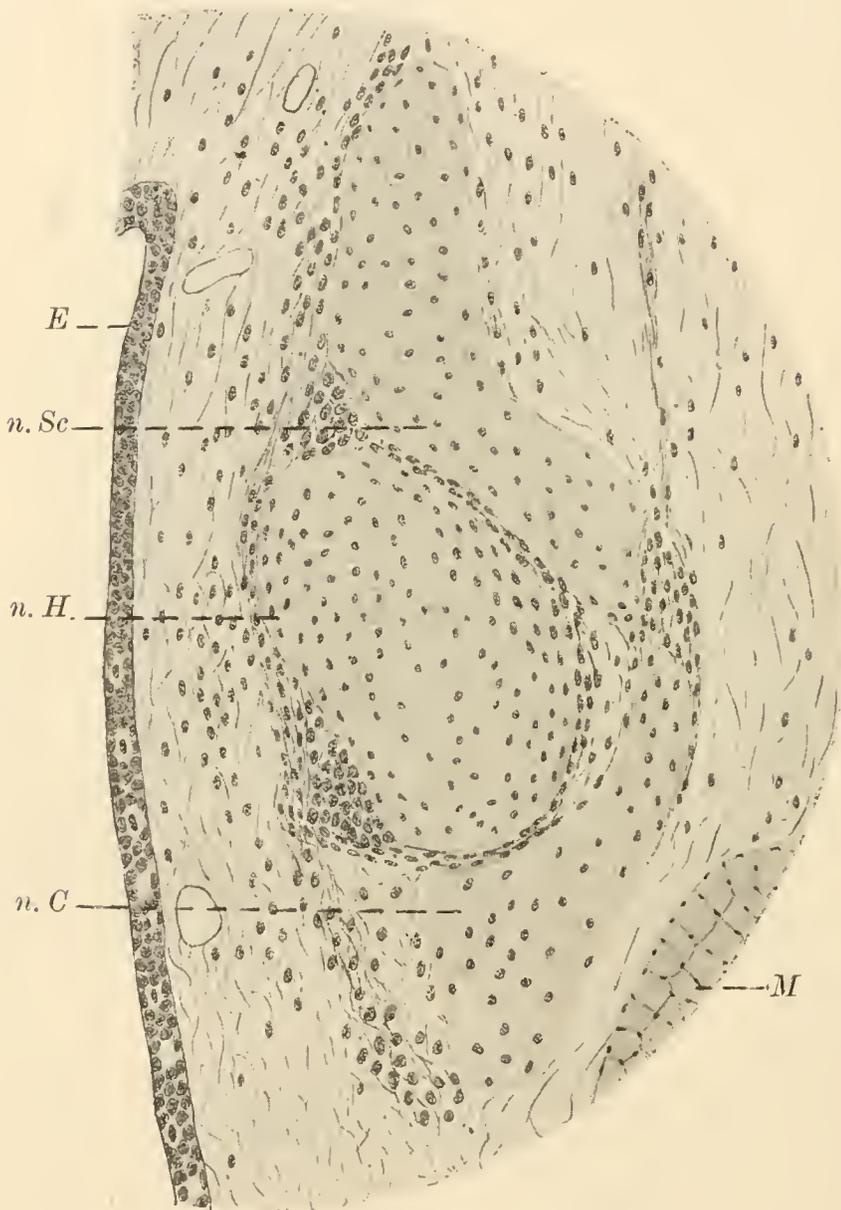


Fig. W.

54 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *n. C* neugebildetes Coracoid. *n. H* neugebildeter Humerus. *n. Sc* neugebildete Scapula.

zierung des proximalen Humerusabschnittes zuerst eintreten sah, nur nicht in so klarer und übersichtlicher Weise, wie dies Fig. U zeigt.

Während nun in dem Blastem der Knospe distalwärts die gleichen weitem Differenzierungen eintreten, wie wir sie bei der

Regeneration nach einfacher Amputation kennen gelernt haben, sehen wir proximalwärts eine besondere Zellenverdichtung eintreten, aus der der Schultergürtel sich differenziert.

Fig. V zeigt uns diese Differenzierungsvorgänge in ihren ersten Anfängen von einem 45 Tage alten Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa*. Man sieht deutlich den Humerus, der

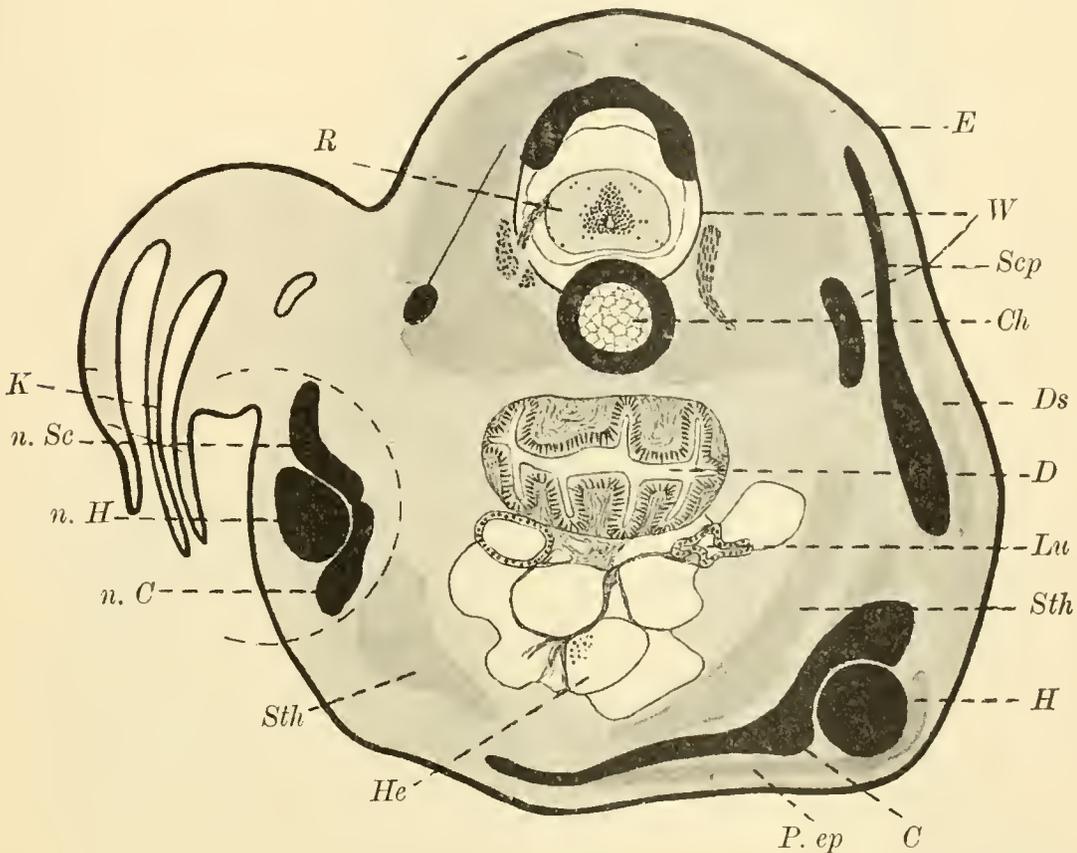


Fig. W a.

Übersichtsbild zu Fig. W. C Coracoid. Ch Chorda dorsalis. D Darm. Ds Musculus dorsalis scapulae. E Epidermis. H Humerus. K Kiemen. He Herz. Lu Lunge. n. C neugebildetes Coracoid. n. H neugebildeter Humerus. n. Sc neugebildete Scapula. P. ep Portio epicoracoidea der Pectoralismuskulatur. R Rückenmark. Scp Suprascapulare. St. h Musculus sternohyoideus. W Wirbel.

distalwärts in die beiden embryonalen Carpaläste übergeht. Proximalwärts von dem Humeruskopf liegt eine fast S-förmige gebogene Zellenverdichtung, und diese ist es, aus der späterhin der Schultergürtel hervorgeht. Wie im einzelnen diese Differenzierungsvorgänge erfolgen, ist außerordentlich schwierig festzustellen, da selbst bei reichlichem Material es kaum möglich ist die betreffenden Stadien zu bekommen. Es erfolgen diese Differenzierungsvorgänge nämlich nicht allein sehr schnell, sondern auch zu ganz verschiedenen Zeiten, und

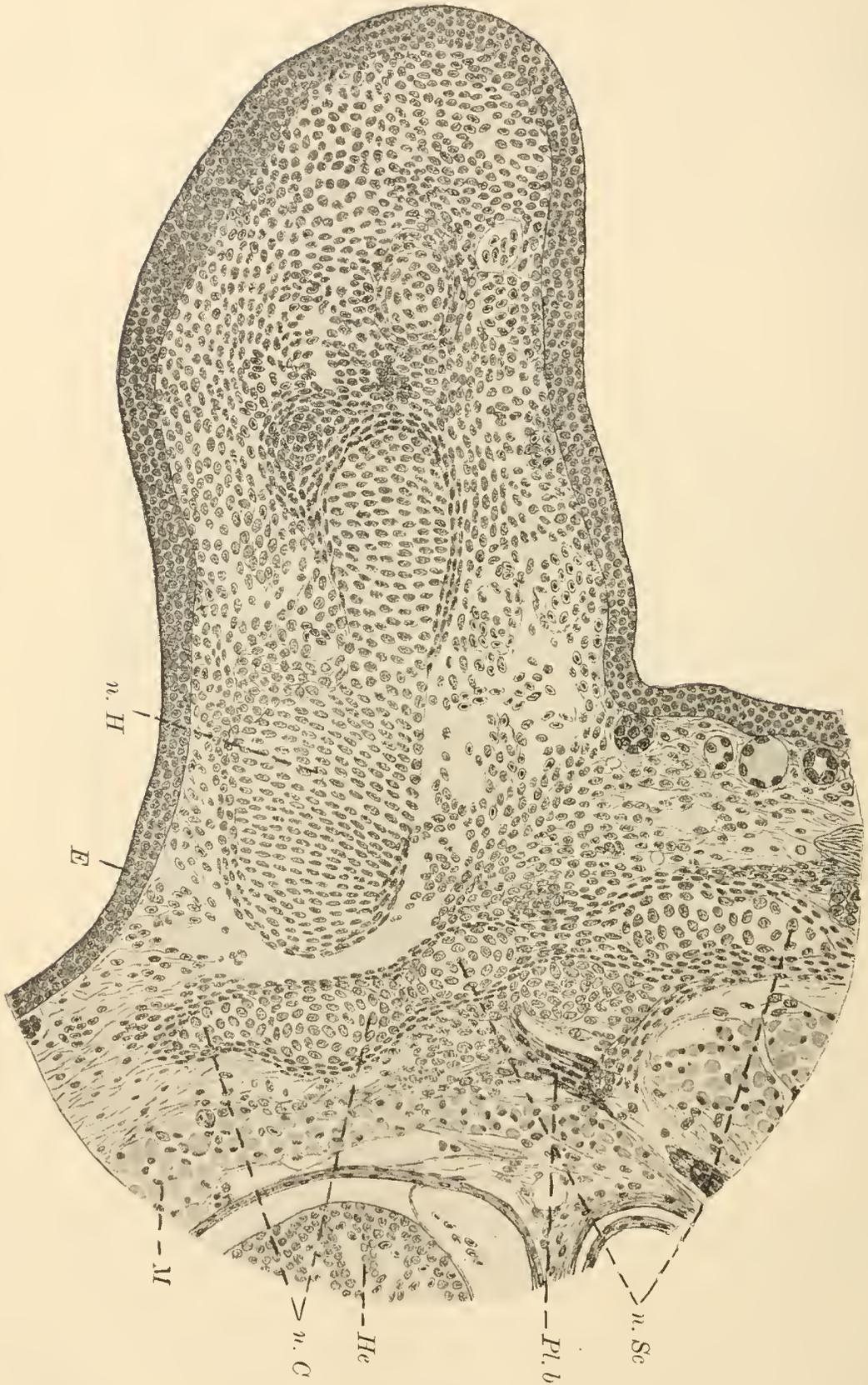


Fig. X.

33 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Triton taeniatus* nach erfolgter Exstirpation der vordern linken Extremität mit Schulterblatt. *E* Epidermis. *M* Muskulatur. *He* Herz. *n. C* neugebildetes Coracoid. *n. H* neugebildeter Humerus. *n. Sc* neugebildete Scapula. *Pl. b* Plexus brachialis.

da man also nicht von der äußern Entwicklung aus auf die innern Differenzierungen schließen kann, ist man beim Konservieren ziemlich dem Zufall überlassen.

Wahrscheinlich finden diese Differenzierungen genau so wie bei der normalen Entwicklung statt. Es würde also zuerst ein Knorpelzentrum in der Scapula auftreten und danach erst im Coracoid und

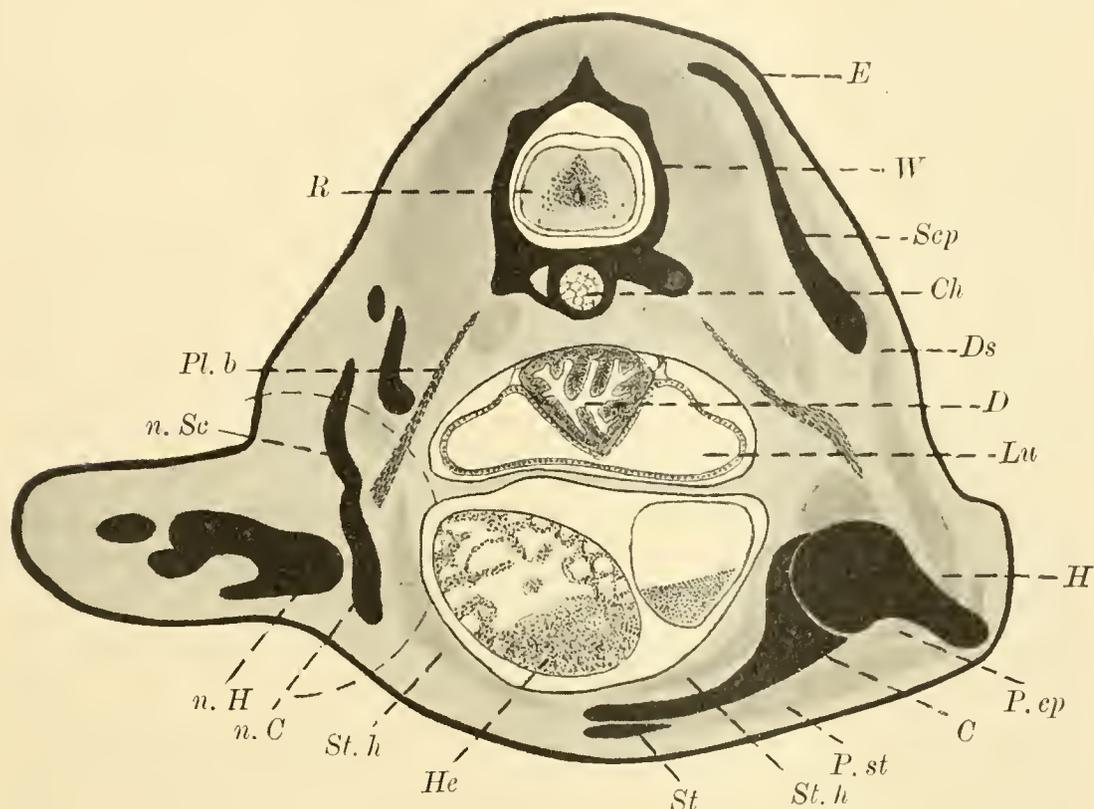


Fig. X a.

Übersichtsbild zu Fig. X. *C* Coracoid. *Ch* Chorda dorsalis. *D* Darm. *Ds* Musculus dorsalis scapulae. *E* Epidermis. *H* Humerus. *He* Herz. *Lu* Lunge. *n. C* neugebildetes Coracoid. *n. H* neugebildeter Humerus. *n. Sc* neugebildete Scapula. *P. ep* Portio epicoracoidea der Pectoralmuskulatur. *P. st* Portio sternalis derselben. *Pl. b* Plexus brachialis. *R* Rückenmark. *St* Sternum. *Scp* Suprascapulare. *St. h* Musculus sternohyoideus. *W* Wirbel.

Procoracoid. Wie schon erwähnt, kann ich jedoch darüber aus den oben angeführten Gründen nichts Bestimmtes aussagen.

Auf den nächsten Stadien war die Differenzierung bereits soweit vorgeschritten, wie dies Figg. W u. Wa zeigen. Sie stellen ein 54 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Salamandra maculosa* dar. Das in Fig. Wa wiedergegebene Übersichtsbild läßt auf der normalen Seite die bereits wiederholt beschriebenen Verhältnisse erkennen. Auf der operierten Seite dagegen sehen wir

noch die Kiemenbogen getroffen. Von besonderer Bedeutung sind die Verhältnisse in dem eigentlichen Regenerationsbezirke. An den auf dem Schnitt getroffenen Humeruskopf schließt sich proximalwärts der Schultergürtel an, bestehend aus zwei Knochenspangen, welche zusammen die Gelenkgrube für den Humerus bilden. Die dorsale Spange ist die Scapula, die späterhin zum Suprascapulare auswächst, die ventral gelegene ist das Coracoid. Bei Verfolgung der Serie nach vorn tritt an Stelle des Coracoids das Procoracoid.

Mitunter treten mehrere Knorpelzentren in einer Knochenspange auf, wie dies beispielsweise Fig. X u. Xa zeigen. Dieselben stellen ein 33 Tage altes Regenerationsstadium einer Larve von *Triton taeniatus* dar. Fig. X läßt bei der stärkern Vergrößerung deutlich im Bereich dieses Schnittes 5 Knorpelzentren im Schultergürtel erkennen. Wie dieselben sich nun auf die Teile des Schulterblattes verteilen, ist schwer zu entscheiden; der Lage nach scheint es, daß die zwei ventral gelegenen dem Coracoid entsprechen, während die drei dorsalen die Scapula darstellen. Die Differenzierung in der freien Extremität befindet sich auf dem Gabelungsstadium.

Der weitere Verlauf der Regeneration ist klar zu ersehen. Die Differenzierungsvorgänge in der Gliedmasse verlaufen genau so wie bei gewöhnlichen Amputationen; die Ausbildung des Schulterblattes erfolgt durch weiteres Auswachsen der vorhandenen Teile. In welchen Zeitraum die definitive Ausbildung erfolgt, kann ich nicht sagen, da ich mein gesamtes Material im Spätherbst konservierte, als die Tiere meist die Metamorphose bereits vollendet hatten. Da während des Winterschlafes irgendeine weitere Ausbildung kaum erfolgt, wie noch bei Besprechung der Faktoren, von denen die Regeneration abhängt, näher ausgeführt werden wird, so werden die Tiere verhältnismäßig lange brauchen, bis sie das verloren gegangene Schulterblatt samt Extremität wieder vollständig ersetzt haben.

Fassen wir nun diese Ergebnisse nochmals kurz zusammen, so sehen wir folgenden Verlauf der Regeneration. Nachdem die Wunde geschlossen ist, tritt gegenüber der Endigung des Plexus brachialis eine Epithelverdickung auf. Unter derselben erscheinen im Mesenchym embryonale Zellen, die sich stark vermehren und das Epithel unter Bildung einer kleinen Knospe vorbuchten. Letztere nimmt bald an Größe zu unter gleichzeitiger Differenzierung eines zellenreichen Blastems im Innern. Durch bestimmte Anordnung der Zellen differenziert sich zunächst in dem Blastem der Humerus. Späterhin

erfolgt proximalwärts die Anlage des Schulterblattes, während distalwärts das Extremitätenskelet sich ausbildet.

Wir sehen also auch hier bei diesem Regenerationsvorgange, genau wie bei dem nach Amputationen, eine vollständige Wiederholung der ontogenetischen Entwicklung.

Bevor ich auf diese wichtige Übereinstimmung eingehe, möchte ich meine Resultate mit denen früherer Autoren vergleichen. Vor allem ist durch diese Befunde der von PHILIPPEAUX aufgestellte und von den meisten Autoren anerkannte Satz „Ein Organ kann nur dann regeneriert werden, wenn es nicht vollständig entfernt worden ist“ widerlegt. Bereits die Resultate der Linsenregeneration bei Amphibien, wie sie COLUCCI, WOLF, ERIK MÜLLER und KOCHS erzielten, zeigten, daß dieser Satz nicht allgemein gültig war, denn sie erhielten nach vollständiger Entfernung der Linse eine Regeneration derselben vom obern Irisrande her. Jedoch alle sonstigen Versuche konnten infolge ihrer negativen Ergebnisse eher als eine Bestätigung des PHILIPPEAUX'schen Satzes gelten, so beispielsweise diejenigen von KOCHS, WENDELSTADT und TORNIER. Diese Autoren nahmen Exarticulationen der Knochen in den verschiedenen Gelenken vor, mußten aber, um ihre Versuche einigermaßen exakt ausführen zu können, erwachsene Tiere nehmen und hatten somit wieder geringere Chancen, da die Regenerationskraft im Alter bedeutend abnimmt.

Was nun die Versuche von BYRNES und BRAUS anbelangt, so können dieselben, ganz abgesehen davon, daß sie teilweise ein negatives Resultat haben, hierfür insofern nicht beweisend sein, als sie auf so jungen Stadien ausgeführt wurden, daß man von der Entfernung eines Organs nicht sprechen kann, da dasselbe noch gar nicht gebildet war. Es ist hier eben an Stelle des zerstörten Anlagekomplexes ein neues Bildungszentrum aus embryonalen Zellen entstanden.

Bei den hier angestellten Versuchen jedoch war die Extremität mit Schulterblatt bereits vollständig ausgebildet, und dennoch ist nach ihrer Entfernung eine vollständige Regeneration erfolgt. Somit ist also der PHILIPPEAUX'sche Satz mit Sicherheit widerlegt.

Vergleicht man den Verlauf dieser Regeneration mit dem nach einfachen Amputationen, so läßt sich eine Übereinstimmung dieser beiden Prozesse untereinander sowie mit der ontogenetischen Entwicklung feststellen. Ein Umstand, der meiner Meinung nach von größter Bedeutung ist und geeignet meine Ausführungen über den

Verlauf der Regeneration nach Amputation wesentlich zu unterstützen, wie es auch von vornherein anzunehmen war, daß die gleichen Gesetze wirksam sind, im vorliegenden Falle also die Neubildungen von demselben Zellmaterial aus stattfindet, nämlich von den Blastemzellen.

Sollte es nun noch gelingen die Herkunft des Blastems nachzuweisen, so wäre damit der wichtigste Punkt, der hier in Betracht kommenden Fragen gelöst; jedoch wird dies mit großen Schwierigkeiten verbunden sein und vielleicht nur durch Beobachtungen am lebenden Objekt zu erreichen sein. Derartige Versuche hat bereits, wie schon erwähnt, METSCHNIKOFF angestellt, ohne jedoch sichere Resultate zu erzielen.

Hier seien noch einige Bemerkungen über die Abhängigkeit der Regenerationskraft vom Alter, Entwicklungsstadium und Artzugehörigkeit sowie über den eventuellen Einfluß von seiten des Nervensystems angefügt. Was die Abhängigkeit vom Alter anbelangt, so haben fast alle Autoren, die sich mit der Regeneration bei Amphibien beschäftigten, auch diese Frage gestreift. Bereits SPALLANZANI zeigte, daß jüngere Tiere (Larven) besser regenerierten als Erwachsene. Zu denselben Resultaten gelangte BONNET, LEYDIG, GOETTE, FRAISSE, BARFURTH und KAMMERER. Letzterer zeigte in einer ausführlichen Arbeit die Abhängigkeit der Regeneration vom Alter und Entwicklungsstadium. Er stellte fest, daß neotenische Urodelenlarven, die noch auf gleichem Entwicklungsstadium sich befanden, in welchem normale Larven sehr rasch regenerieren, eine ebenso geringe Regenerationsgeschwindigkeit wie gleichalterige metamorphosierte Tiere hatten. Im Gegensatz zu SPALLANZANI glaubt KAMMERER, daß die Größe der Species keinen Einfluß auf die Regeneration habe. Auch meine Befunde sprechen gegen SPALLANZANI'S Ansicht, denn die Larven sowohl als die ausgewachsenen Tiere von *Triton alpestris* regenerierten mindestens ebenso schnell wie die der kleinern Species angehörenden Exemplare von *Triton taeniatus*. Aber dennoch läßt sich eine Abhängigkeit der Regeneration von der Artzugehörigkeit feststellen, nur wird sie auf andern bis jetzt unbekanntem Gründen basieren. So wurde auch bereits für die ganze Unterordnung der Anuren durch zahlreiche Arbeiten von verschiedenen Autoren eine geringere Regenerationskraft festgestellt, ja sogar teilweise gänzlich bestritten. Von einem nähern Eingehen auf diese zahlreichen Arbeiten sehe ich ab, da ich eben wegen der geringern Regenerationskraft der Anuren meine Versuche nur bei

Salamandrinen ausführte. Aber auch bei dieser Unterordnung konnte ich eine Abhängigkeit von der Species feststellen, und zwar regenerierten die Larven sowohl als die erwachsenen Tiere der *Triton*-Arten bedeutend schneller als die von *Salamandra maculosa*, wie ja aus meinen Versuchen deutlich zu ersehen ist.

Was nun den Einfluß der Jahreszeit anbelangt, so konnte ich in Übereinstimmung mit den frühern Autoren feststellen, daß das Regenerationsvermögen im Frühjahr am stärksten ist und mit vorschreitender Jahreszeit allmählich abnimmt, um im Winter vollständig aufzuhören, wie dies bereits bei der Schilderung der Schulterblattregenerationen erwähnt wurde.

Schließlich sei der Einfluß des Nervensystems auf die Regeneration noch kurz berührt. Obwohl durch BARFURTH, HARRISON, BRAUS und SCHAPER irgendwelcher Einfluß des Nervensystems auf den Verlauf der Regeneration vollständig bestritten wird, so fehlt es nicht an Autoren, die bei der Ausgestaltung des Regenerats die Anwesenheit des Nervensystems für unbedingt erforderlich halten, wie RUBIN, GODLEWSKI und GOLDSTEIN. Ich habe mich nicht speziell mit dieser Frage beschäftigt, möchte aber nicht versäumen nochmals auf die auffallende Erscheinung, die ich bereits bei der Beschreibung des Verlaufs der Schulterblattregeneration hervorhob, hinzuweisen. Wir sahen dort nämlich gerade gegenüber der Endigung des Plexus brachialis sich die Knospe, aus der die Extremität hervorgeht, bilden, also an einer Stelle, die keineswegs der Lage der spätern Extremität entspricht. Erst durch allmähliches Wachstum rückt die Knospe ventralwärts in ihre richtige Lage, jedoch begleitet vom Plexus brachialis. Durch dieses eigenartige Verhalten könnte man zu der Vermutung kommen, daß hier von seiten des Nervensystems irgendein Einfluß ausgeübt wurde. Ein Beweis dafür könnte nur durch weitere Versuche erbracht werden, in denen man versuchen müßte den Plexus brachialis während der Regenerationszeit auszuschalten.

III. Abnorme Regeneration einzelner Teile der vordern sowie der hintern Extremität, hervorgerufen durch bestimmte Schnittführungen bei Amputation dieser Teile.

Nachdem im vorhergehenden der normale Verlauf der Regeneration nach einfachen Amputationen und vollständigen Exstirpationen des Schulterblattes im einzelnen dargelegt ist, sollen nun verschie-

dene abnorme Regenerate, hervorgerufen durch bestimmte Schnittführungen, behandelt werden.

Von der Anschauung ausgehend, daß die Art der Verletzung einen Einfluß auf die Gestaltung des Regenerats ausübt, wurden diese Versuche von dem Gesichtspunkte aus unternommen, durch geeignete Amputationen einzelner Teile der Extremitäten bestimmte Regenerationszentren zu schaffen und von diesen aus Neubildungen zu erzielen. Insbesondere soll gezeigt werden, inwieweit die Art der Verwundung für die Entstehung abnormer Produkte verantwortlich gemacht werden kann, ferner welche weiteren Faktoren für den verschiedenen Ausfall der Regenerate maßgebend sind, wie es ferner zu erklären ist, daß in den einen Fällen Superregeneration, in den andern Reduktion eintritt. Schließlich sollen die von den verschiedenen Autoren aufgestellten Hypothesen kritisch beleuchtet und es soll auf Grund der Versuchsergebnisse gezeigt werden, inwieweit diese Hypothesen ihre Berechtigung haben.

Bereits SPALLANZANI und BONNET¹⁾ haben abnorme Regenerationen beschrieben. Letztgenannter Autor hat beispielsweise bei einer Versuchsreihe von *Triton cristatus*, welchen Tieren er an der vordern Extremität die 3 Außenfinger schräg amputierte, so daß der 1. Finger allein stehen blieb, 1 Tier mit 4 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 5 Fingern, an der Hand erhalten.

Weiterhin machte im Jahre 1828 SIEBOLD dann darauf aufmerksam, daß die monströsen Extremitäten der Molche in der Regel nicht angeboren, sondern Regenerationserscheinungen seien. Dieser Meinung schloß sich auch DUMERIL²⁾ an, der eine ganze Reihe von abnormen Bildungen, die er in der Menagerie des Naturhistorischen Museums in Paris bei Axolotln fand, in einer übersichtlichen Weise zusammenstellte und beschrieb. Diese Mißbildungen betreffen nicht nur überzählige Finger und Zehen, sondern sogar die ganzen Hände.

GOETTE³⁾ hat bei seinen Regenerationsversuchen gelegentlich auch abnorme Bildungen auftreten sehen. So eine ausgebildete dreifingerige Hand, ferner überzählige Finger und Zehen, welche durch dichotomische Teilungen eines Gliedes entstanden sind.

Während alle bisher erwähnten Beobachtungen meist nur solche von mehr gelegentlicher Natur waren, ging man nun dazu über, diese über-

1) BONNET, Sur la reproduction des membres de la Salamandre aquatique. — Observations sur la physique etc. par ROZIER, 1. Mém., Vol. 10, Paris 1777.

2) DUMERIL, Description de diverses monstruosités sur Axolotl, in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, Vol. 3.

3) GOETTE, A., Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche, Leipzig 1879.

schüssigen Gliedmaßeile experimentell zu erzeugen. Dies gelang fast gleichzeitig und unabhängig voneinander PIANA (bei *Triton* 1894), BARFURTH (beim Axolotl 1894), GIARD (bei *Pleurodeles waltii* und andern Urodelen 1895) und TORNIER (bei *Triton cristatus* 1896).

PIANA¹⁾, dessen Arbeit mir nicht zugänglich war, führte seine Versuche an *Triton cristatus* aus. Er hat im allgemeinen die Regeneration nach Verletzungen studiert und konnte manche mangelhafte Neubildung der verloren gegangenen Teile konstatieren, insbesondere bei ältern Tieren und zwar im Herbst; er betont auch, daß man lange warten muß, um sichere Resultate zu erlangen.

Gleichzeitig erschien nun eine Arbeit BARFURTH's²⁾, in der er auf Grund seiner Versuchsergebnisse die Bildung überschüssiger Gliedmaßeile unter bestimmten Gesichtspunkten zusammenfaßt. Er unterscheidet morphologisch eine wahre Polydactylie von einer falschen resp. rudimentären und der Entstehung nach eine regenerative von einer ontogenetischen. Unter der wahren oder echten Polydactylie versteht BARFURTH eine reine Vermehrung der Fingerzahl; ihr stellt er die falsche Polydactylie gegenüber, bei der es sich um das scheinbare Hinzufügen eines oder mehrerer Finger zu einer normalen Hand durch eine sehr verkümmerte überschüssige Hand handelt; schließlich bezeichnet er die Vermehrung der Phalangen, die man auch als unvollständige Teilung resp. Verdoppelung einzelner Finger auffassen kann, als rudimentäre Polydactylie. Regenerative wie ontogenetische Polydactylie können phylogenetische Reminiscenzen darstellen, aber nur soweit sie der wahren und eventuell der rudimentären angehören. Die falsche Polydactylie dürfte in der Mehrzahl der Fälle auf Regeneration resp. Superregeneration zurückzuführen sein.

BARFURTH hatte als Versuchstiere neben *Triton taeniatus* und den Larven von *Rana fusca* im wesentlichen Axolotl benutzt, da diese Tiere mit ihrer erstaunlichen Produktivität sich besonders für die Erzielung derartiger abnormer Regenerationen eignen. Was nun die Ausführung der Versuche anbelangt, so hat BARFURTH dieselben auf Grund theoretischer Erwägungen und eigener Beobachtungen angestellt. Er sagte sich, daß nach der WEISMANN'schen Idioplasmatheorie „die Regeneration in dem Maße komplizierter wird, also auch zu fehlerhaften Variationen geneigter sein wird, je weiter central die Amputation erfolgt.“

Ferner hatte er bei frühern Versuchen über die Regeneration des Amphibienschwanzes gesehen, daß das Produkt der Regeneration von der Art der Operation abhängig war.

Von diesen beiden Gesichtspunkten ausgehend, operierte BARFURTH seine Tiere. Die quere und schräge Amputation in verschiedener Höhe führten bei den Tritonen sowohl als bei den Larven von *Rana fusca* zu

1) PIANA, Ricerche sulla polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritoni e sulle code supernumerarie nelle lacertole, in: Ric. Lab. Anat. norm. Roma, Vol. 6, 1894.

2) BARFURTH, D., Die experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßeile bei den Amphibien, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 1, 1894.

keinem Ergebnis, denn stets wurden die verloren gegangenen Teile wieder normal ersetzt. Nur bei einer Versuchsreihe von 14 Axolotln, denen die rechte Hand über dem Carpus quer amputiert war, trat zweimal die Bildung von 5 Fingern und einmal von nur 2 Fingern ein; ferner wurde bei einer weitem Versuchsreihe von 6 Axolotln, denen beide vordern Extremitäten im Humerus amputiert waren, bei 2 Tieren je eine fünf-fingerige Hand erzielt. Diese wahre Polydactylie deutet BARFURTH als atavistische Bildungen.

Weiterhin beobachtete BARFURTH, daß es beim Axolotl nach Verletzung der Extremitäten durch die Kiefer der Genossen zu ganz abnormen Bildungen kommt, wie speziell zu doppelten Händen.

Auf Grund dieser Beobachtung war es sehr wahrscheinlich geworden, daß die Beschaffenheit der Wunde das auslösende Moment für die Regeneration solcher Monstruositäten bildete, und so operierte BARFURTH nochmals 12 Axolotl in der Weise, daß er nach querer Amputation des Carpus einen tiefen Einschnitt durch Radius und Ulna hindurch machte. Er erhielt auf diese Weise in einem Falle wieder eine Hand mit 5 Fingern und in 4 Fällen eine normale und eine überschüssige rudimentäre.

Nach diesem Versuch bestand nun kein Zweifel mehr, daß die Art der Verwundung die auslösende Ursache für superregenerative Produkte ist. BARFURTH erklärte dies damit, daß durch die erwähnte Schnittführung gewissermaßen 2 Regenerationszentren geschaffen wurden, von denen aus die Neubildung erfolgte. Bleiben diese Zentren getrennt, so erfolgt die Bildung überschüssiger Gliedmaßen, fließen sie jedoch zusammen, so wird nur eine normale Hand regeneriert. Entwickeln sie sich beide unter beständiger Konkurrenz, so kommt es nur zur Bildung rudimentärer Produkte.

Während so nun BARFURTH durch mechanische Verletzungen Superregenerationen hervorrief, hat GIARD¹⁾ gezeigt, daß auch durch funktionelle Reize solche abnorme Regenerate entstehen können. Er setzte zu diesem Zweck seine Versuchstiere, denen er die vordern Extremitäten in normaler Weise amputiert hatte, in ein so enges rundes Gefäß, daß die Tiere genötigt waren, um sich zwecks Atmung über Wasser zu halten und auch Nahrung aufnehmen zu können, stets ihre amputierten Vordergliedmaßen an das Glas zu stemmen. Somit wurde ein besonderer Reiz auf die Regenerationsstellen ausgeübt, der zu Superregenerationen führte.

Schließlich ist noch TORNIER²⁾ 1896 unabhängig von den zuletzt genannten Autoren auf Grund eigener Versuche zu ganz ähnlichen Resultaten gekommen. Zu seinen Versuchen veranlaßt wurde er durch zwei Hypothesen, deren Richtigkeit er prüfen wollte. Die eine war ZANDER's Gedanke, daß Amnionfalten, die bei Säugetier- und Vogelembryonen in die Gliedmaßen einschneiden, die Ausbildung überzähliger Gliedmaßeile

1) GIARD, A., Polydactylie provoquée chez *Pleurodeles Waltii*, in: CR. Soc. Biol. Paris 1895.

2) TORNIER, G., Über Hyperdaktylie, Regeneration und Vererbung, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 3 u. 4, 1896.

veranlaßten. Da dies nun für Amphibien nicht in Betracht kommt, so vermutete TORNIER, wie es auch schon von seiten BARFURTH's geschah, daß mechanische Verletzungen es seien, welche die Bildung der so oft beobachteten überzähligen Finger, ja sogar ganzer Hände bei den Amphibien hervorriefen, und versuchte dies experimentell zu beweisen, zumal er durch einen Satz von ROUX: „Wenn die ältere Angabe, daß man künstlich die Bildung einer vermehrten Fingerzahl gelegentlich der Regeneration der abgeschnittenen Hand bei Tritonen veranlassen kann, sich bestätigte, so erhalten wir etc.“, in dieser Auffassung wesentlich unterstützt wurde.

TORNIER benutzte als Versuchstiere *Triton cristatus*, den er der Größe wegen den andern *Triton*-Arten vorzieht. Er operierte nach 3 Methoden. Zunächst schnitt er den Tieren die Hintergliedmaße dicht am Rumpfe weg und halbierte vermittels eines Glühdrahtes das knopfförmige Regenerat, das sich nach mehreren Tagen gebildet hatte. Diese Versuche ergaben ein durchaus negatives Resultat: alle Tiere regenerierten normal, da das junge Gewebe durch die ausstrahlende Wärme zu sehr in Mitleidenschaft gezogen war und infolgedessen nekrotisierte.

Der zweite Versuch zeitigte schon bessere Resultate. TORNIER spaltete mit einer scharfen Schere einzelne Zehen und erhielt so teilweise Doppelbildungen derselben, jedoch nur in den Fällen, in denen der Schnitt so günstig geführt war, daß keine Nekrose eines Teiles eintrat.

Bei der dritten Versuchsreihe schließlich amputierte TORNIER sämtliche Innenzehen des Fußes von der zweiten bis vierten einschließlich der Tarsalia. Sobald nun Vernarbung eingetreten war, sah man eine auffallende Stellung der 1. und 5. Zehe, die fast einen gestreckten Winkel bildeten. Diese Stellung wurde hervorgerufen durch die einseitige Abductorenwirkung, da ja durch den Schnitt die Adductoren zerstört waren. Es regenerierten nun in mehreren Fällen überzählige Zehen in der Mitte des Fußes, in einzelnen Fällen 6—8 Zehen. Bei einigen Tieren trat aber auch eine Minderzahl auf, so fehlte 2 von ihnen die 3. Zehe.

Warum nun in einem Falle mehr, im andern weniger als normal gebildet wurden, darüber kann TORNIER auf Grund seiner Experimente nichts aussagen. Er schließt sich fernerhin der Meinung BARFURTH's insofern an, als er auch die Art der Verwundung für das Zustandekommen der Superregenerationen verantwortlich macht. Jedoch kann er sich der Einteilung BARFURTH's in wahre, auf Rückschlag beruhende und falsche Polydactylie nicht anschließen, denn dazu bedarf es seiner Meinung nach einer genauen Untersuchung der regenerierten Hand, denn um solche handelt es sich. Nur wenn das Skelet derselben mit dem der Füße Übereinstimmung zeigt, will TORNIER einen Beweis für den Atavismus erbracht sehen, da Fuß und Hand doch homologe Bildungen seien.

Im darauffolgenden Jahre, also 1897, hat TORNIER¹⁾ noch weiter Methoden veröffentlicht, die einmal zur Bildung von Doppelgliedmaßen führen, das zweitemal sicher Hyperdactylie erzeugen.

1) TORNIER, G., Über experimentell erzeugte Doppelgliedmaßen von Molchen, in: Zool. Anz., 1897.

Was die Bildung der Doppelgliedmaßen anbelangt, so erzeugte TORNIER dieselben erstens dadurch, daß er nach Amputation der Hintergliedmaße über die Mitte der verheilten Wundfläche einen Faden legte, so daß gewissermaßen 2 Regenerationszentren entstanden, von denen aus in der Tat 2 Gliedmaßen entstanden. Denselben Erfolg erzielte TORNIER dadurch, daß er den Oberschenkel nahe dem Hüftgelenk durchbrach oder ihn stark einkerbte und danach unterhalb die Extremität amputierte. Auch in diesen Fällen sah er Doppelbildungen auftreten.

Weiterhin beschreibt TORNIER¹⁾ 2 Operationsmethoden, die sicher Hyperdactylie erzeugen. Die erste besteht darin, daß er die 1. und 2. Zehe sowie die 4. und 5. Zehe am Fuße mit den Tarsalia so abschnitt, daß die 3. Zehe auf verschmälerter Basis stehen blieb. Die zweite Methode bestand darin, daß zunächst die 1. und 2. Zehe schräg mit den Tarsalia amputiert und danach die 3 übrigen in der gleichen Weise entfernt wurden. In beiden Fällen werden 2 Regenerationszentren geschaffen, von denen nun mehr Zehen als normalerweise entstanden.

Im Jahre 1899 demonstrierte BARFURTH²⁾ einen *Triton taeniatus* mit überschüssiger fünffingerigen Vordergliedmaße, der im Freien gefangen war. Dieser Befund gleicht denjenigen, die derselbe Autor, wie schon gezeigt, bei Axolotln experimentell erzielt hat, so daß die Entstehung auf natürlichem Wege durch Regeneration sehr wahrscheinlich war. BARFURTH faßt diese Regeneration ebenfalls als atavistische Bildung auf.

TORNIER³⁾ beschreibt weiterhin im Jahre 1901 eine Methode, die zu Doppelbildungen führt. Sie besteht darin, daß er jungen *Triton*- oder Axolotl-Larven, nachdem er ihnen das Hinterbein so beugt, daß das Kniegelenk fast einen rechten Winkel bildet, mit einer Schere unterhalb des Kniegelenkes den Unterschenkel so durchschneidet, daß der Schnitt noch ein ganzes Stück weit dicht an der Unterseite des Oberschenkelknochens entlang verläuft. Sobald dann die Wundheilung eintritt, regenerierten diese operierten Tiere eine gegabelte Gliedmaße von ausgezeichnete Vollendung, wenigstens in einem großen Teil der Fälle.

In neuester Zeit und lange nach Abschluß meiner eigenen Versuche sind nun noch zwei Arbeiten erschienen, von denen hauptsächlich die letztere von größerer Bedeutung für die hier in Betracht kommenden Fragen ist, da in ihr zum erstenmal das Verhalten des Skelets bei diesen Superregenerationen Beachtung findet.

Die erste von EUGEN LISSITZKY⁴⁾ behandelt die Bildung von über-

1) TORNIER, G., Über Operationsmethoden, die sicher Hyperdactylie erzeugen, in: Zool. Anz., 1897.

2) BARFURTH, D., Ein Triton mit einer überschüssigen fünfzehigen Vordergliedmaße, in: Verh. anat. Ges. 1899.

3) TORNIER, G., Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen, in: Zool. Anz., Vol. 24, 1901.

4) LISSITZKY, EUGEN, Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 75, 1910.

zähligen Extremitäten durch experimentelle Eingriffe. Verfasser hat die Arbeit in Anlehnung an die von TORNIER beschriebenen Resultate unternommen und hat jungen Froschlarven in verschiedenem Alter die embryonale Anlage der hintern Extremität sowie das bereits verknorpelte Becken selbst durch einen Schnitt von unten nach oben parallel mit dem Enddarm durchtrennt und zwar unter Durchschneidung der betreffenden Blutgefäße, Nerven und überhaupt aller Weichteile. Er beobachtete in den günstigsten Fällen, daß aus dem hintern Abschnitt, der an das Schwanzende des Körpers anwächst, überzählig ein Becken und Extremitäten sich entwickeln, während der vordere Teil des Abschnittes, der an das Kopfende des Rumpfes anwächst, dazu dient, die natürliche Extremität zu bilden und den abgeschnittenen Teil der Beckenanlage zu regenerieren. LISSITZKY will seine Befunde auch histologisch untersuchen, aber leider liegen diese Resultate noch nicht vor.

Die zweite Arbeit ist von RUDOLF SCHMITT.¹⁾ Derselbe hat das Material, das TORNIER durch die auf S. 432 beschriebenen Methoden erhalten hat, auf das eigentliche Verhalten des Skelets hin untersucht.

SCHMITT wandte zur Darstellung des Skelets zwei Methoden an: einmal wurden die Füße unter schwacher Maceration bis auf das Skelet abpräpariert, dann durch Alaunkarmin gefärbt, in Nelkenöl oder Xylol aufgehellt und in Kanadabalsam eingeschlossen oder nach den Angaben von TORNIER in einem Gemenge von 70 % Alkohol, Glycerin und Ätzkali mit oder ohne Haut aufgehellt.

Beide Methoden habe ich auch versucht, letztere etwas modifiziert, jedoch konnte ich keine befriedigenden Resultate erzielen, da die neu regenerierten, aus weichem Knorpel bestehenden Teile längst maceriert waren, bis die alten verknöcherten Teile deutlich hervortraten. Ich entschloß mich daher meine Objekte alle in Serienschnitte zu zerlegen, was ja, wie erwähnt, auch große Schwierigkeiten bereitete. Wieviel Fälle nun SCHMITT untersuchte, gibt er nicht an, sondern beschreibt nur für eine Methode je zwei als Beispiele, da die andern gleichmäßig verbildet waren. Die einzelnen Fälle nun hier genau zu beschreiben, würde zu weit führen; hervorgehoben sei das Resultat, daß nämlich nur die Tarsalia 1, 2, 3 und 4 + 5 durch Anschneiden verletzt Zehen regenerierten, dagegen wenn noch andere Knochen des Tarsus mitverletzt sind, z. B. das Fibulare, so erzeugen dieselben keine Zehen aus sich neu, sondern nur das, was ihnen verloren gegangen war.

Besonders hervorgehoben sei ferner, daß es schwer festzustellen ist, was alte stehengebliebene Teile sind und was neu regeneriert ist, hauptsächlich bei ältern Stadien, und das scheinen doch die vom Autor untersuchten zu sein, denn sonst hätte er mit seinen Untersuchungsmethoden sicher negative Resultate gehabt.

1) SCHMITT, RUDOLF, Über G. TORNIER's Operationsmethoden zur Erzeugung von Polydaktylie, in: Anat. Anz., Vol. 36, 1910.

Eigene Untersuchungen.

Die Versuche wurden fast ausschließlich an erwachsenen Tritonen ausgeführt. Bei den Operationen wurden im allgemeinen die von den Autoren angegebenen Methoden angewandt, oder es wurde doch in Anlehnung an diese verfahren und zwar so, daß stets bestimmte Regenerationszentren geschaffen wurden. Die Verarbeitung der gewonnenen Neubildungen erfolgte in der Weise, daß sie konserviert, in Schnittserien zerlegt und daraus in ihren einzelnen Knorpel- und Knochenteilen rekonstruiert wurden. Leider sind mir durch diese Untersuchungen manche schöne Regenerate verloren gegangen, da die Technik der Herstellung keine ganz leichte ist.

Wie schon früher erwähnt, mußte ich den Tieren, bevor ich sie konservierte, eine 2%ige Cocainlösung injizieren, da sonst Muskelkontraktionen unvermeidlich waren und die Extremitäten sodann Verkrümmungen zeigten, welche einer Zerlegung in Schnitte sehr wenig vorteilhaft waren. Fernerhin stellten sich große Schwierigkeiten beim Entkalken ein. Ich versuchte viele Methoden. (Salzsäure-Alkohol, Trichloressigsäure, Salpetersäure in verschiedenen Konzentrationen). Am besten bewährte sich eine 5% Salpetersäure. Dieselbe entkalkte innerhalb von 3 Tagen die Knochen vollständig, und andererseits trat keine Maceration des jungen embryonalen Gewebes trotz des erforderlichen 24stündigen Wässerns ein. Die letzte Schwierigkeit bot nun die Rekonstruktion, die teilweise infolge fehlender präziser Orientierungsmarken sich recht schwierig gestaltete. Immerhin ist es mir gelungen, eine ganze Reihe von diesen rekonstruierten Bildern geben zu können, die vollkommen einwandfrei sind.

In der nun folgenden Charakterisierung meiner nach den einzelnen Operationsmethoden geordneten Befunde sind stets der bessern Übersicht halber zunächst in einer Tabelle die Resultate zusammengestellt und werden dann einzelne markante Fälle herausgegriffen und näher beschrieben.

Zur bessern Orientierung ist in Fig. Y und Z je eine normale hintere sowie vordere Extremität eines erwachsenen Triton dargestellt. Fig Y zeigt von der Dorsalseite aus gesehen die Skeletverhältnisse einer rechten hintern Extremität. Wir sehen zunächst nach innen gelegen die Tibia *t*, neben ihr die Fibula *f*, den beiden sitzen auf die Tarsalia, und zwar das Tibiale *t_I*, Intermedium *m_I* und Fibulare *f_I*. Es folgen distalwärts über dem Intermedium das

Centrale m_{II} , sowie im Bogen um das Centrale angeordnet weitere 4 Tarsalia t_{II} , tm_{III} , f_{II} , und f_{III} . Dem Tarsale tm_{III} sitzen die Metatarsalia der 1. und 2. Zehe auf. Das Metatarsale der 3. Zehe

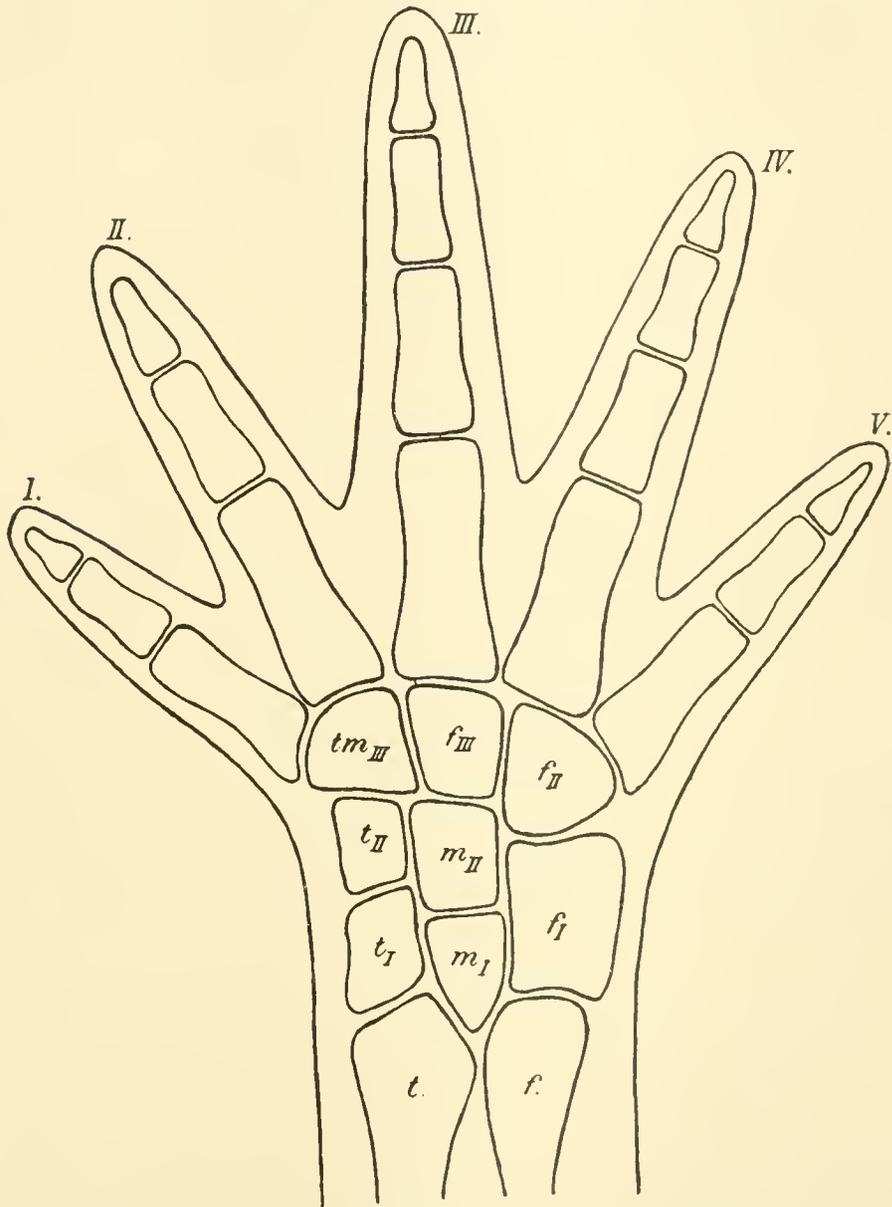


Fig. Y.

Rechte hintere normale Extremität eines erwachsenen *Triton* von der Dorsalseite aus gesehen. *t* Tibia. *f* Fibula. *ti* Tibiale. *mi* Intermedium. *fi* Fibulare. *m_{II}* Centrale. *t_{II}*, *tm_{III}*, *f_{II}* u. *f_{III}* Tarsalia 1—4. I—V 5 Zehen mit Metatarsalia und Phalangen.

geht vom Tarsale f_{III} ab, während das Tarsale f_{II} wiederum 2 Metatarsalia trägt, die der 4. und 5. Zehe. Was die Phalangen anbetrifft, so hat die 1., 2. u. 5. Zehe 2, während die übrigen 3. u. 4. deren 3 aufweisen.

Fig. Z zeigt die Skeletverhältnisse der vordern rechten Extremität, ebenfalls von der Dorsalseite. Wir sehen hier entsprechend der Tibia und Fibula den Radius r und die Ulna u liegen. Letztern sitzen wiederum die Carpalia auf und zwar das Radiale r_I , Intermedium u. Ulnare mu_I . Weiterhin schließen sich distalwärts in

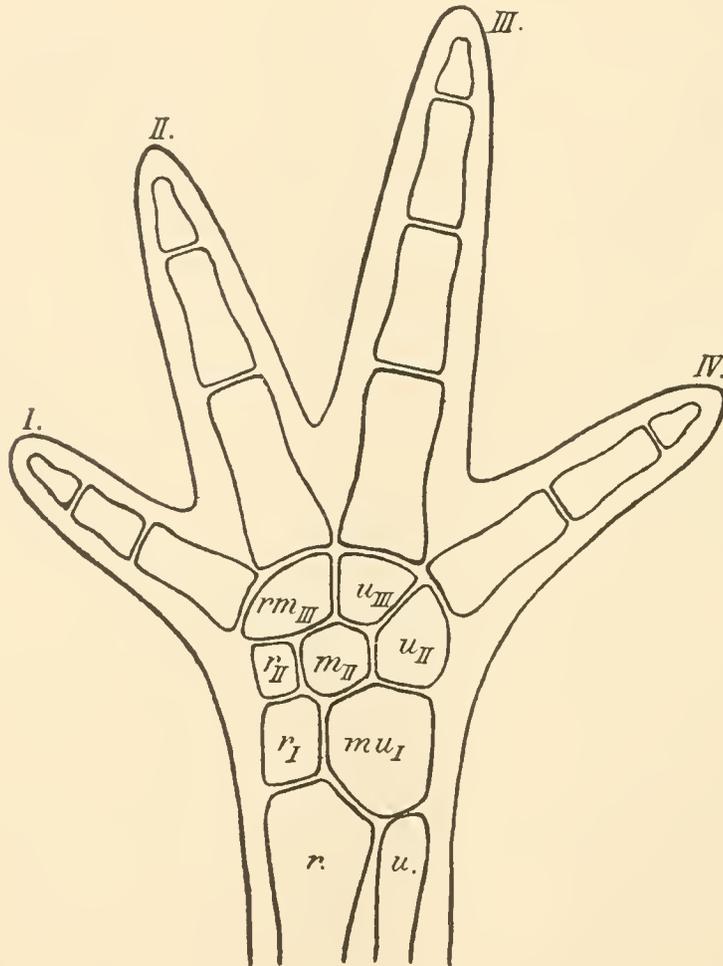


Fig. Z.

Rechte vordere normale Extremität eines erwachsenen *Triton* von der Dorsalseite aus gesehen. r Radius. u Ulna. r_I Radiale. mu_I Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , rm_{III} , u_{II} u. u_{III} Carpalia 1—4. I—IV 4 Finger mit Metacarpalia und Phalangen.

entsprechender Weise wie bei der Hinterextremität das Centrale m_{II} sowie die 4 Carpalia r_{II} , rm_{III} , u_{II} und u_{III} an. Dem Carpale rm_{III} sitzen wieder die Metacarpalia des 1. u. 2. Fingers auf, während das Carpale u_{III} und u_{II} nur je 1 Metacarpale trägt, so daß nur 4 Finger vorhanden sind. Was die Phalangen anbetrifft, so hat jeder Finger 2, mit Ausnahme des 3., der 3 derselben trägt.

A. Hintere Extremität.

An der hintern Extremität gelangten insgesamt 3 Operationsmethoden zur Anwendung, die sämtlich von TORNIER herkommen.

I. Am Hinterbein wurden zu beiden Seiten der Mittelzehe die 2 Außenzehen mit Tarsalia entfernt, so daß die 3. Zehe allein auf verschmälerter Basis stehen blieb.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
3 <i>Triton cristatus</i>	2	1 Tier mit innen 3, außen 2 regenerierten, also insgesamt mit 6 Zehen. Fig. A ¹	
20 <i>Triton alpestris</i>	14	1 Tier mit innen 2, außen 3 regenerierten, also insgesamt mit 6 Zehen. 1 Tier mit innen und außen je 3 regenerierten, also insgesamt mit 7 Zehen	Bei 3 Tieren nekrotisierte die stehengebliebene Zehe, doch trat darauf vollkommen normale Regeneration ein
20 <i>Triton taeniatus</i>	12	1 Tier mit innen 2, außen 4 regenerierten, also insgesamt mit 7 Zehen. Fig. B ¹	Bei 5 Tieren nekrotisierte die stehengebliebene Zehe, 4 regenerierten darauf vollkommen normal, jedoch bei einem kam es nur zur Bildung von 4 Zehen

Diese Operationsmethode hat zur Folge, daß zwei Regenerationszentren entstehen, von denen aus die Neubildung erfolgt. Es war deshalb zu erwarten, daß mehr Zehen als normal entstehen, und dies trat in der Tat in mehreren Fällen ein.

Betrachten wir nun zwei dieser abnormen Regenerate näher, so sehen wir zunächst in Fig. A¹ einen Fall abgebildet, bei dem innen 3 und außen 2 Zehen regeneriert sind. Der Tarsus dieses Regenerats zeigt in vollkommen normaler Form und Lage proximalwärts das Tibiale t_I , Intermedium m_I , Fibulare f_I , weiter dann das Centrale m_{II} sowie distalwärts die 4 Tarsalia t_{II} , tm_{III} , f_{II} und f_{III} . Von dem Tarsale tm_{III} gehen in ganz normaler Weise zwei Metatarsalia ab, von denen das erste in eine Zehe ausläuft, das zweite abnorm verbreitert ist und am distalen Ende eine Gabelung zeigt, die in 2 Zehen ausläuft, so daß also auf diese Weise die abnorme Zehenzahl zustande kommt. Die 3. stehenge-

bliebene Zehe zeigt keine anormalen Verhältnisse und sitzt somit dem Tarsale f_{III} auf. Von dem Tarsale f_{II} gehen schließlich zwei Metatarsalia aus, die nur etwas kleiner als gewöhnlich sind. Es

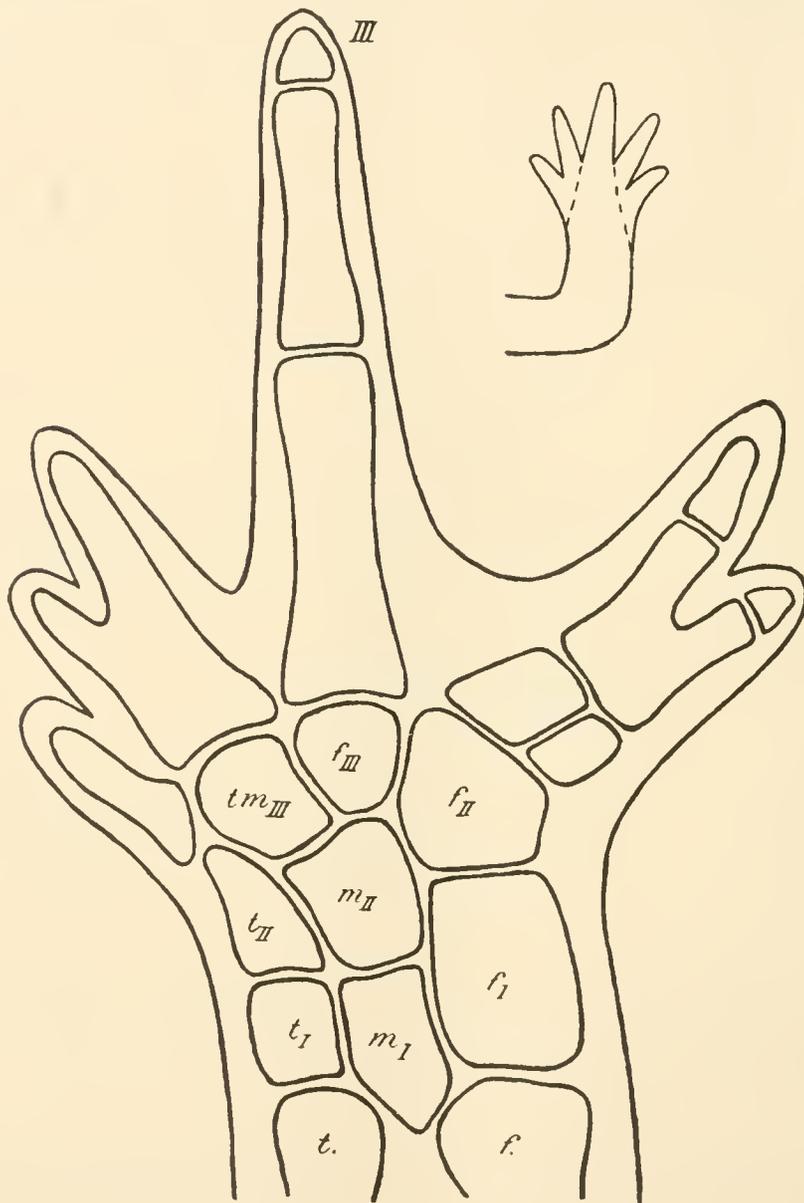


Fig. A¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton cristatus* von der Dorsalseite gesehen nach nebenstehender schematisch angedeuteter Operation.
t Tibia. *f* Fibula. *t_I* Tibiale. *m_I* Intermedium. *f_I* Fibulare. *m_{II}* Centrale.
t_{II}, *tm_{III}*, *f_{II}* u. *f_{III}* Tarsalia 1—4. *III* stehengebliebene 3. Zehe.

sitzen ihnen zwei Phalangen auf, die in ihrer proximalen Hälfte verwachsen sind, distalwärts aber sich voneinander trennen und je eine weitere Phalange tragen, so daß äußerlich 2 normale Zehen auftreten.

Ein zweiter Fall ist in Fig. B¹ abgebildet. Bei ihm liegen innen ganz normal 2 Zehen, außen dagegen sind 4 Zehen regeneriert. Betrachten wir wieder zunächst den Tarsus, so sehen wir

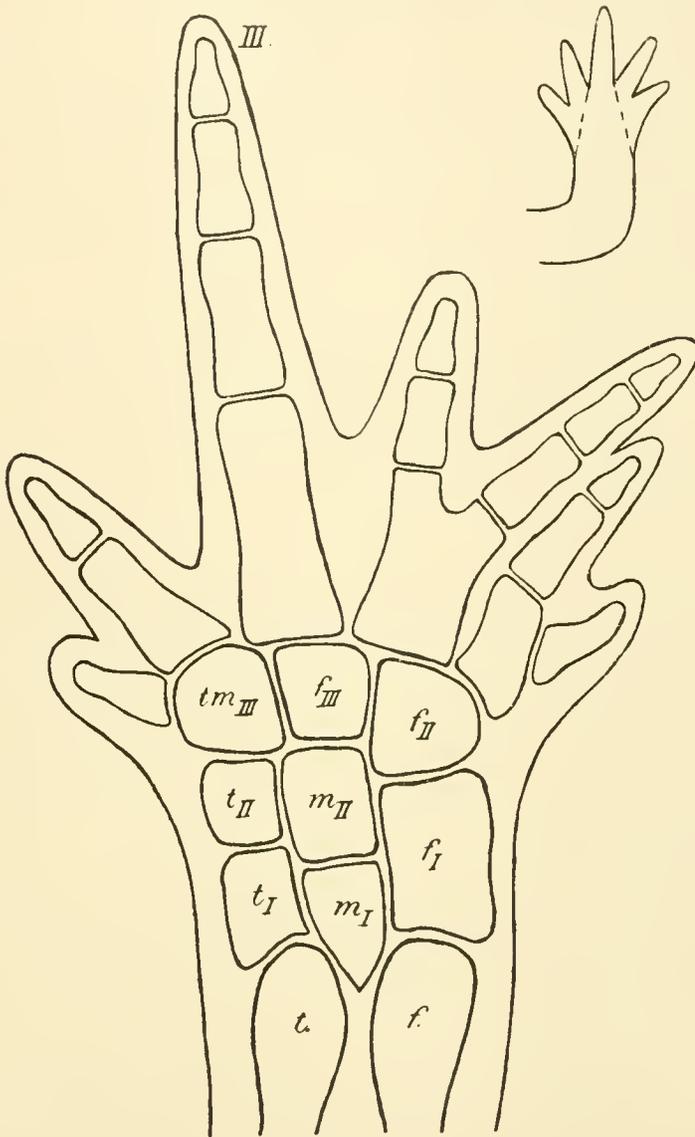


Fig. B¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton taeniatus* von der Dorsalseite gesehen nach nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *t* Tibia. *f* Fibula. *t_I* Tibiale. *m_I* Intermedium. *f_I* Fibulare. *m_{II}* Centrale. *t_{II}*, *tm_{III}*, *f_{II}* u. *f_{III}* Tarsalia 1—4. *III* stehengebliebene 3. Zehe.

ihn auch hier völlig normal gebildet. Fernerhin verhalten sich die 1. und 2. regenerierte sowie die 3. stehengebliebene Zehe vollständig normal. Es sitzen auch noch in normaler Weise dem Tarsale *f_{II}* 2 Metatarsalia auf. Aber in diesen beiden Metatarsalästen treten nun weiter distalwärts starke Abweichungen auf. Das erste Me-

tatarsale ist anormal verbreitert, gabelt sich am distalen Ende und trägt so 2 Endspitzen, denen je eine Zehe mit 2 bzw. 3 Phalangen aufsitzt. Das zweite Metatarsale von f_{II} ist an sich ziemlich normal gestaltet, doch trägt es 2 Zehen von zwei bzw. einer Phalange. Es treten mithin an der Außenseite statt der normalen Zweizahl 4 Zehen auf.

Inwieweit man also hier in diesen beiden Fällen die Bildung der beiden Regenerationszentren für die Entstehung der abnormen Regenerate verantwortlich machen kann, soll erst später erörtert werden, nachdem alle Resultate der einzelnen Operationsmethoden zusammengestellt sind.

Bemerkt sei nur, daß diese Befunde im Gegensatz stehen zu den von SCHMITT untersuchten TORNIER'schen Regeneraten, bei denen in einem Fall ein ganz neuer Zehenstrahl hervorgegangen aus dem Tarsale $I = t_{II}$ konstatiert wurde. In einem zweiten Falle war wohl auch ein überschüssige Zehe O vorhanden ausgehend vom Tarsale $1 = t_{II}$, aber es fehlte die 4. Zehe, was SCHMITT darauf zurückführt, daß das Tarsale $4 + 5 = f_{II}$, statt wie normal 2 Zehen zu tragen, nur eine regenerierte, da es auch nur eine Wundfläche erhielt.

Während also bei den von SCHMITT untersuchten Fällen die abnormen Bildungen durch das Auftreten einer überschüssigen Zehe O entstanden sind, gaben in den von mir untersuchten Fällen die dichotomische Teilung von Metatarsalia erst die Veranlassung zur vermehrten Zehenzahl.

II. Nach einer zweiten ebenfalls von TORNIER angegebenen Methode wurden an der hintern Extremität alle Innenzehen von der 2. bis zur 4. mit Tarsalia entfernt, so daß nur die 1. und 5. Zehe stehen blieb.

Durch diese Schnittführung wurden ebenfalls zwei Regenerationszentren geschaffen, von denen aus die Neubildung erfolgen mußte. Besonders bemerkenswert ist das Verhalten der stehen gebliebenen Zehen. Dieselben stellen sich durch die Wirkung der Abductor-muskeln in einen fast geraden Winkel, da die Adductoren meist durch den Schnitt verletzt und wirkungslos gemacht wurden. Erst im Verlaufe der Regeneration wird diese abnorme Stellung langsam aufgehoben. Diese Beobachtung hat bereits TORNIER gemacht, und ich kann sie nur bestätigen. — Hinzufügen möchte ich noch, daß bei dieser Operationsmethode leider sehr oft Nekrose der einen oder andern Zehe eintritt, wie ja auch aus der Tabelle zu ersehen ist.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
3 <i>Triton cristatus</i>	—	1 Tier mit nur 1 regenerierten Zehe, also insgesamt mit 3 Zehen	Bei 2 Tieren sind die beiden stehengebliebenen Zehen nekrotisiert, dann erfolgte normale Regeneration des ganzen Fußes
20 <i>Triton alpestris</i>	8	1 Tier mit 5 regenerierten Zehen, also insgesamt 7 Zehen	Bei 2 Tieren sind die beiden stehengebliebenen Zehen nekrotisiert, dann erfolgte normale Regeneration des ganzen Fußes
		1 Tier mit 2 regenerierten Zehen, also insgesamt 4 Zehen. Fig. C ¹	Bei 1 Tier ist die innere stehengebliebene Zehe nekrotisiert, es erfolgte nur die Regeneration von 3 Zehen, also insgesamt hatte das Tier 4 Zehen
		2 Tiere mit nur 1 regenerierten Zehe, also insgesamt 3 Zehen. Fig. D ¹ u. E ¹	Bei 2 Tieren sind die äußern stehengebliebenen Zehen nekrotisiert, es erfolgte die Regeneration von 4 Zehen, also insgesamt die Normalzahl von 5

Was nun die Regeneration anbelangt, so habe ich nur in einem Falle eine Superregeneration erhalten, häufiger dagegen blieb die Zahl der regenerierten Zehen hinter der Normalzahl zurück. Drei Fälle sind in den Fig. C¹, D¹ u. E¹ wiedergegeben.

In dem Fig. C¹ darstellenden Falle sind äußerlich 2 Zehen regeneriert. Betrachten wir nun die Skeletverhältnisse, so sehen wir vom Tarsus in normaler Weise vorhanden das Tibiale t_I , das Intermedium m_I , das Centrale m_{II} und das Tarsale t_{II} . Das Fibulare f_I ist anscheinend mit dem Tarsale f_{II} verschmolzen. Weiterhin sind noch 5 Tarsalia — Knochenstücke vorhanden. Von diesen 5 Tarsalia ist nur noch das Tarsale tm_{III} zu analysieren, da dasselbe die 1. stehengebliebene Zehe, daneben freilich auch noch eine regenerierte Zehe trägt. Die 4 zwischen tm_{III} und f_{II} gelegenen Skeletstücke a—d sind zum Teil überzählig, eins derselben d trägt die 2. regenerierte Zehe. Die 5. stehengebliebene Zehe verhält sich normal, indem sie dem Tarsale f_{II} aufsitzt.

In Fig. D¹ sehen wir ein Regenerat, das äußerlich nur aus einer neuen Zehe besteht. Die Skeletverhältnisse zeigen einen fast normalen Tarsus, wenigstens in der Zahl der einzelnen Teile, wogegen hinsichtlich deren Größenverhältnissen das Tarsale tm_{III} ungewöhnlich klein ist und so auch die 1. Zehe noch zum großen Teile dem Tarsale t_{II} aufsitzt. Die 5. Zehe verhält sich normal. Eigenartig ist das Verhalten der regenerierten Zehe, sie entspringt näm-

lich mit 2 kleinen Metatarsalia von Tarsale tm_{III} und f_{III} , und diese beiden Metatarsalia tragen gemeinsam eine einzige breite Phalanx, der dann noch 2 weitere Phalangen aufsitzen.

Man kann diesen Fall gewiß so deuten, daß die Produkte der beiden Regenerationszentren, also die beiden sich bildenden Blasteme, zur Bildung der einen Zehe sich vereinigten.

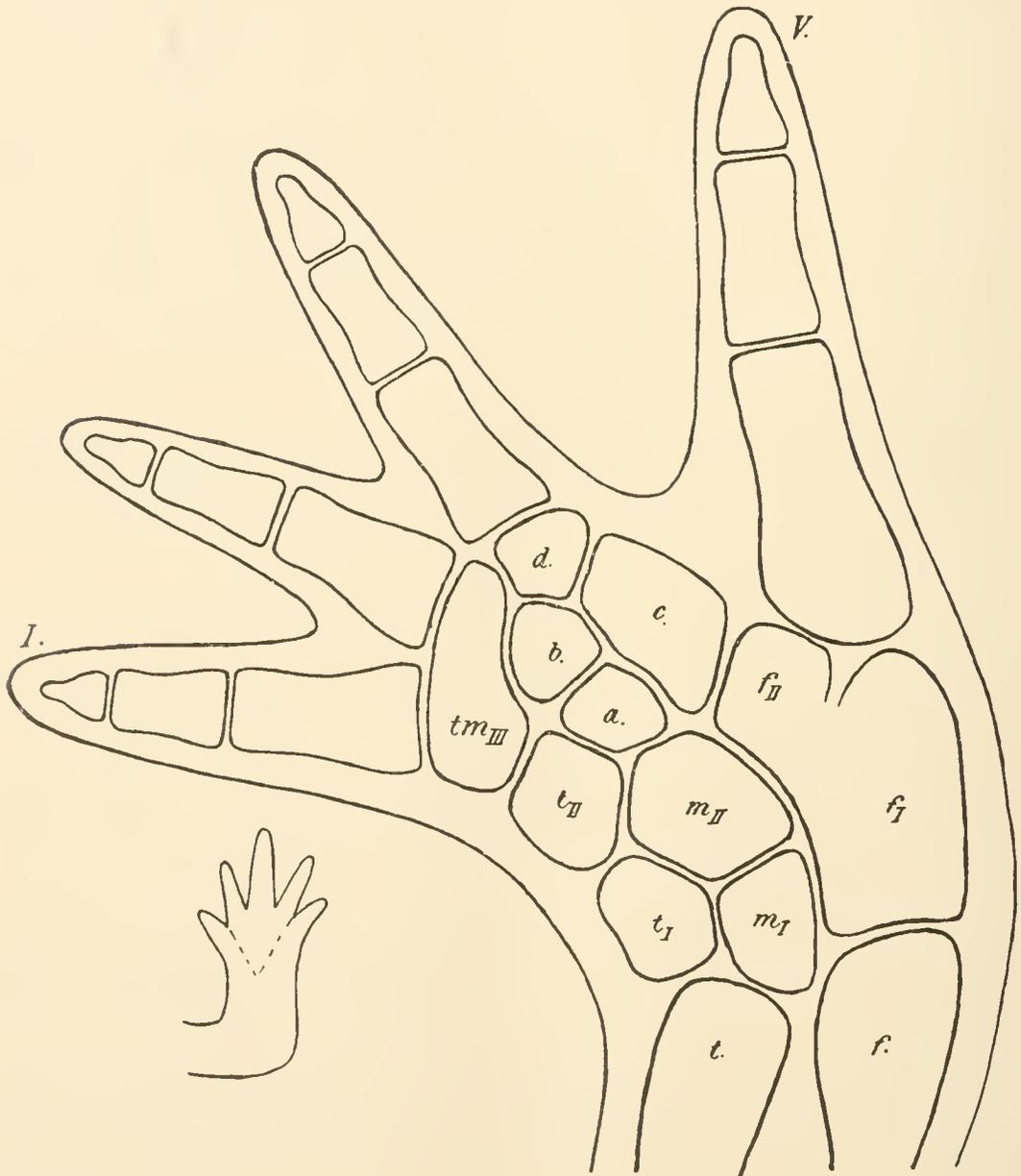


Fig. C¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *t* Tibia. *f* Fibula. *t_I* Tibiale. *m_I* Intermedium. *f_I* Fibulare. *m_{II}* Centrale. *t_{II}*, *tm_{III}*, *f_{II}* 3 weitere Tarsalia. *a—d* überschüssige und zum Teil nicht analysierbare Tarsalia. *I* u. *V* die beiden stehengebliebenen Zehen.

Ein weiterer Fall, bei dem es sich ebenfalls nur um die Neubildung einer einzigen Zehe handelt, ist noch in Fig. E¹ dargestellt. Wiederum verhält sich der Tarsus fast normal bis auf das Tarsale

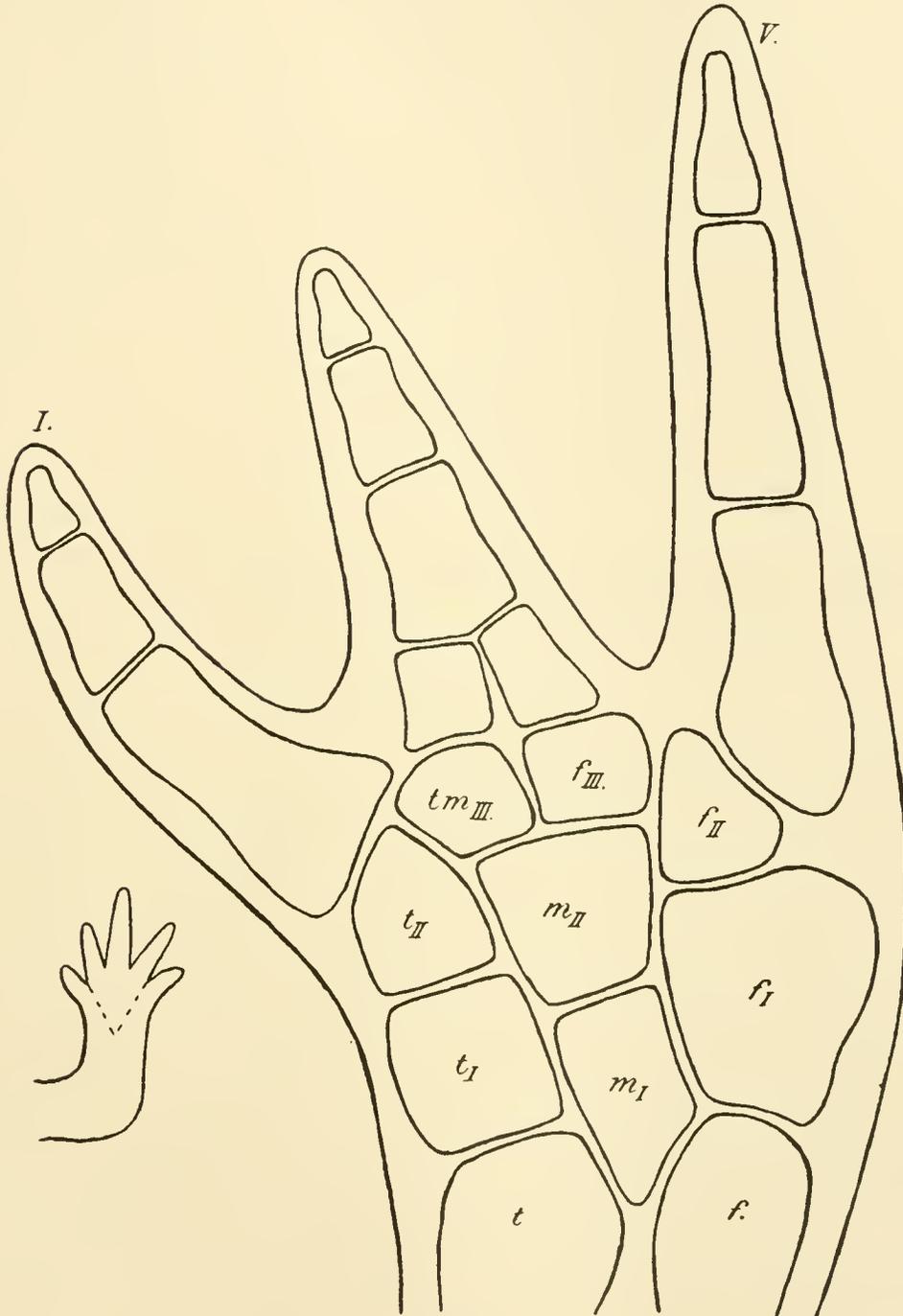


Fig. D¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *t* Tibia. *f* Fibula. *t_I* Tibiale. *m_I* Intermedium. *f_I* Fibulare. *m_{II}* Centrale. *t_{II}*, *tm_{III}*, *f_{II}* u. *f_{III}* Tarsalia 1—4. *I* u. *V* die beiden stehengebliebenen Zehen.

tm_{III} , das sehr reduziert erscheint, so daß wieder die 1. Zehe noch dem Tarsale f_{III} teilweise aufsitzt. Letzgenanntes Tarsale trägt

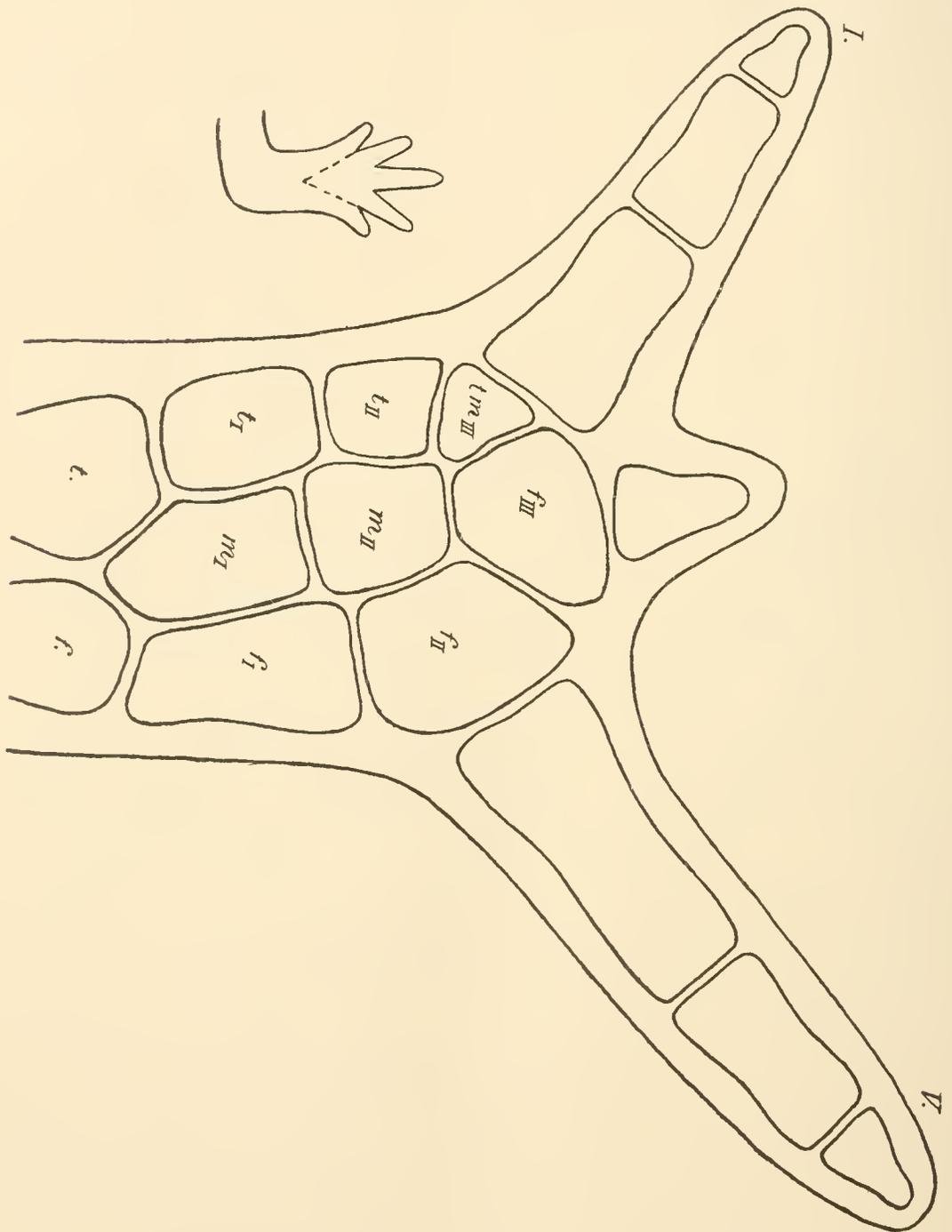


Fig. E¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *t* Tibia. *f* Fibula. *ti* Tibiale. *mI* Intermedium. *fI* Tibulare. *mII* Centrale. *tII*, *tmIII*, *fII* u. *fIII* Tarsalia 1—4. *I* u. *V* die beiden stehengebliebenen Zehen.

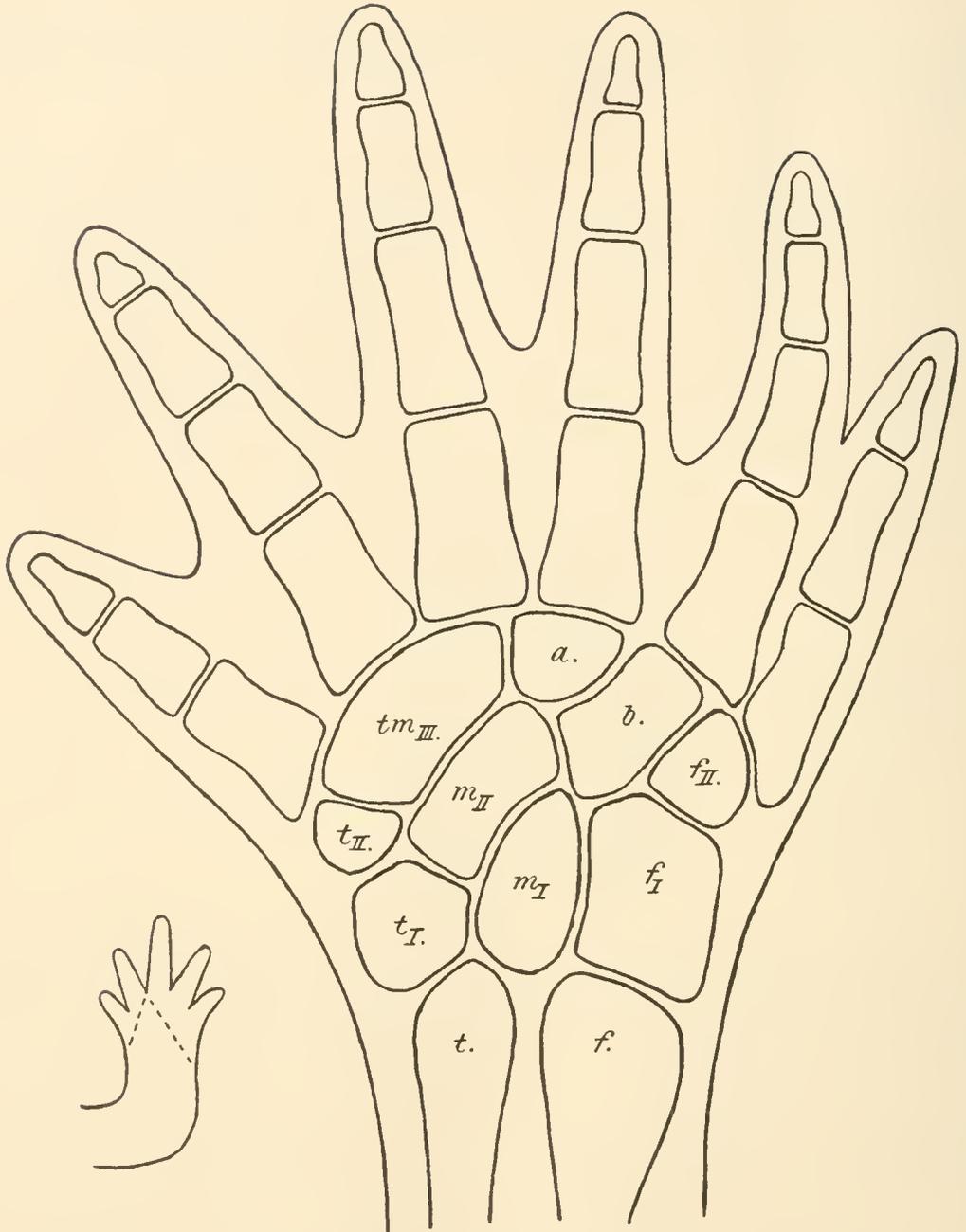
nun die regenerierte Zehe und zwar erst in Gestalt eines kleinen Knorpelstückes, das aber sicherlich späterhin zu einem normalen Finger ausgewachsen wäre.

III. Eine dritte, am Fuße angewandte Methode von TORNIER verfährt schließlich derart, daß nach schräger Amputation der beiden Innenzehen auch noch die 3 Außenzehen durch einen Schrägschnitt zusammen mit ihren Tarsalia entfernt wurden.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
3 <i>Triton cristatus</i>	1	1 Tier mit außen 4, innen 3, insgesamt 7 regenerierten Zehen 1 Tier mit außen und innen 3, insgesamt 6 regenerierten Zehen	
10 <i>Triton taeniatus</i>	7	1 Tier mit innen und außen 3, insgesamt 6 regenerierten Zehen. Fig. F ¹ 1 Tier mit innen 3, außen 4, insgesamt 7 regenerierten Zehen	

Leider ist es mir nur in einem Falle gelungen, von diesen interessanten Superregenerationen, die anscheinend bei dieser Operationsmethode häufig sind, ein Rekonstruktionsbild zu erhalten. Es ist in Fig. F¹ abgebildet. Wir sehen vom Tarsus normal gebildet das Tibiale t_I , Intermedium m_I , Fibulare f_I und das Centrale m_{II} . Außerdem die Tarsalia t_{II} , tm_{III} und f_{II} . Fernerhin sind zwischen tm_{III} und f_{II} noch zwei weitere Tarsalia (a und b) eingeschoben, von denen eins sicherlich f_{III} darstellt, jedoch welches, ist schwer festzustellen, da jedes eine regenerierte Zehe trägt. Es kommt also der 6zehige Fuß dadurch zustande, daß sich zwischen die normalen 5 Zehen eine 6. überschüssige Zehe samt ihrem zugehörigen, also ebenfalls überschüssigen Tarsale eingeschoben hat.

Auch dieser Befund steht im Gegensatz zu den von SCHMITT untersuchten Fällen, da die überzählige Zehe nicht etwa durch Anschneiden eines Tarsale der distalen Reihe entstanden ist, sondern ein ganz eignes überzähliges Tarsale besitzt.

Fig. F¹.

Rechte hintere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton taeniatus* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *t* Tibia. *f* Fibula. *t_I* Tibiale. *m_I* Intermedium. *f_I* Fibulare. *m_{II}* Centrale. *t_{II}*, *t_{III}*, *f_{II}* Tarsalia 1—3. *a*, *b* nicht analysierbares und überschüssiges Tarsale.

B. Die vordere Extremität.

An der vordern Extremität wurden die Operationen nach vier Methoden ausgeführt, die sich an die soeben bei der Hinterextremität beschriebenen anlehnen.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
5 <i>Triton alpestris</i>	3	<p>1 Tier mit nur 1 regenerierten Finger, also insgesamt mit 3 Finger. Fig. G¹</p> <p>1 Tier mit nur 1 regenerierten Finger, der nach unten abging, während die 2 stehengebliebenen sich normal verhielten</p>	
11 <i>Triton alpestris</i>	7	1 Tier mit 4 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 6 Fingern. Fig. H ¹	<p>Bei 1 Tier sind die beiden stehengebliebenen Finger nekrotisiert, es erfolgte danach nur eine stummelförmige Regeneration</p> <p>Bei 2 Tieren ist nur je 1 Finger nekrotisiert, es erfolgte in beiden Fällen die Regeneration von 3 Fingern, so daß also die Tiere ihre Normalzahl 4 erhielten</p>
2 Larven von <i>Triton cristatus</i>	1	1 Tier nur äußerlich normal, sonst anormal. Fig. J ¹	
20 <i>Triton alpestris</i>	8	<p>4 Tiere mit nur 1 regenerierten Finger, also insgesamt 3 Fingern</p> <p>1 Tier nur äußerlich normal, sonst anormal. Fig. K¹</p>	Bei je 2 Tieren nekrotisierten die Innen- sowie die Außenfinger, es erfolgte jedesmal die Regeneration von 3 Zehen, so daß alle Tiere ihre Normalzahl 4 erhielten
12 <i>Triton alpestris</i>	3	<p>1 Tier mit nur 1 regenerierten Finger, der sich gabelt, die beiden stehengebliebenen verhalten sich normal. Fig. L¹</p>	<p>Bei 3 Tieren sind beide stehengebliebene Finger nekrotisiert, es erfolgte danach normale Regeneration der ganzen Hand</p> <p>Bei 2 Tieren sind nur die beiden Innenfinger nekrotisiert, danach erfolgte die Regeneration von 3 Fingern, so daß die Tiere die Normalzahl 4 erhielten</p>
20 <i>Triton taeniatus</i>	5	<p>2 Tiere mit nur 1 regenerierten Finger, also insgesamt 3 Fingern</p> <p>1 Tier mit 3 regenerierten Fingern, also insgesamt 5 Fingern</p>	<p>Bei 4 Tieren sind beide stehengebliebene Finger nekrotisiert, es erfolgte danach normale Regeneration der Hand</p> <p>Weitern 4 Tieren sind die Innenfinger nekrotisiert, sowie 2 Tieren die Außenfinger, bei ihnen erfolgte die Regeneration von 3 Zehen, so daß sie alle die Normalzahl 4 erhielten</p>

I. In einer ersten Versuchsreihe entfernte ich die beiden Innenfinger, also den 2. und 3. mit zugehörigen Carpalia, so daß nur der 1. und 4. Finger stehen blieb (s. Tabelle).

Auch bei dieser Operationsmethode konnte man sehr schön die Wirkung der Abductoren Muskeln auf die stehengebliebenen Finger

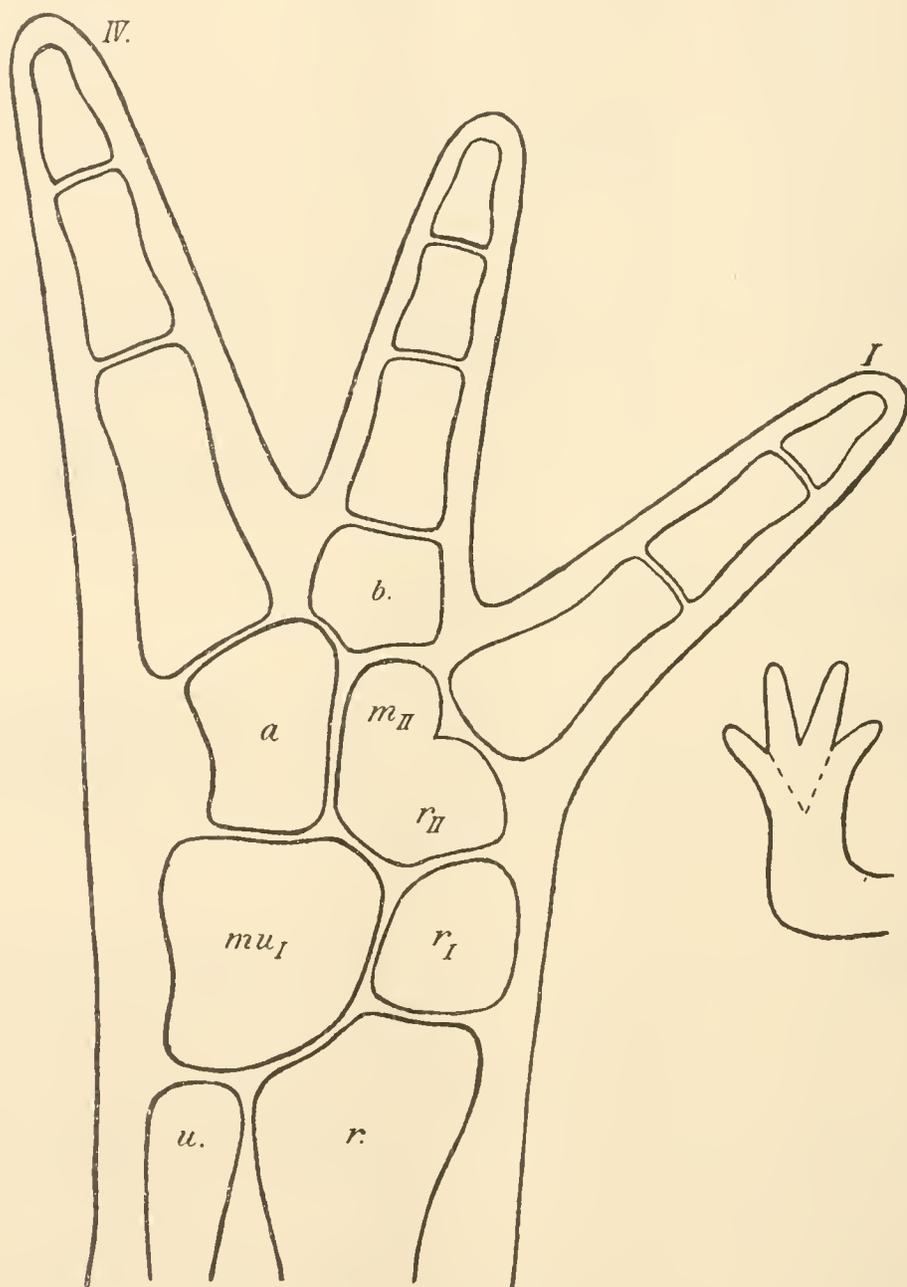


Fig. G¹.

Linke vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radins. *u* Ulna. *r_I* Radiale. *mu_I* Intermedium + Ulnare. *m_{II}* Centrale. *r_{II}* 1. Carpale. *a* u. *b* nicht analysierbare Carpalia. *I* u. *IV* die beiden stehengebliebenen Finger.

sehen, die manchmal direkt einen gestreckten Winkel bildeten. Fernerhin trat hier wieder häufig Nekrose von einem oder dem andern oder beiden Fingern ein, so daß dadurch ein großer Teil von Regeneraten für unsere Betrachtungen ausscheidet.

Im allgemeinen kann man sagen, daß viel mehr Neigung zur Ausbildung unterzähliger als überzähliger Regenerate vorhanden ist. Von diesen Regeneraten ist es mir gelungen fünf in einwandfreier Weise zu rekonstruieren, die nun im Folgendem beschrieben werden sollen.

In Fig. G¹ ist ein Regenerat mit nur einem neugebildeten Finger dargestellt. Betrachten wir die Skeletverhältnisse, so sehen wir im Carpus in normaler Größe und Lagerung nur das Intermedium und Ulnare mu_I und das Radiale r_I . Das Centrale m_{II} ist anscheinend mit dem Carpale r_{II} verschmolzen. Weiterhin sehen

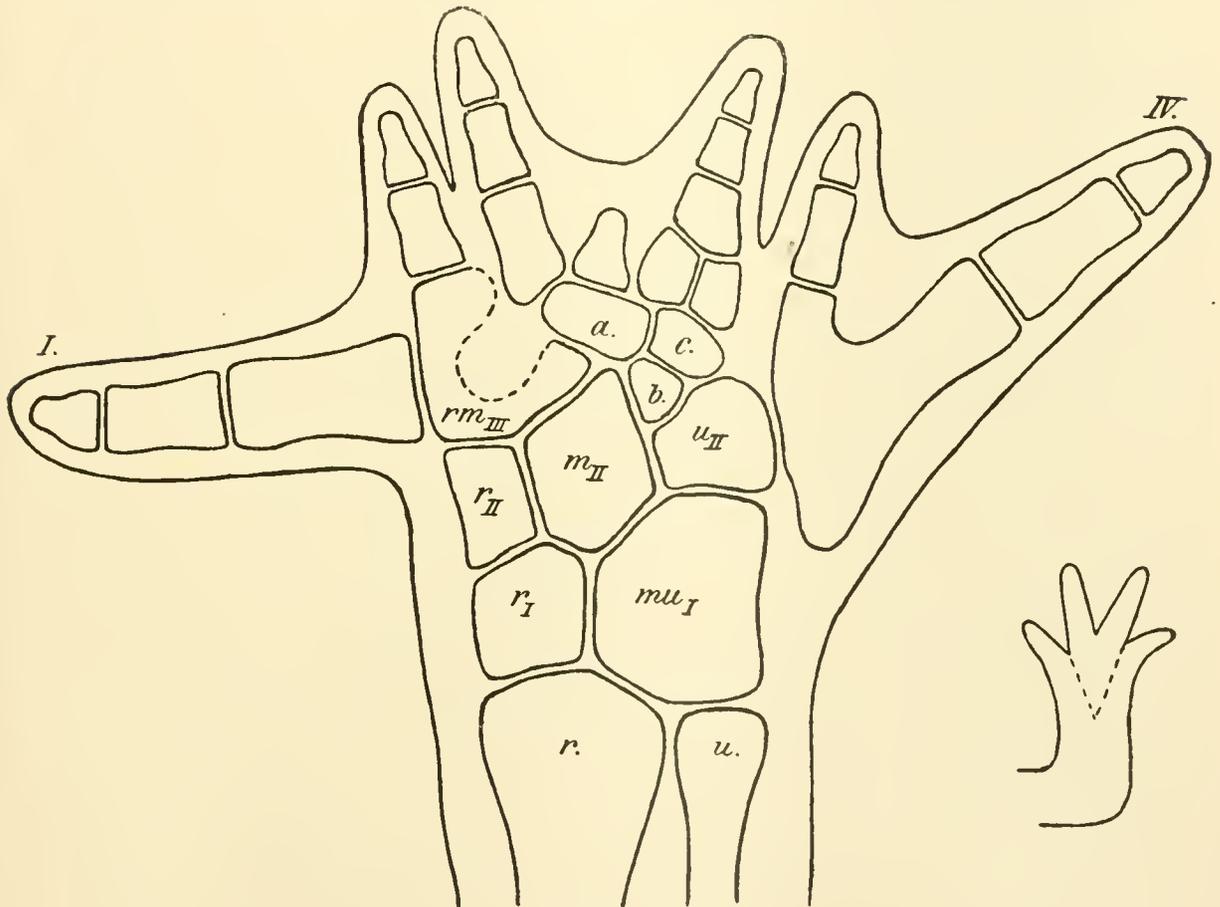


Fig. H¹.

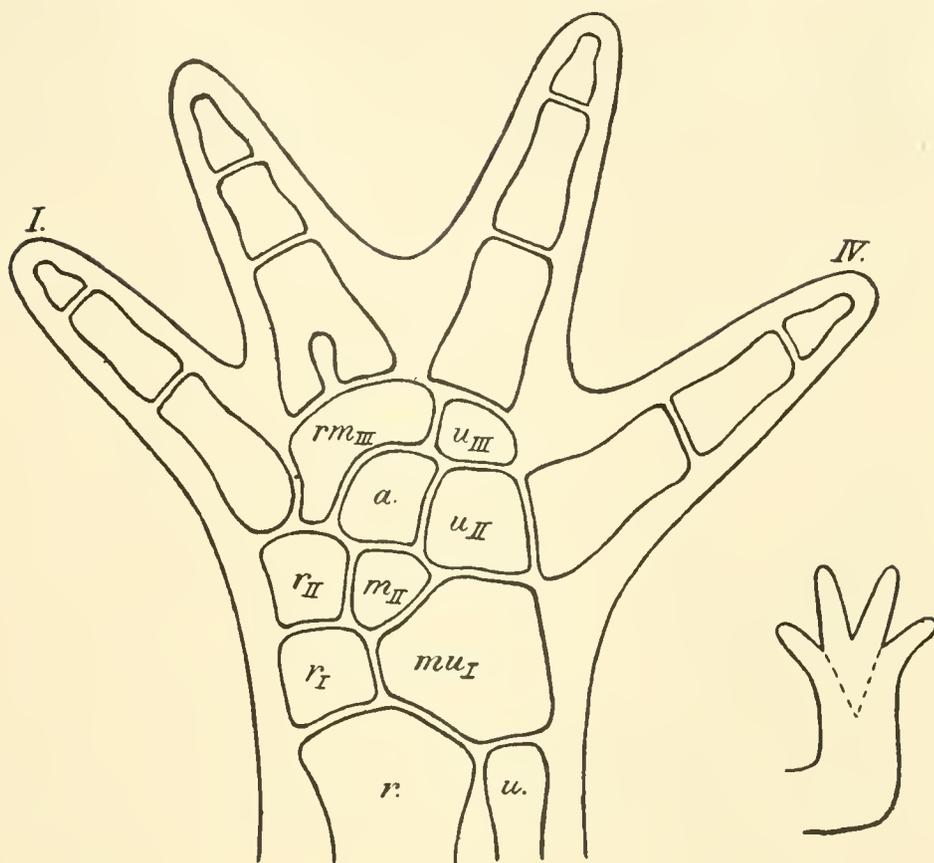
Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulna. r_I Radiale. mu_I Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , rm_{III} , u_{II} Carpale 1—3. a , b , c nicht analysierbares 4. u. 2. überschüssige Carpalia. I u. IV die beiden stehengebliebenen Finger.

wir noch zwei Carpalia, das eine (*a*) von ungewöhnlicher Größe über Intermedium und Ulnare (mu_I) liegend und das andere (*b*) in das Bereich der Metacarpalia hinein verschoben. Letzterm sitzt dann der regenerierte Finger auf.

Fig. H¹ zeigt zwischen den beiden stehengebliebenen Zehen ein Regenerat, an dem äußerlich 4 Zehen deutlich erkennbar waren. Die Skeletverhältnisse dieses Falles sind höchst interessant. Der Carpus besteht zunächst normal aus dem Radiale r_I , Intermedium und Ulnare mu_I , dem Centrale m_{II} und den Carpalia r_{II} , rm_{III} und u_{II} . Außerdem sind aber noch drei weitere kleinere Carpalia vorhanden (*a—c*). Der 1. Finger liegt in extremer Abductionsstellung und sitzt somit der radialen Fläche des Carpale rm_{III} auf. Weiter gehen von der vordern (distalen) Fläche des letztgenannten Carpale 2 neugebildete Finger ab, von ihnen greift der mehr nach außen gelegene mit seiner Basis zum Teil auf ein weiteres Carpale (*a*) über. Diesem letztern Carpale *a* sitzt ein besonderer in Bildung begriffener Knorpelast auf, der wahrscheinlich späterhin zu einem 5. Fingerregenerat ausgewachsen wäre. Von dem gleichen Carpale *a* sowie von dem seitlich sich anschließenden Carpale *c* geht ein weiterer Finger ab, der von zwei Metacarpalia ausgeht, die sich dann zur Bildung eines einzigen Fingers vermittelt einer breiten Phalanx vereinigen. Der 4. äußerlich sichtbare regenerierte Finger sitzt dem Carpus schließlich gar nicht mehr auf, sondern geht von dem Metacarpale des 5. Fingers ab, das einen eigentümlichen Vorsprung an dieser Stelle aufweist.

Es zeigt dieser Fall recht deutlich, wie die äußern morphologischen Verhältnisse der Fingerbildungen keinen sichern Rückschluß auf den Aufbau des innern Skelets gestatten. Einen weitem Beweis dafür erbringt die folgende Abbildung (Fig. J¹) einer äußerlich normal regenerierten Hand einer Larve von *Triton cristatus*.

Betrachten wir nämlich deren Skeletverhältnisse, so finden wir Abweichungen, die nicht nur durch vorgerücktere Entwicklung in der Metamorphose zu erklären sind, wie die Trennung des Radiale r_I vom dem Carpale r_{II} , sondern die zum Teil anormale Bildungen darstellen. Der Carpus dieses Regenerats besteht aus dem Radiale r_I , das sich, wie schon erwähnt, bereits von dem Carpale r_{II} getrennt hat, weiterhin aus dem Intermedium u. Ulnare mu_I , dem Centrale m_{II} , dem Carpale tm_{III} und den beiden Carpalia u_{II} und u_{III} , die sich ebenfalls bereits getrennt haben. Außerdem ist aber noch ein weiteres überzähliges Carpale *a* vorhanden; es entspringt ferner der

Fig. J¹.

Rechte vordere regenerierte Extremität einer Larve von *Triton cristatus* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radius. *u* Ulna. *r_I* Radiale. *mu_I* Intermedium + Ulnare. *m_{II}* Centrale. *r_{II}*, *rm_{III}*, *u_{II}* u. *u_{III}* Carpalia 1—4. *a* überschüssiges Carpal. *I* u. *IV* die beiden stehengebliebenen Finger.

1. regenerierte Finger mit zwei Metacarpalia, die sich allerdings bald vereinigen.

Einen weiteren ähnlichen Fall zeigt Fig. K¹. Wiederum sehen wir äußerlich 2 normal regenerierte Finger, die allerdings etwas plump erscheinen und in einem großen Teile ihres Verlaufes miteinander verwachsen sind. Die innern Skeletverhältnisse sind nun recht bemerkenswert. Vom Carpus normal vorhanden das Radiale *r_I*, Intermedium und Ulnare *mu_I*, das Centrale *m_{II}* und noch die beiden Carpalia *r_{II}* und *u_{II}*. Zwischen dem Carpale *u_{II}* und dem Centrale *m_{II}* befindet sich bereits anormalerweise ein weiteres Carpale *a*, und endlich schließt sich distalwärts an diese aus Carpale *u_{II}*, aus dem eben beschriebenen überschüssigen Carpale *a*, aus dem Carpale *r_{II}* sowie aus dem Centrale *m_{II}* gebildete Reihe noch eine weitere aus fünf Carpalia (*b—f*) bestehende Reihe an, so daß der Carpus nun-

mehr aus 11 einzelnen Teilen besteht, gegenüber der Normalzahl von 7. Die beiden regenerierten Finger verhalten sich sonst normal, nur sind ihre Metacarpalia ungewöhnlich breit, so daß ihre Basalkante sich über vier Carpalia der letzten Reihe erstrecken.

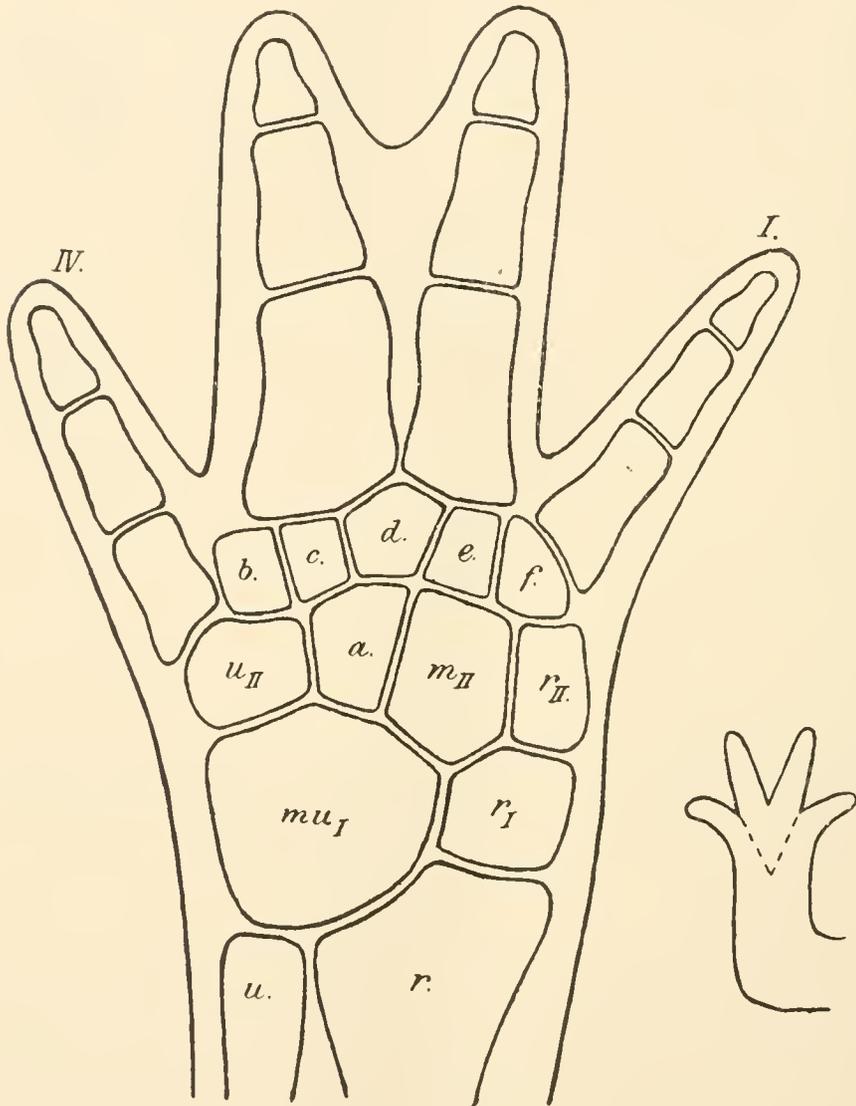


Fig. K¹.

Linke vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radius. *u* Ulna. *rI* Radiale. *muI* Intermedium + Ulnare. *mII* Centrale. *rII* u. *uII* Carpale 1 u. 3. *a-f* nicht analysierbare Carpalia 2 u. 4 sowie 4 überschüssige Carpalia. *I* u. *IV* die beiden stehengebliebenen Finger.

Schließlich sei noch ein 5. Fall dieser Versuchsreihe in Fig. L¹ abgebildet. Bei demselben ist nur eine Zehe regeneriert, die an ihrer Spitze eine Gabelung aufweist. Die Skeletverhältnisse zeigen, daß der Carpus wohl in der Anzahl seiner Elemente sich normal

verhält, aber in Form und Größe derselben von den normalen Gestaltungsverhältnissen beträchtlich abweicht. Besonders bemerkenswert ist der Spalt, der einerseits zwischen dem Radiale r_I , dem Carpale r_{II} sowie rm_{III} und andererseits dem Intermedium und Ulnare mu_I

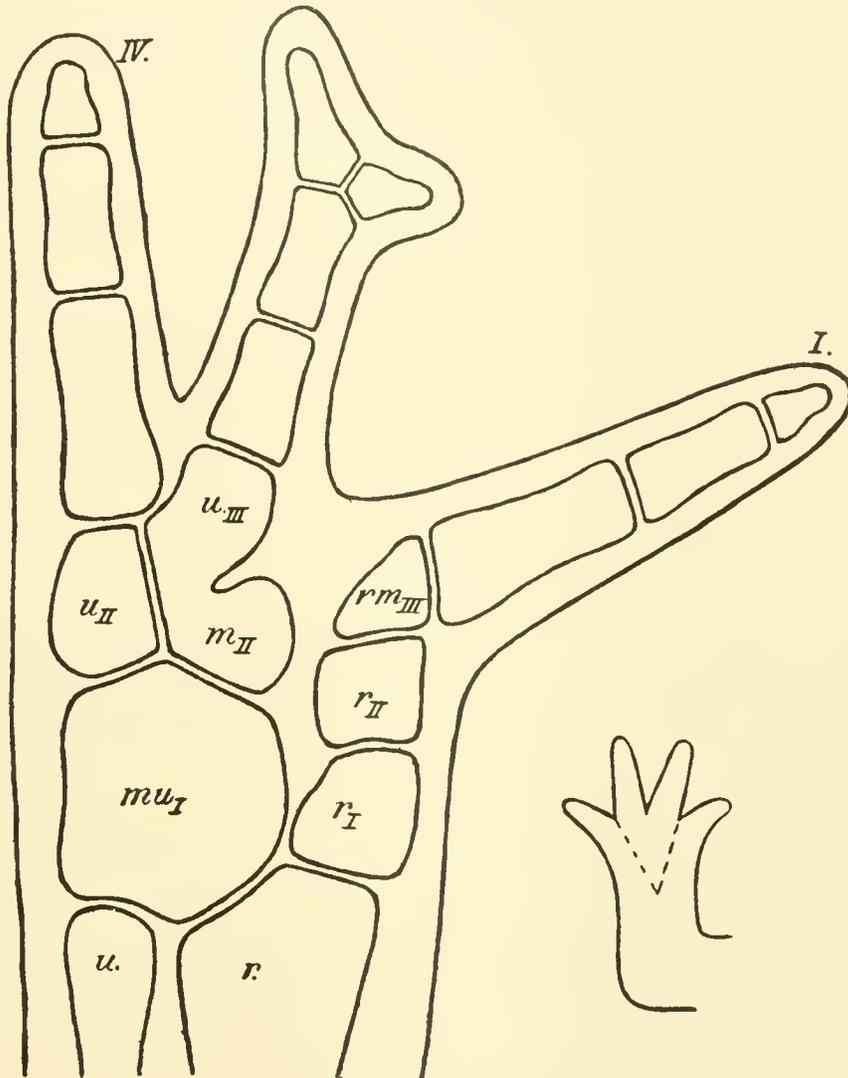


Fig. L¹.

Linke vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulna. r_I Radiale. mu_I Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , rm_{III} , u_{II} u. u_{III} Carpalia 1—4. I u. IV die beiden stehengebliebenen Finger.

sowie dem Centrale m_{II} , das mit dem Carpale u_{III} verwachsen ist, besteht, da er vollständig der einen Schnittrichtung der Operationsmethode entspricht. Von dem Carpale u_{III} geht dann der regenerierte Finger aus, dessen erste Phalanx zwei weitere Phalangen

trägt, so daß auf diese Weise die auch schon äußerlich sichtbare Gabelung des regenerierten Fingers zustande kommt. Diese wird höchst wahrscheinlich erst sekundär durch eine Verletzung des regenerierenden Fingers eingetreten sein.

II. Eine zweite Operationsmethode an der vordern Extremität bestand darin, daß der 1., 2. und 3. Finger einschließlich ihrer Carpalia durch einen schrägen Schnitt amputiert wurde, so daß der 4. Finger allein stehen blieb.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
15 <i>Triton taeniatus</i>	9	2 Tiere mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 3 Fingern. Fig. M ¹	Bei 4 Tieren ist der stehengebliebene Finger nekrotisiert, es erfolgte danach normale Regeneration der Hand mit je 4 Fingern
5 <i>Triton alpestris</i>	4	1 Tier mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 3 Fingern	
15 <i>Triton taeniatus</i>	9	3 Tiere mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 3 Fingern 1 Tier mit nur 1 regenerierten Finger, also insgesamt mit 2 Fingern 1 Tier mit 4 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 5 Fingern. Fig. N ¹	Einem Tier ist der stehengebliebene Finger nekrotisiert, es erfolgte danach normale Regeneration der Hand mit 4 Fingern
20 <i>Triton alpestris</i>	14	3 Tiere mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 3 Fingern 1 Tier mit 5 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 6 Fingern	

Wie in der Tabelle bereits angegeben, trat auch bei dieser Operationsmethode in vereinzelt Fällen Nekrose des stehen gebliebenen Fingers ein. Bei der Regeneration kam es sehr oft zu unterzähligen Bildungen, jedoch trat gelegentlich auch Superregeneration ein.

In Fig. M¹ ist ein Regenerat mit nur 2 Zehen abgebildet. Die Skeletverhältnisse lassen einen ganz normalen Carpus erkennen. Der 4. stehengebliebene Finger verhält sich ebenfalls normal. Von den beiden regenerierten Fingern sitzt der 1. dem Carpale r_{II} und rm_{III} auf. Seinem Metacarpale sitzt seitlich ein weiteres Metacarpale auf, das sich mit einem dritten, welches dem Carpale rm_{III} sowie

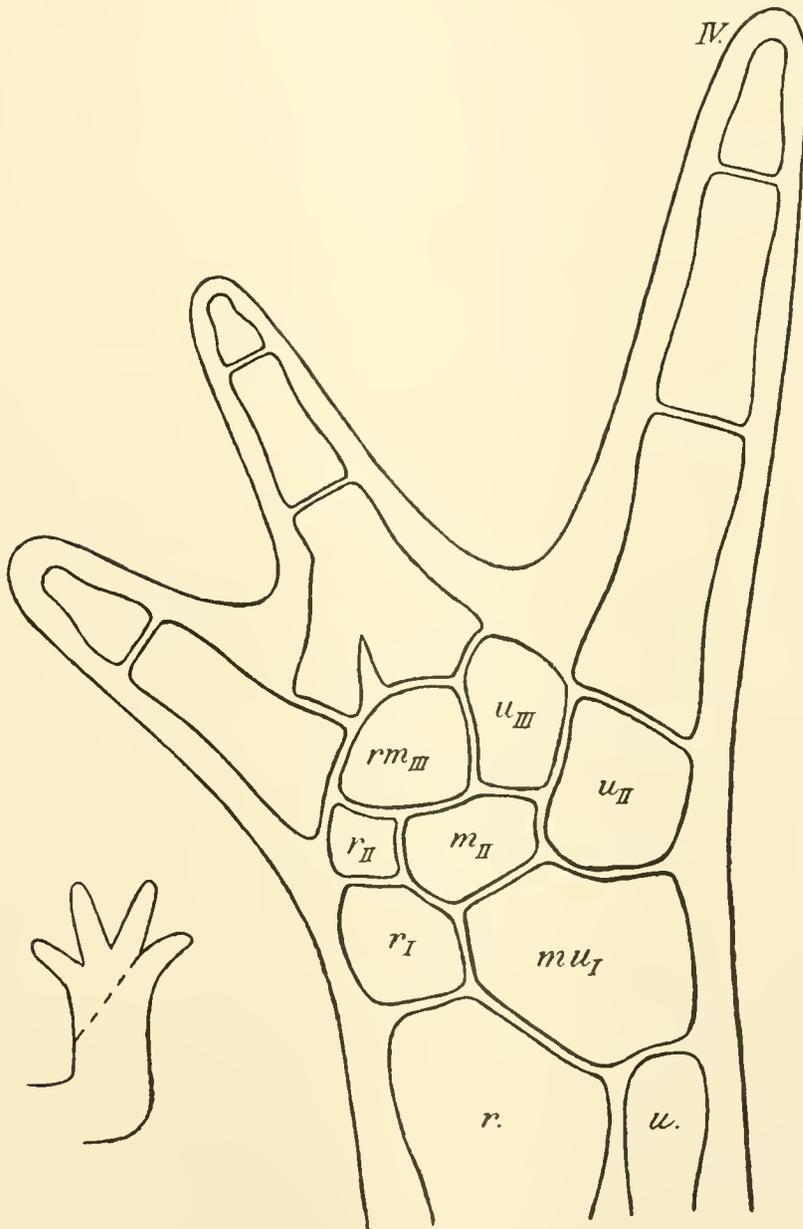


Fig. M¹.

Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton taeniatus* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulnare. r_I Radiale. $m u_I$ Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , rm_{III} , u_{II} u. u_{III} Carpalia 1—4. IV der stehengebliebene Finger.

u_{III} aufsitzt und einen normalen Finger trägt, verschmilzt. Es waren also wohl 3 Strahlen angelegt, jedoch erlitt der eine derselben eine Verschiebung auf das benachbarte Metacarpale der einen Seite und vereinigte sich weiter mit dem der andern Seite, so daß äußerlich nur 2 Finger in Erscheinung traten.

Fig. N¹ zeigt ein Regenerat mit 4 Fingern, so daß also eine 5fingerige Hand zustande kam. Betrachten wir die Skeletverhältnisse dieses Falles, so sehen wir zunächst vom Carpus normal ge-

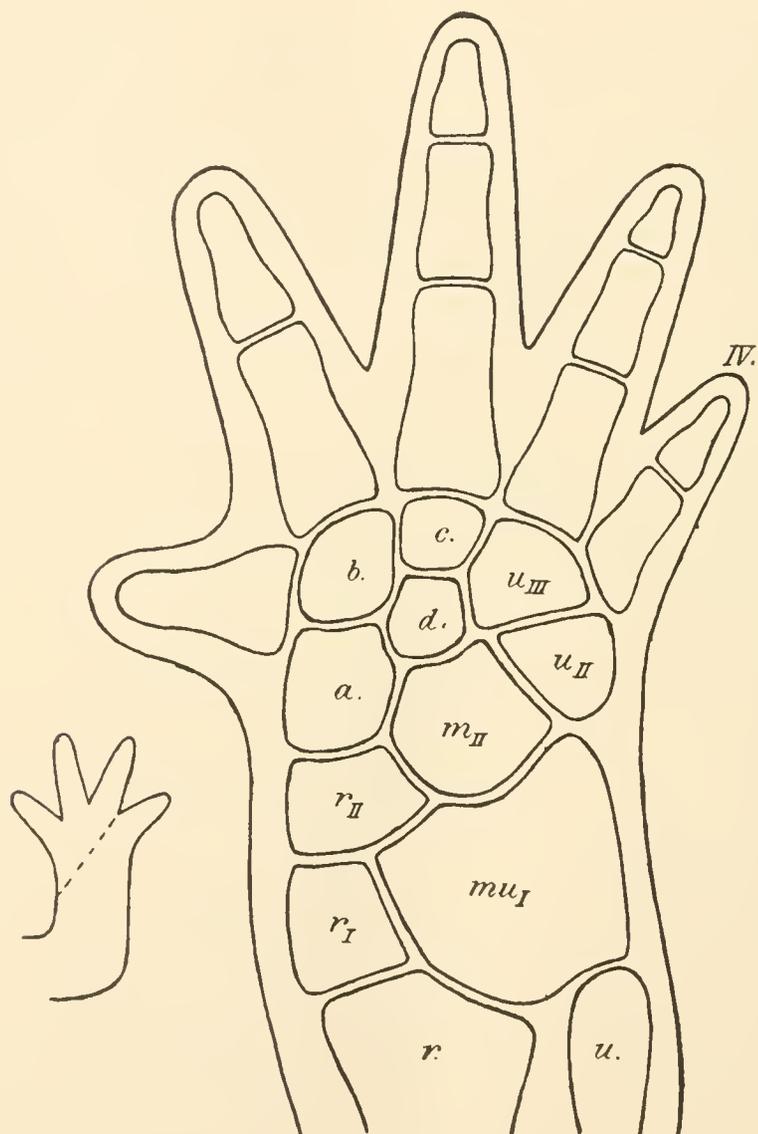


Fig. N¹.

Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton taeniatus* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulna. r_I Radiale. m_{u_I} Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , u_{II} u. u_{III} Carpalia 1, 3 u. 4. $a-d$ nicht analysierbares Carpale 2 sowie 3 überschüssige Carpalia. IV die 4 stehengebliebenen Finger.

bildet das Radiale r_I , Intermedium und Ulnare mu_I , das Centrale m_{II} , die Carpalia r_{II} , u_{II} und u_{III} . Das Carpale rm_{III} ist nicht mehr zu analysieren, da an seiner Stelle insgesamt vier Carpalia ($a-d$) vorhanden sind, vielleicht hervorgegangen aus einem Zerfall des genannten Carpale in mehrere Stücke. Es setzt sich dieser Carpus also aus 10 einzelnen Skeletteilen zusammen gegenüber der Normalzahl von 7. Der 4., stehengebliebene Finger verhält sich normal, indem er dem Carpale u_{II} und u_{III} aufsitzt. Von Carpale u_{III} geht ein weiterer Finger ab, der also dem 3. entspräche. Der 1. und 2. Finger dieser regenerierten Hand entspringen normal von einem Carpale (b) aus, das man somit als Carpale rm_{III} deuten könnte, jedoch ist dies wie schon erwähnt sehr fraglich. Der überzählige Finger wäre also hier der 3., der ja auch einem überschüssigen Carpale (c) aufsitzt. Wie also die Skeletverhältnisse erkennen lassen, ist es einfach ausgeschlossen die Bildung dieser 5fingerigen Hand etwa als eine atavistische zu bezeichnen, denn der Carpus stimmt keineswegs mit dem einer pentadactylen Extremität überein.

III. Eine 3. Operationsmethode, die im Prinzipie der eben beschriebenen entspricht und die bereits BONNET anwandte, wurde in der Weise ausgeführt, daß der 2., 3. und 4. Finger samt ihrer zugehörigen Carpalia schräg amputiert wurde, so daß diesmal der 1. Finger stehen blieb.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
5 <i>Triton alpestris</i>	3	1 Tier mit 5 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 6 Fingern. Fig. O ¹ 1 Tier mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt 3 Fingern. Fig. P ¹	
20 <i>Triton alpestris</i>	12	2 Tiere mit 4 regenerierten Fingern, also insgesamt 5 Fingern 1 Tier mit 5 regenerierten Fingern, also insgesamt 6 Fingern 2 Tiere mit nur 2 regenerierten Fingern, also insgesamt 3 Fingern. Fig. Q ¹	Einem Tier ist der stehengebliebene Finger nekrotisiert, danach erfolgte normale Regeneration der Hand mit 4 Fingern

Im allgemeinen habe ich ganz ähnliche Resultate wie nach der vorhergehenden Operationsmethode erhalten. Näher beschreiben möchte ich nun nur noch 3 Rekonstruktionsbilder, die ein deutlicher Beweis für die Mannigfaltigkeit dieser abnormen Bildungen darstellen.

Zunächst sehen wir in Fig. O¹ ein Regenerat mit 5 neugebildeten Fingern. Betrachten wir wieder die Skeletverhältnisse dieses recht bemerkenswerten Falles, so sind vom Carpus normal

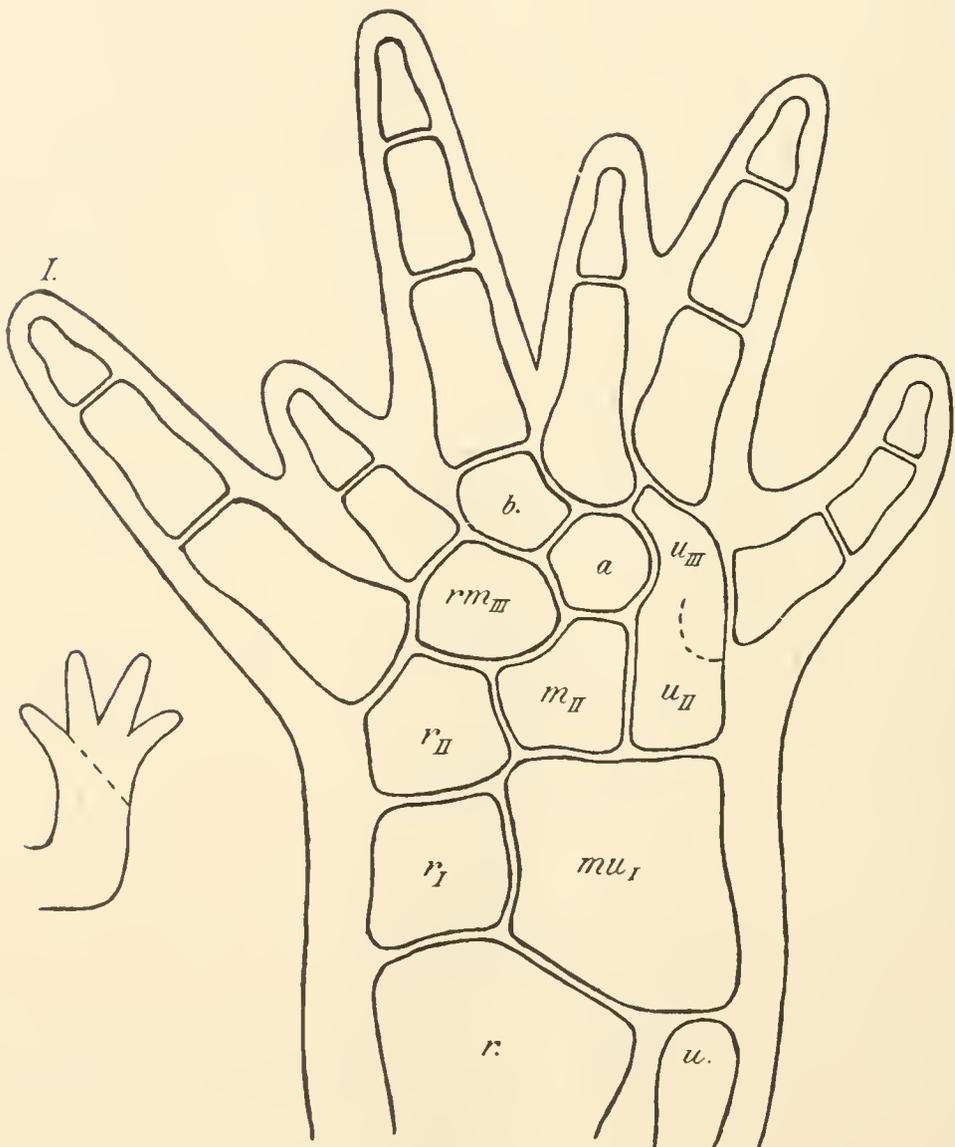


Fig. O¹.

Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radius. *u* Ulna. *r_I* Radiale. *mu_I* Intermedium + Ulnare. *m_{II}* Centrale. *r_{II}*, *rm_{III}*, *u_{II}* u. *u_{III}* Carpalia 1–4. *a* u. *b* überschüssige Carpalia.
I der 1. stehengebliebene Finger.

gebildet das Radiale r_I , das Intermedium und Ulnare mu_I , das Centrale m_{II} und die beiden Carpalia r_{II} sowie rm_{III} . Die Carpalia u_{II} und u_{III} sind anscheinend zu einem schmalen Skeletstück verschmolzen, das 2 der regenerierten Finger trägt. Weiterhin sind noch 2 Carpalia vorhanden, denen auch je 1 regenerierter Finger aufsitzt; von ihnen ist das eine (a) proximal direkt von benachbarten

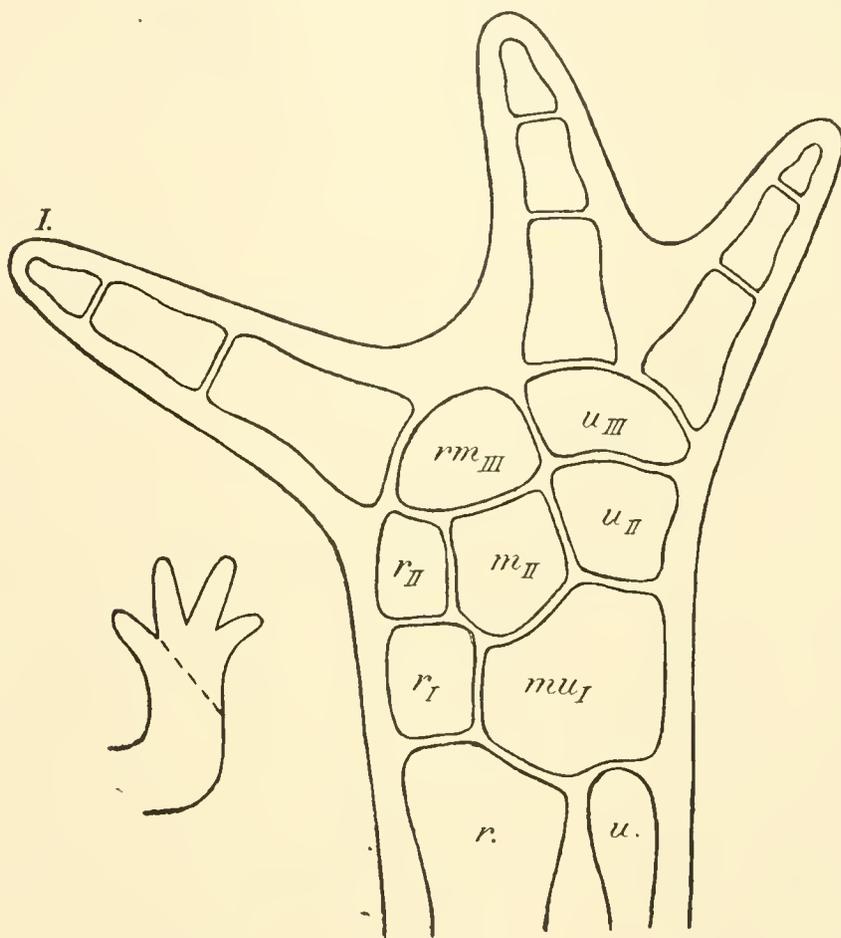


Fig. P¹.

Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulna. r_I Radiale. mu_I Intermedium + Ulnare. m_{II} Centrale. r_{II} , rm_{III} , u_{II} u. u_{III} Carpalia 1—4. I der 1 stehengebliebene Finger.

Skeletteilen der normalen Hand eingeschlossen, während das zweite frei am Vorderrande des Carpus liegt. Schließlich geht noch vom Carpale rm_{III} ein weiterer neugebildeter kleiner Finger ab. Der 1. stehengebliebene verhält sich normal, so daß also diese regenerierte Hand im ganzen 6 Finger zeigt.

Fig. P¹ zeigt ein Regenerat mit nur 2 Fingern und einem nor-

malen Finger. Die Skeletverhältnisse lassen einen fast normalen Carpus erkennen, bis auf die Lagebeziehungen der Carpalia u_{II} und u_{III} , die normalerweise ja nicht voreinander, sondern seitlich nebeneinander liegen. Der stehengebliebene 1. Finger verhält sich vollständig normal. Dem Carpale u_{III} sitzen 2 regenerierte Finger auf. Es fehlt also hier der eigentliche 2. noch von dem Carpale rm_{III} ausgehende Finger vollständig.

Schließlich ist noch in Q^1 ein Fall abgebildet, bei dem äußerlich ebenfalls nur 2 regenerierte Finger in Erscheinung traten,

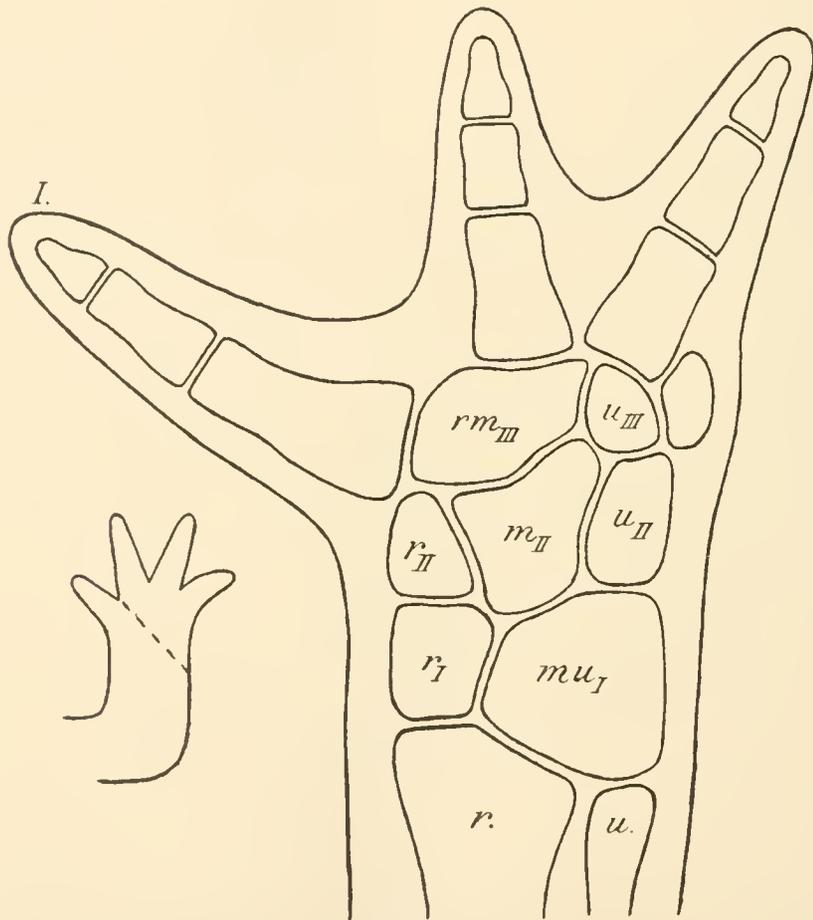


Fig. Q^1 .

Rechte vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. r Radius. u Ulna. rI Radiale. muI Intermedium + Ulnare. mII Centrale. rII , $rmIII$, uII u. $uIII$ Carpalia 1—4. I der 1. stehengebliebene Finger.

dessen Skeletverhältnisse jedoch, wie wir gleich sehen werden, bereits Andeutungen des 4. Fingers erkennen lassen. Bei diesem Regenerat ist der Carpus normal gebildet. Fernerhin verhält sich auch der 1. Finger gleichfalls normal, indem er dem Carpale r_{II} und

rm_{III} aufsitzt. Von letztgenanntem Carpale geht dann der 1. regenerierte, also 2 Finger ab. Der 3. sitzt dem Carpale *u_{III}* auf, und endlich tritt noch der 4. Finger in Gestalt eines kleinen Knorpelstückes auf, das eine durchaus normale Lagerung einnimmt und wahrscheinlich späterhin einen voll ausgebildeten 4. Finger geliefert hätte.

IV. Eine weitere Operationsmethode an der vordern Extremität bestand darin, daß je der 1. und 2., sowie der 3. und 4. Finger zusammen mit ihren zugehörigen Carpalia durch je einen Schrägschnitt amputiert wurde.

Versuchstiere	normal regeneriert	abnorm regeneriert	Besondere Bemerkungen
20 <i>Triton alpestris</i>	17	1 Tier mit innen 3, außen 2 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 5 Fingern	
20 <i>Triton taeniatus</i>	14	1 Tier mit innen 2, außen nur 1 regenerierten Finger, also insgesamt mit 3 Fingern 1 Tier mit innen 2, außen 3 regenerierten Fingern, also insgesamt 5 Fingern. Fig. R ¹ 1 Tier mit innen und außen je 3 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 6 Fingern	
5 <i>Triton alpestris</i>	3	1 Tier mit innen und außen je 3 regenerierten Fingern, also insgesamt 6 Fingern 1 Tier mit innen 2, außen 3 regenerierten Fingern, also insgesamt mit 5 Fingern. Fig. S ¹	
20 <i>Triton taeniatus</i>	15	1 Tier mit innen 2, außen mit 1 regenerierten Finger, insgesamt also 3 Fingern 1 Tier mit innen 2, außen 3 regenerierten Fingern, insgesamt also mit 5 Fingern	

Der Erfolg war, wie auch aus der Tabelle hervorgeht, in der Mehrzahl der abnormen Bildungen eine Superregeneration. Von besonderem Interesse sind von diesen Superregeneraten diejenigen, welche eine scheinbar normale 5 fingerige Hand darstellen. Ein solches

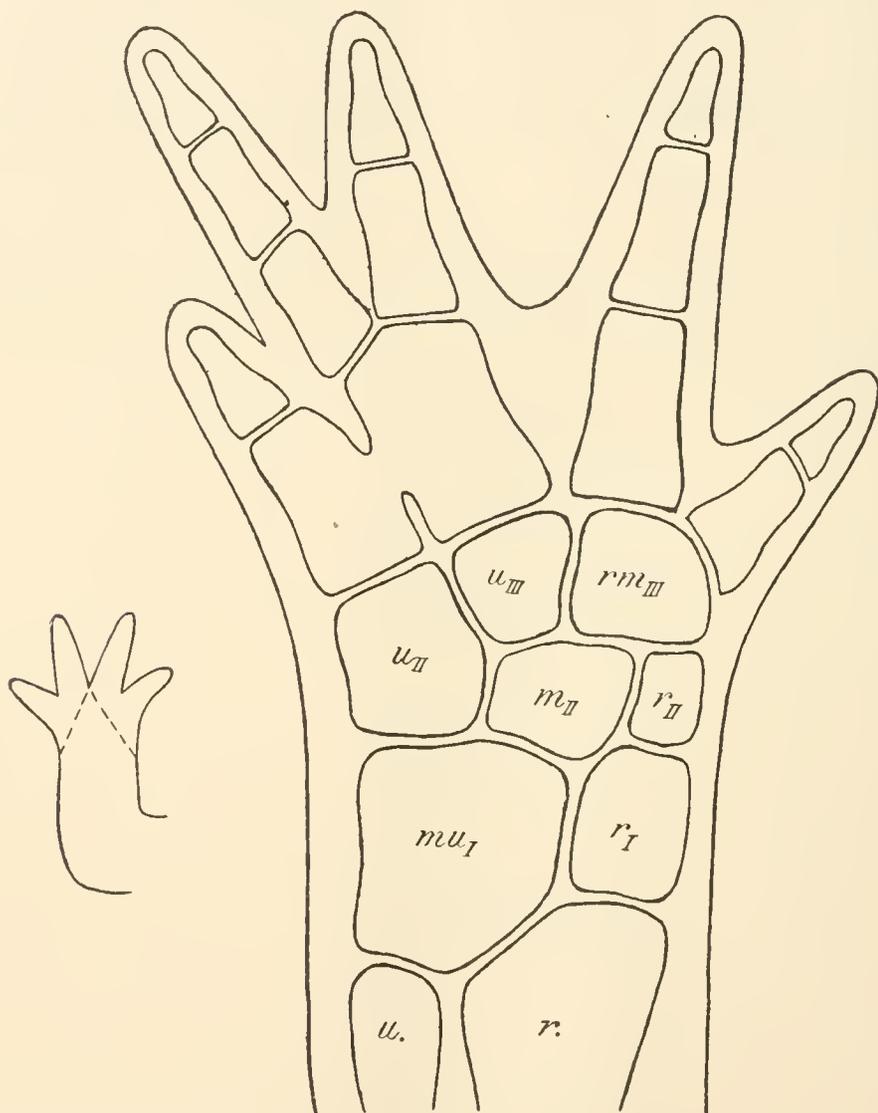


Fig. R¹.

Linke vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton taeniatus* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radius. *u* Ulna. *rI* Radiale. *muI* Intermedium + Ulnare. *mII* Centrale. *rII*, *rmIII*, *uII* u. *uIII* Carpalia 1—4.

Regenerat sehen wir in Fig. R¹ von einem *Triton taeniatus* abgebildet. Es zeigen nun die Skeletverhältnisse ohne weiteres, daß diese Fünfstrahligkeit nur scheinbar ist, daß vielmehr dem Regenerat durchaus der 4strahlige normale Typus zugrunde liegt. Es ist nicht nur entsprechend dem normalen Verhalten der Carpus normal

ausgebildet, sondern es sitzen ihm in der gleichen Normalzahl auch nur 4 Metacarpalia auf. Die letzten beiden Metacarpalia sind allerdings abnorm verbreitert und zeigen in ihrer Mitte eine schmale Verbindungsbrücke. Dem einen dieser Metacarpalia sitzen 2 Finger auf, von denen der eine aus 2, der andere aus 3 Phalangen sich zusammensetzt. So erhalten wir äußerlich sichtbar eine 5fingerige Hand, die aber bei näherer Untersuchung nichts weiter als eine normale 4fingerige darstellt, deren 3. Finger eine dichotomische Teilung zeigte. Ob letztere nun primär oder gar erst sekundär durch Verletzung des regenerierenden Fingers erfolgte, ist nicht zu entscheiden.

Der 2. in Fig. S¹ abgebildete Fall einer 5fingerigen Hand von *Triton alpestris* verhält sich nicht so einfach, da hier auch im Carpus anormale Verhältnisse vorliegen. Die Hand besteht hier zunächst aus dem Radiale r_I , dem Intermedium und Ulnare mu_I , dem Centrale m_{II} , dem Carpale r_{II} und u_{II} . Außerdem sind noch 6 weitere Carpalia ($a-f$) vorhanden, so daß dieser Carpus wiederum aus 11 Skeletteilen sich zusammensetzt gegenüber der Normalzahl von 7. Die letzte Carpalreihe wird aus 3 Carpalia ($d-f$) gebildet, die in keiner Weise mit den normal vorhandenen übereinstimmen. Diesen sitzen nun 4 Metacarpalia auf, von denen das 3. besonders breit ist und wiederum 2 Finger trägt. Auch hier läßt es sich nicht entscheiden, ob dies eine primäre Bildung ist, indem vielleicht zwei ursprünglich getrennte Metacarpalia späterhin miteinander verschmolzen, oder ob diese Gabelung sekundär durch eine Verletzung des sich regenerierenden Fingers hervorgerufen wurde. Ganz unerklärlich bleibt immerhin die Überzahl der Carpalia, die nicht weniger als 4 beträgt.

Bevor ich nun zur allgemeinen Besprechung der Resultate dieser Operationsmethoden, welche darauf gerichtet waren eine Superregeneration von Zehen und Fingern zu erzielen, übergehe, möchte ich noch die Ergebnisse einer andern Methode schildern, die bereits von BARFURTH angewendet wurde, um Superregeneration ganzer Hände und Füße zu erzielen.

Diese Operationsmethode besteht darin, daß nach Amputation der Hand resp. des Fußes der Unterarm (Unterschenkel) gespaltet wurde. Es entstanden so 2 Regenerationszentren, von denen aus nun die Regeneration je einer Hand resp. Fußes erfolgen sollte.

Es wurden 50 Tiere auf diese Weise operiert, jedoch infolge zumeist eintretender Nekrose nur in einem Falle eine wirkliche

Doppelbildung der Hand erhalten, die dadurch besonders beachtenswert ist, daß eine der regenerierten Hände 5 Finger aufweist, wie Fig. T¹ zeigt. Es liegt also hier nach BARFURTH ein Fall von echter Polydactylie vor. Betrachtet man die Skeletverhältnisse dieser über-



Fig. S¹.

Linke vordere regenerierte Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen nach erfolgter nebenstehender schematisch angedeuteter Operation. *r* Radius. *u* Ulna. *rI* Radiale. *muI* Intermedium + Ulnare. *mII* Centrale. *rII*, *uII* Carpale 1 u. 3. *a-f* die nicht analysierbaren Carpale 2 u. 4 sowie 4 überschüssige Carpalia.

schüssig gebildeten 5fingerigen Hand, die in Fig. U¹ abgebildet sind, so erkennt man, daß der Carpus in auffallender Weise mit dem Tarsus einer normalen hintern Extremität übereinstimmt, da das

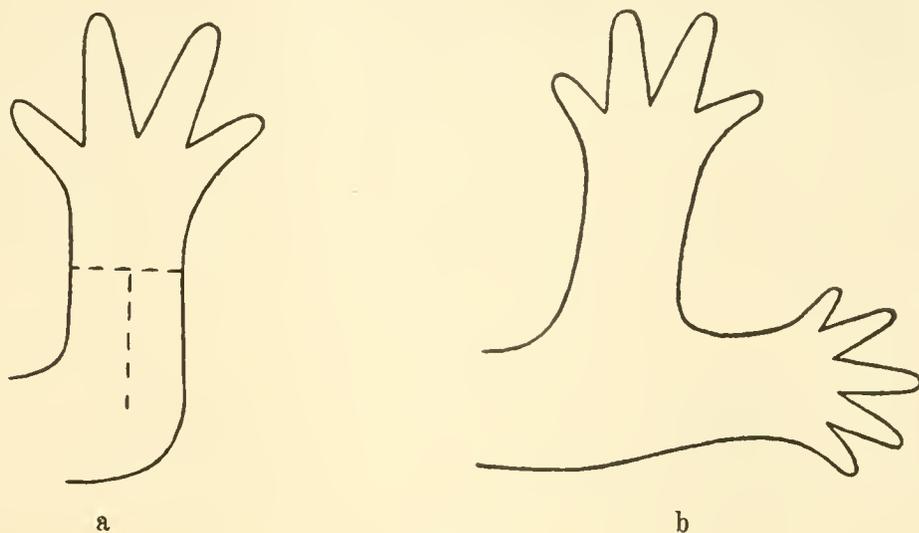


Fig. T¹.

a die schematisch angedeutete Operationsmethode, *b* ein durch diese Methode erzielttes Regenerat der rechten vordern Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris*.

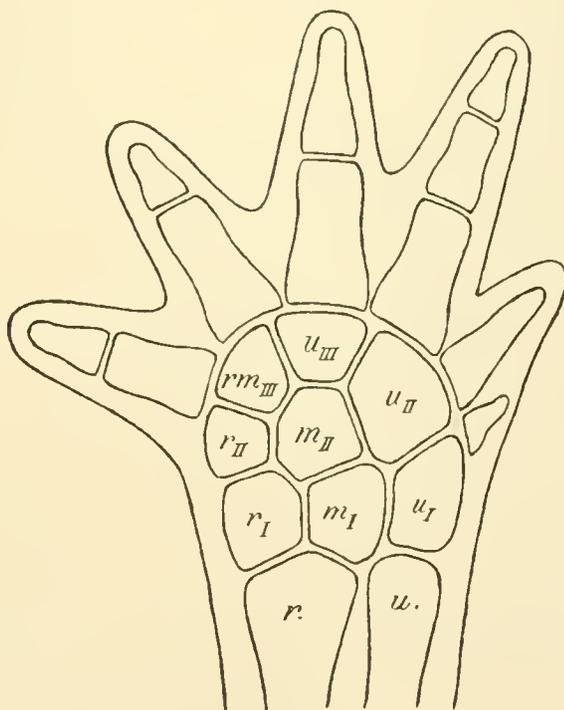


Fig. U¹.

Die fünffingerige regenerierte Hand des in Fig. T₁ b abgebildeten Regenerats von der Dorsalseite gesehen. *r* Radius. *u* Ulna. *r_I* Radiale. *m_I* Intermedium. *u_I* Ulnare. *m_{II}* Centrale. *r_{II}*, *r_{III}*, *u_{II}* u. *u_{III}* Carpalia 1—4.

Intermedium und Ulnare getrennt sind. Man könnte somit diese Bildung der 5fingerigen Hand zweifellos als eine atavistische bezeichnen, wenn nicht noch weiterhin bereits ein 6. Finger (*VI*) in Form eines kleinen Knorpelstückes aufträte. Immerhin ist die Übereinstimmung dieses Carpus mit dem Tarsus eines normalen Fußes

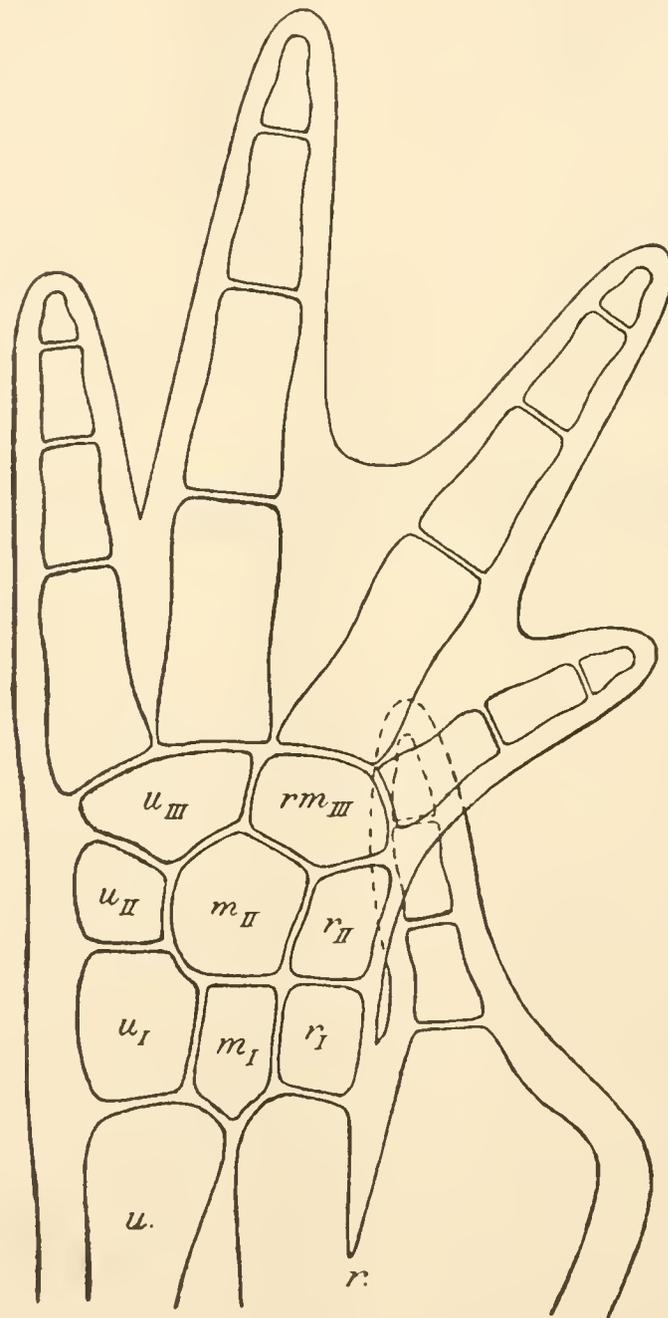


Fig. V¹.

Ein 2. durch die in Fig. T¹ a. dargestellte Operationsmethode erlangtes Regenerat einer linken vordern Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsal-seite gesehen. *r* Radius. *u* Ulna. *rI* Radiale. *mI* Intermedium. *uI* Ulnare. *mII* Centrale. *rII*, *rmIII*, *uII* u. *uIII* Carpalia 1—4.

sehr auffallend, zumal dieselbe auch noch in 2 weiter zu beschreibenden Fällen auftrat.

In dem einen in Fig. V¹ wiedergegebenen Falle handelt es sich um die Regeneration einer normalen 4 fingerigen Hand und einer rudimentären einfingerigen. Makroskopisch war dies schon gut zu erkennen. Der Unterarm war stark verdickt und trug neben einer normalen 4 fingerigen Hand einen rudimentären Stumpf, der radialwärts in einen Finger auslief. Die gleichen Verhältnisse zeigt nun das Rekonstruktionsbild (Fig. V¹). Von besonderem Interesse ist dabei, daß der Carpus der regenerierten Hand in seinen Skeletver-

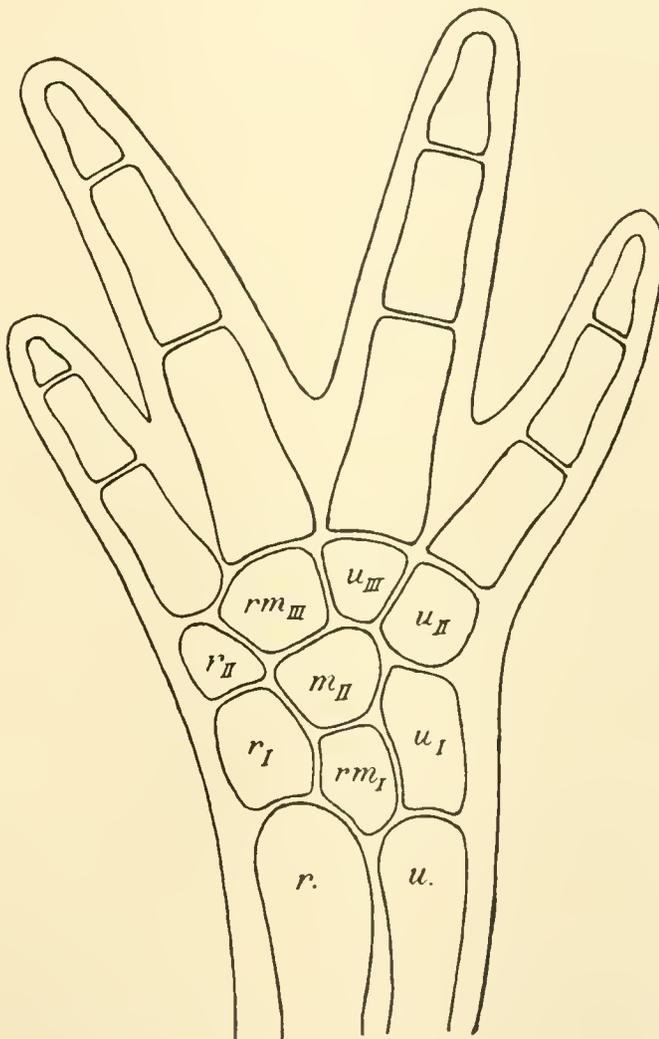


Fig. W¹.

Ein 3. durch die in Fig. T¹ a. dargestellte Operationsmethode erlangtes Regenerat einer rechten vordern Extremität eines erwachsenen *Triton alpestris* von der Dorsalseite gesehen. *r* Radius. *u* Ulna. *r_I* Radiale. *m^I* Intermedium. *u_I* Ulnare. *m_{II}* Centrale. *r_{II}*, *r_{III}*, *u_{II}* u. *u_{III}* Carpalia 1—4.

hältnissen denen eines normalen Fußes entspricht, obwohl nur 4 Finger deutlich ausgeprägt sind.

Am auffallendsten jedoch erscheint diese Übereinstimmung bei einer sonst ganz normal regenerierten vordern Extremität, wie sie in Fig. W¹ abgebildet ist. Wieso es hier zur Trennung von Intermedium und Ulnare kommt, läßt sich nicht erklären, denn als eine atavistische Bildung kann man den Fall doch nicht gut ansehen, da der 5. Finger vollständig fehlt und man auch nicht annehmen kann, daß er noch erscheint, da das Regenerat, bereits über 8 Monate alt war.

Im Folgenden sollen nun auf Grund dieser Versuchsergebnisse die einzelnen von den verschiedenen Autoren aufgestellten Hypothesen kritisch beleuchtet und auf ihre Berechtigung hin geprüft werden, wo zugleich die mutmaßlichen Ursachen, welche für das Zustandekommen dieser abnormen Regenerate verantwortlich gemacht werden können, zu erörtern sind.

Die wahre Polydactylie.

Die wahre Polydactylie stellt einen Begriff dar, den, wie aus dem Literaturüberblick zu ersehen ist, BARFURTH geschaffen hat. Es handelt sich bei dieser Form der Polydactylie um eine reine Vermehrung der Finger- resp. Zehenzahl. BARFURTH rechnet hierher vor allem die Fälle, in denen eine 5fingerige Hand an Stelle der normalen 4fingerigen vordern Amphibienextremität auftritt, Fälle, die dadurch eine besondere Bedeutung gewinnen, daß BARFURTH in ihnen atavistische Bildungen sieht.

Wie bereits TORNIER betont hat, kann ein Beweis für diese Hypothese erst dann als erbracht betrachtet werden, wenn die Skeletverhältnisse einer solchen regenerierten 5fingerigen Hand mit denen eines normalen Fußes übereinstimmen. Diese Forderung traf nun in keinem der von mir untersuchten Regenerate zu.

Der typischste Fall wohl, den ich erhalten habe, ist der in Fig. U¹ abgebildete. Es handelte sich hier um die Regeneration einer 5fingerigen Hand nach Amputation der normalen vordern Extremität im Unterarm und darauf folgenden Spaltung des letztern. Die regenerierte 5fingerige Hand zeigte wohl eine auffallende Übereinstimmung ihres Carpus mit dem Tarsus eines normalen Tieres, aber wie die nähere Untersuchung ergab, war neben den 5 Fingern noch ein 6. Finger angelegt, so daß man also selbst diesen Fall nicht ohne

weiteres für eine atavistische Bildung, die eben nur 5 Finger zeigen dürfte, in Anspruch nehmen kann.

Zwei weitere Fälle Fig. V¹ u. W¹, die bei derselben Versuchsreihe erhalten wurden, sind dadurch besonders interessant, daß wohl ihr regenerierter Carpus mit einem normalen Tarsus übereinstimmt, aber sie besitzen nur 4 typisch ausgeprägte Finger, so daß sie nicht als atavistische Bildungen in Betracht kommen.

Drei weitere Regenerate einer 5fingerigen Hand, die in den Fig. N¹, R¹ u. S¹ abgebildet sind, können ebenfalls nicht als atavistische Bildungen gedeutet werden, da im Falle Fig. R¹ der regenerierte Carpus vollständig normal ist und in den beiden andern Fällen derartig abnorme Zahl- und Gestaltungsverhältnisse der einzelnen Skeletstücke auftreten, wie sie nie mit einem normalen Tarsus in Einklang gebracht werden können.

Diese Fälle zeigen, daß man der Annahme, welche die wahre Polydactylie in der Mehrzahl der Fälle auf Atavismus zurückführen will, doch recht skeptisch gegenüberstehen muß und nur nach genauer Untersuchung der innern Skeletverhältnisse einen Beweis dafür erbringen kann. Besonders hervorgehoben sei aber, daß keinesfalls auf Grund äußerer morphologischer Bildungen solche Schlüsse gezogen werden dürfen.

Falsche und rudimentäre Polydactylie.

Ist es schon mit gewissen Schwierigkeiten verbunden, eine echte Polydactylie von einer falschen, resp. rudimentären zu unterscheiden, so besteht diese Schwierigkeit in noch höherm Maße bei der Unterscheidung der beiden letztgenannten Gruppen. Unter erstern faßt BARFURTH, wie schon erwähnt, die Fälle zusammen, in denen es sich infolge des Auftretens einer ganzen zweiten rudimentären Hand um das scheinbare Hinzufügen eines Fingers oder einer Zehe zur normalen Hand resp. Fuß handelt, während er zu der rudimentären Polydactylie die dichotomische Teilung resp. Verdoppelung eines Fingers oder einer Zehe rechnet.

TORNIER machte schon darauf aufmerksam, daß dieser von BARFURTH gemachten Einteilung der Superregenerationen gewisse Schwierigkeiten im Wege stehen, und konnte sich ihr nicht bedingungslos anschließen.

Als Hinweis für die Schwierigkeit, welche dieser Gruppierung der einzelnen Superregenerationen entgegensteht, diene der in Fig. B¹ abgebildete Fall.

Hier beruht die Vermehrung der Zehenzahl einmal auf dichotomischer Teilung des 4. Metatarsale und auf dem scheinbaren Hinzufügen der 7. Zehe, so daß es nicht möglich ist dieses Regenerat unter die eine oder die andere Gruppe zu bringen.

Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in dem Falle Fig. H¹, der besonders geeignet ist zu zeigen, daß keine rechte Gesetzmäßigkeit bei diesen Prozessen der Superregeneration hervortritt.

Superregeneration.

Zweifelsohne ist hierbei eines der wichtigsten Momente die Schaffung mehrerer Regenerationszentren, die im Verlauf der Regeneration zu mannigfachen Komplikationen führen werden. An sich ist zunächst der Verlauf der Regeneration wohl nicht anders vorzustellen als nach gewöhnlichen Amputationen. Es wird also zuerst ein großer Teil der restierenden Knochenstücke eingeschmolzen werden und dann wiederum die Bildung eines embryonalen Blastems eintreten, aus dem sich durch weitere Differenzierungen die neuen Knorpel- resp. Knochenstücke bilden. Abweichende Entwicklungsvorgänge werden erst dann erfolgen, wenn an verschiedenen Punkten gleichzeitig Regenerationszentren auftreten.

Am günstigsten sind für das Zustandekommen überschüssiger Bildungen die Verhältnisse dann, wenn diese beiden Zentren völlig getrennt voneinander liegen, wie beispielsweise bei den Methoden I und III an der hintern sowie II, III und IV an der vordern Extremität. Hier ist natürlich die Bildung überschüssiger Zehen und Finger außerordentlich begünstigt, während in andern Fällen, wo die beiden Blasteme einander stark genähert sind und miteinander in Konflikt geraten, wie dies beispielsweise bei der zweiten Methode an der hintern und bei der ersten an der vordern Extremität der Fall war, eher die Bildungen rudimentärer und unregelmäßig gestalteter Produkte zu erwarten und tatsächlich auch zu beobachten ist. Eine ausreichende Erklärung für das Zustandekommen dieser abnormen Bildungen ist freilich damit noch nicht gegeben, denn wie die Versuche von GIARD zeigen, können auch durch funktionelle Reize Superregenerationen entstehen. Diese letztere Tatsache wird vielleicht dadurch verständlich, daß man annimmt, das junge embryonale Gewebe eines Regenerats werde unter den auf dasselbe einwirkenden Reizen zu einer größern Produktivität als unter normalen Bedingungen fähig.

Eine wirkliche Aufklärung über die Entstehung dieser abnormen

Bildungen werden wir erst dann erlangen, wenn es gelingt, den Entwicklungsgang derartiger Fälle wirklich zu verfolgen, denn bis jetzt sind nur immer aus einzelnen herausgegriffenen, meist sogar nur nach ihren äußern Morphologie untersuchten Fällen jene Theorien konstruiert worden. Gerade letzteres sei nochmals besonders hervorgehoben, daß man nie von äußern morphologischen Bildungen aus bestimmte Schlüsse ziehen darf, wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist.

Ein Mittel, das bestimmtere Angaben über die Entstehung dieser abnormen Produkte ermöglicht, wäre die Röntgenphotographie, die es erlaubt, ein Stadium längere Zeit während seiner Ausbildung zu verfolgen. Jedoch muß man auch hier immerhin bedenken, daß gerade die ersten Differenzierungen von der größten Bedeutung sind, letztere aber wohl nur mit Hilfe der mikroskopischen Technik festzustellen sein werden.

Literaturverzeichnis.

- BARFURTH, D., 1. Experimentelle Regeneration überschüssiger Gliedmaßen bei Amphibien, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 1, 1894, p. 91—116.
 —, 2. Triton mit überschüssiger fünfzehiger Vordergliedmaße, in: Verh. anat. Ges. 1899.
 —, 3. Ist die Regeneration vom Nervensystem abhängig? *ibid.* 1901.
 BONNET, Sur la reproduction des membres de la Salamandre aquatique. Observations sur la physique etc. par ROZIER, 1. Mém., Vol. 10, Paris 1777; 2. Mém., Vol. 13.
 BRAUS, H., Vordere Extremität und Operculum bei Bombinatorlarven, in: Morphol. Jahrb., Vol. 35, p. 509—590.
 BYRNES, E. F., On the regeneration of limbs in frogs after the extirpation of limb-rudiments, in: Anat. Anz., Vol. 15, 1899.
 COLUCCI, V. S., Intorno alla rigenerazione, degli arti e della coda nei Tritoni. Studio sperimentale, in: Mem. Accad. Bologna, Vol. 6.
 DUMERIL, Description de diverses monstruosités sur Axolotl, in: Nouv. Arch. Mus. Hist. nat. Paris, Vol. 3.
 FRAISSE, P., Die Regeneration von Geweben und Organen bei den Wirbeltieren, besonders Amphibien und Reptilien, Cassel und Berlin 1885.
 GIARD, A., Polydactylie provoquée chez Pleurodeles Waltii, in: CR. Soc. Biol. Paris 1895.
 GODLEWSKY, E., Versuche über den Einfluß des Nervensystems auf die Regenerationserscheinungen der Molche, in: Bull. Acad. Sc. Cracovie 1904.

- GOETTE, A., Über Entwicklung und Regeneration des Gliedmaßenskelets der Molche, Leipzig 1879.
- GOLDSTEIN, K., Kritische und experimentelle Beiträge zur Frage nach dem Einfluß des Centralnervensystems und die embryonale Entwicklung und Regeneration, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 18, 1904.
- HARRISON, R. G., An experimental study of the relation of the nervous system to the developing musculature in the embryo of the frog, in: Amer. Journ. Anat., Vol. 3, 1904.
- KAMMERER, P., Über die Abhängigkeit des Regenerationsvermögens der Amphibienlarven von Alter, Entwicklungsstadium und spezifischer Größe, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 19, 1905.
- KOCHS, W., Versuche über die Regeneration von Organen bei Amphibien, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49, 1897.
- LISSITZKY, E., Durch experimentelle Eingriffe hervorgerufene überzählige Extremitäten bei Amphibien, *ibid.*, Vol. 75, 1910.
- MARCHAND, F., Wundheilung und Transplantation, in: Deutsche Chirurgie 1901.
- PHILIPPEAUX, J. M., 1. Sur la régénération des membres chez l'Axolotl, in: CR. Acad. Sc. Paris 1867.
- , 2. Les membres de la Salamandre aquatique bien extirpés ne régénèrent point, *ibid.*, 1876.
- PIANA, Ricerche sulla polidactilia acquisita determinata sperimentale nei tritoni e sulle code supernumerarie nelle lacertole, in: Ric. Lab. Anat. norm. Roma, Vol. 6, 1894.
- RUBIN, R., Versuche über die Beziehung des Nervensystems zur Regeneration bei Amphibien, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 16, 1903.
- SCHAPER, A., Experimentelle Studien an Amphibienlarven, *ibid.*, Vol. 6, 1898.
- SCHMITT, R., Über G. TORNIER's Operationsmethoden zur Erzeugung von Polydactylie, in: Anat. Anz., Vol. 36, 1910.
- TORNIER, G., 1. Experimentelles und Kritisches über tierische Regeneration, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin.
- , 2. Über Hyperdactylie, Regeneration und Vererbung mit Experimenten, in: Arch. Entw.-Mech., Vol. 3 u. 4, 1896.
- , 3. Über experimentell erzeugte Doppelgliedmaßen von Molchen, in: Zool. Anz., 1897.
- , 4. Über Operationsmethoden, die sicher Hyperdactylie erzeugen, *ibid.*, 1897.
- , 5. Neues über das natürliche Entstehen und experimentelle Erzeugen überzähliger und Zwillingsbildungen, *ibid.*, Vol. 24, 1901.
- WENDELSTADT, 1. Experimentelle Studie über Regenerationsvorgänge am Knochen und Knorpel, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 63, 1904.
- , 2. Über Knochenregeneration, *ibid.*, Vol. 57, 1901.
- WIEDERSHEIM, Das Gliedmaßenskelet der Wirbeltiere, mit besonderer Berücksichtigung des Schulter- und Beckengürtels bei Fischen, Amphibien und Reptilien, Jena 1892.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci.

I. Selacoidei (*Scyllium catulus* Cuvier e *Scyllium canicula* L.).

Per

Osv. Polimanti.

(Dalla sezione fisiologica della Stazione Zoologica di Napoli.)

Con Tav. 8-13 e con 18 figure nel testo.

L'origine dei vertebrati, come si sa, comincia con un acranio, un individuo fatto di metameri completamente uguali fra di loro, sarebbe insomma il tipo *Amphioxus*. Fisiologicamente, come abbiamo bene visto, questo tipo primitivo si spiega col fatto, che tutti i metameri hanno un uguale potere locomotorio, in modo che la locomozione dell'animale non sarebbe che la risultante del movimento dei singoli metameri coordinati però fra di loro; locomobilità, che come abbiamo visto si avvera quasi sempre nei diversi piani. Ho potuto anche stabilire, che per la direzione del movimento il metamero anteriore, più di tutti gli altri in possesso di ordegni sensitivo-sensoriali, è quello che dà il comando alla locomozione. Vedremo di quale importanza filogenetica sia questa tendenza di tutti i metameri a mandare in avanti a quello più anteriore la loro locomobilità, in modo che il metamero anteriore è al caso di prendere la direzione di tutti gli altri metameri, ha insomma un'importanza e una evoluzione maggiore rispetto a tutti gli altri. Questa cessione delle

funzioni verso l'avanti avviene molto più facilmente quanto più questi metameri sono vicini all'estremo anteriore. Naturalmente a questa grande importanza fisiologica del metamero anteriore corrisponde una maggiore ricchezza anatomica in ordigni sensitivo-motorio-sensoriali. Bene a ragione quindi lo STEINER conclude dicendo che „der objective Ausdruck dieser Ausgabe ist eine Wanderung der Funktion nach dem Vorderende“.

Passando dunque dagli acranii ai cranioti si vede, come la funzionalità nervosa andando sempre in avanti si localizza e si raffina in quella parte anteriore che si chiama „cervello“. Avremo un cervello, una vescicola cerebrale quando sul metamero anteriore conduttore, in questo centro generale locomotorio, si sovrappongano come vera e nuova neoproduzione uno o più centri di apparecchi sensoriali superiori. Le funzioni, che secondo le ricerche concordi dei vari autori, si vanno a localizzare in questo cervello sono quelle che appartengono ai 5 organi di senso e che nel cervello propriamente detto degli animali superiori fanno 5 sfere, prima unite e confuse fra di loro e poi nettamente divise. Sono dunque 5 le sfere sensoriali: visiva-uditiva-gustativa-olfattoria-tattile. Nell'uomo poi si aggiunge la sfera della parola. Le altre funzioni noi le ritroviamo più o meno abbozzate anche nei vertebrati inferiori, nei pesci fra gli altri, che sono argomento di questo studio. Tutto lo sviluppo dunque del sistema nervoso nei vertebrati riposa sopra il trasporto di queste funzioni sensoriali verso l'avanti, in modo che questa parte anteriore viene ad avere susseguentemente un rafforzamento morfologico e funzionale, sempre a spese della parte posteriore, che perciò va diventando sempre più povera di funzionalità centrale, se così può chiamarsi. Vedremo più tardi, se e quali modificazioni nel loro carattere hanno subito le sfere dei 5 organi di senso nel passare in avanti, e, nel caso modificazioni sono avvenute, dove queste risiedono e come deve essere in questo caso costituita la corteccia cerebrale, in modo che su di essa possano riunirsi elementi così differenti come sono le funzioni dei cinque sensi. Per ora occupiamoci più da vicino del cervello dei pesci, che a noi interessa e dove già la morfologia ha mietuto allori, sapendolo molto bene individualizzare. Per studiare le funzioni del sistema nervoso di un animale qualunque e quindi anche dei pesci ci servono specialmente i suoi movimenti e le funzioni degli organi di senso. Dalle modificazioni che subiscono questi movimenti, queste funzioni sensoriali, noi potremmo studiare e conoscere anche lo sviluppo della funzione nel sistema nervoso centrale.

Questo sarà il nostro compito solamente in parte però; perchè nello studio del sistema nervoso dei pesci, sarà se non solo specialmente il movimento, quello di cui noi ci occuperemo. È interessantissimo lo studio delle funzioni del sistema nervoso negli animali inferiori: è da qui, che noi possiamo poi passare allo studio del sistema nervoso degli animali superiori e dell'uomo. L'isolamento p. es. negli animali inferiori di una via di conduzione (operazione molto più facile che negli animali superiori) già stabilita bene anatomicamente, la presenza o l'assenza di un fattore anatomico o funzionale in un animale inferiore, quando questi fatti si riportino agli animali superiori e all'uomo, mettendo specialmente poi in rapporto fra di loro la maniera di esplicarsi delle funzioni utili di un dato organismo, è una cosa interessantissima, è come un nastro che dall'animale inferiore ci porta al superiore e ci fa bene stabilire e individualizzare la funzione di questa o quella parte del sistema nervoso. Questo è il campo, che deve assolutamente dominare oggi non solo nella fisiologia ma anche nella anatomia comparata dei vari organi e dei vari sistemi. Maggiore chiarezza e precisione si sarebbero avute dai vari autori, che si occuparono della fisiologia del sistema nervoso centrale dei pesci e si sarebbero evitate molte delle controversie fra gli uni e gli altri, se tutti avessero tenuto conto della fine struttura anatomica del sistema nervoso. Nebulosità nella descrizione dei sintomi da parte degli animali operati di varie lesioni e controversie non potevano assolutamente evitarsi, pensando come non si possa conoscere interamente la funzionalità di un organo, se prima non se ne conosce a fondo la struttura. Di qui la necessità di far precedere e di fondare sopra lo studio della anatomia non solo macroscopica ma anche microscopica del sistema nervoso lo studio delle sue funzioni. Questo è stato il piano da me tenuto nelle mie ricerche fisiologiche: conosciuta bene la parte del sistema nervoso che si voleva studiare, lederla o eccitarla in una maniera qualunque e mettere in rapporto la sintomatologia osservata con la fine struttura di questa parte. Ed è questo l'unico modo, col quale si può riuscire a individualizzare fisiologicamente una data regione del sistema nervoso centrale.

Pubblico per ora queste prime ricerche fisiologiche, che un giorno non lontano spero di poter proseguire con delle ricerche anatomiche parallele, specialmente per quanto riguarda lo studio delle degenerazioni consecutive alle varie lesioni portate sull'asse cerebro-spinale, giungendo così al controllo anatomico della

ricerca fisiologica. È questo uno studio ancora tutto da fare sugli animali inferiori e credo sia uno studio, che, al pari di quanto è stato visto negli animali superiori, sarà fecondo di importantissimi risultati. Lo studio della fisiologia e della anatomia del sistema nervoso dei vertebrati inferiori ha ancora da questo lato molte lacune da riempire, e molti allori hanno da mietere quei ricercatori, che si mettessero ad eseguire tali ricerche. Tentativi di lavori di questo genere furono già fatti anche in tempi non più tanto recenti. Mi basta qui ricordare solamente i geniali tentativi di due grandi anatomici, di HIS per una fisiologia dello sviluppo del cervello embrionale e quelli di C. E. v. BAER il quale, basandosi sulle teorie della filogenia dello sviluppo del capo dei vertebrati, volle fare dei tentativi di una fisiologia dello sviluppo del cervello dei vertebrati basata appunto filogeneticamente. Sono questi insomma stati due tentativi che si potrebbero chiamare e ho chiamato appunto geniali, perchè dalla teoria della discendenza si volle ricercare geneticamente la funzione del cervello umano. Ha ragione perfettamente l' HALLER (1898, p. 418), quando osserva che si deve insomma dagli animali inferiori passare ai superiori e all' uomo e non viceversa. Difatti quest' ultimo sarebbe un metodo assolutamente errato.

„Vielfach störend wirkte aber auf diese Forscher die, auch bei ihnen sehr ausgesprochene Hinneigung — die als ein allgemeiner Charakterzug der Zeit die gesamte Nervenforschung hemmte und noch immer hemmt — die bei dem Menschen ungenau aufgedeckten Verhältnisse direkt auf die Hirnzustände niederer Wirbeltierformen zu übertragen, statt nach Erforschung der Bauverhältnisse dieser niederen Formen aus diesem Verhalten jene des Menschen durch Vermittlung der Zwischenstufen zu erklären zu trachten.“

Molto ragionevolmente poi BURCKHARDT (1907, p. 253) spiega e allarga meglio questa idea di HALLER, perchè, per quanto riguarda le nostre cognizioni anatomiche sul sistema nervoso: „besitzen wir nur die triviale Übereinstellung des Hirnschemas der fünf Wirbeltierklassen und die grobe Anwendung auf die Doktrinen der Entwicklungsdogmatik.“

È insomma dallo studio anatomico e fisiologico del cervello degli animali inferiori, che noi poi potremo arrivare a farci un concetto giusto ed esatto della costituzione anatomica di tutte le varie parti e della funzionalità di questo anche negli animali superiori, nei mammiferi, nell' uomo. Certo paragonando il grande numero di lavori che vengono fatti non solo sulla anatomia ma anche sulla

fisiologia del sistema nervoso degli animali superiori (mammiferi) con i pochissimi che si compiono nello stesso sistema degli animali inferiori, si rimane molto meravigliati. E pensare appunto, che la maggior parte dei problemi fondamentali di anatomia e di fisiologia del sistema nervoso centrale, potrebbero essere risolti, se gli sperimentatori rivolgessero la loro attenzione, l'indirizzo dei loro studi appunto agli animali inferiori. Seguendo appunto questo cammino, noi potremo arrivare a conoscere non solamente la funzione di una determinata parte del cervello presa a sè, oppure di tutto l'organo nel suo complesso, ma anche in rapporto con tutte le altre parti dell'organismo animale. Verremo insomma così a conoscere il substrato di questo meccanismo del sistema nervoso centrale, che studiato negli animali superiori, per le molte reazioni che abbiamo in questi, ci rimane talvolta completamente oscuro o poco chiaro; possiamo insomma talvolta arrivare a conoscere la genesi della funzione, che a tutt'oggi almeno nel campo della fisiologia degli animali superiori è rimasta allo stato di desideratum. Il fisiologo naturalmente per giungere a studiare la funzionalità del sistema nervoso centrale deve conoscere oltre che i fatti anatomici macro- e microscopici della parte dell'organo che intraprende a studiare anche il suo sviluppo biomeccanico, in se ed in rapporto con fattori di ordine filogenetico. Solo in questa maniera un ricercatore potrà alla fine fare una relazione logica fra sintesi filogenetica e fisiologica. Naturalmente, per condurre a termine un simile lavoro, e conoscere anche una parte limitata della fisiologia anche di una sola parte del sistema nervoso, occorrono molte e diligenti osservazioni. Io non potrei meglio a questo proposito rafforzare la mia opinione, che riportare nel campo della fisiologia del sistema nervoso quanto EDINGER osserva sopra alcuni cultori dell'anatomia di questo sistema.

„Es darf wohl einmal ausgesprochen werden, daß es besser wäre, wenn Arbeiter, die nicht genügend Zeit oder Kraft haben, ihre Beobachtungen breit anzulegen oder durch längere Arbeit zu kontrollieren, besser andere Arbeitsgebiete in Angriff nähmen, als gerade die Hirnanatomie, wo durch vereinzelt, oft kaum kontrollierbare Behauptungen das ohnehin schwer übersehbare Bild immer wieder unnötig getrübt wird. Sehr störend und auch wissenschaftlich unrichtig ist die Methode des schnellen Publizierens von Einzelheiten, denen dann der weiter arbeitende Autor in kurzer Folge immer neue Zugaben folgen läßt.“

Trascorrendo la letteratura fisiologica necessaria per scrivere

questi nostri „Contributi“ riguardanti la fisiologia degli animali inferiori, vedremo appunto quanto giusta sia questa osservazione di EDINGER trasportata dal campo anatomico nel campo fisiologico. Ci troveremo davanti a lavori sulla fisiologia del sistema nervoso delle varie classi degli animali, spesso malamente impostati, male sperimentati e che quindi giungono a delle conclusioni o azzardate o del tutto erronee, ci troveremo davanti a lavori, che per chiarire più o meno un piccolo fatto, gli autori di questi non hanno pubblicato un tutto organico in una sola volta, ma hanno emesso di quando in quando dei lavori, che poco o nulla vengono a chiarire quanto si erano prefisso di dimostrare.

Passiamo ora a studiare le funzioni del sistema nervoso centrale di quel pesce primitivo, che è lo *Scyllium*.

La costituzione e la funzionalità del sistema nervoso centrale negli animali superiori sono infinitamente superiori a quelle di tutti gli altri, perchè questi animali hanno dovuto adattarsi a condizioni molto complesse e molto variabili del mondo esterno, da qui grande cambiamento nell'espletazione dei fenomeni vitali: a tutti questi fatti naturalmente deve corrispondere una costituzione superiore del sistema nervoso centrale, alla quale costituzione più raffinata va naturalmente unita una funzionalità molto più evoluta, infinitamente superiore a quella degli animali inferiori. Due sono i gruppi di attività nell'organismo dei vertebrati superiori dietro i quali lo JOHNSTON determinò il piano generale della organizzazione del sistema nervoso. Abbiamo dunque negli organismi superiori degli atti che li mettono in relazione col mondo esterno e delle attività in rapporto coi processi interni dell'animale. Le azioni che li mettono in rapporto col mondo esterno consistono nella ricerca e nella presa dell'alimento, nella lotta con gli altri animali, nella preparazione, nella ricerca e nella costruzione di un nido, di un luogo insomma dove poter riparare e dove siano minime le variazioni di luce, calore, ecc. e dove possa avvenire con facilità la propagazione della specie. Le attività interne comprendono tutti quei processi che si riattaccano al metabolismo, alla distribuzione del materiale nutritizio alle varie parti dell'organismo, ed i vari processi, che si connettono colla formazione degli elementi della riproduzione e con la nutrizione dell'embrione. Per ognuno di questi gruppi di attività, doppia è l'opera che spiega il sistema nervoso. In ambedue i casi da un lato riceve gli stimoli dal mondo esterno o dagli organi interni, dall'altro

lato risponde direttamente a questi stimoli. Tutti gli atti, le attività, consistono nel rispondere agli stimoli, che eccitano gli organi, solo coll'intermezzo del sistema nervoso e ciò si fa o in via diretta o in via indiretta. Alcune risposte caratteristiche sono proprie di uno stimolo abituale, altre invece sono il risultato dell'eredità o di esperienza individuale, p. es. una rana non cattura un verme, se non quando si muove, mai quando sta fermo; in altri animali le reazioni necessarie per catturare il cibo sono date dall'organo del gusto e del tatto. Le reazioni al mondo esterno consistono nella natura degli atti riflessi che sono semplici e complessi. Una distinzione morfologica è stata fatta da tempo fra soma e viscera: Soma comprende tutti gli organi, (pelle, muscoli, scheletro ecc.) coi quali l'animale entra in contatto col mondo esterno. Viscera comprende quegli organi (tubo gastro-intestinale e glandole annesse, sistema circolatorio, escretorio, riproduttivo), quegli elementi insomma che servono al metabolismo e alla riproduzione dell'animale e dei suoi singoli elementi. A queste differenti funzioni corrispondono diversi ordigni anatomici del sistema nervoso. Nei vertebrati l'attività nervosa è:

I. Somatica (Recezione degli stimoli somatici. Direzione dei movimenti somatici).

II. Viscerale (Recezione degli stimoli viscerali. Direzione delle attività viscerali).

Nel mio lavoro sul sistema nervoso degli animali, che ho trattati, mi sono occupato solo di studiare l'attività nervosa somatica nelle varie regioni e nelle varie parti del sistema nervoso centrale, come sopra ho accennato. La parte esterna periferica del soma, la pelle, entra in contatto col mondo esterno ed offre il mezzo (divisione somatica afferente) per il quale gli stimoli si recano al sistema nervoso centrale. Questo poi a mezzo della divisione somatica efferente servendosi di parti esterne periferiche del soma (muscoli, scheletro) risponde a questi stimoli con movimenti appropriati allo stimolo ricevuto. Tutti i movimenti di locomozione, di offesa e difesa e così via sono prodotti dagli stimoli che cadono sul corpo, sono causati dagli impulsi somatici afferenti. Movimenti somatici sono espletati dall'animale in risposta agli stimoli viscerali gustatori ed olfattori (ed anche visivi) ed hanno per oggetto la cattura del cibo. Movimenti somatici possono avvenire anche dietro stimoli viscerali, ma sono più tipici, più precisi, quando rispondono a stimoli somatici (p. es. si sente il profumo di un fiore al buio e lì ci dirigiamo).

Le attività viscerali consistono nelle contrazioni dei muscoli viscerali, nei processi secretori, nella regolazione vasomotoria, ecc . . . Ciò contribuisce direttamente o indirettamente, nel più largo senso della parola, ai processi di nutrizione e di riproduzione insomma. Ma di questa parte noi ci occuperemo solo, come sopra ho detto, per quanto abbia stretto rapporto colla parte somatica e per chiarire molti fatti e molti rapporti di questa sfera. Dette queste idee ge-

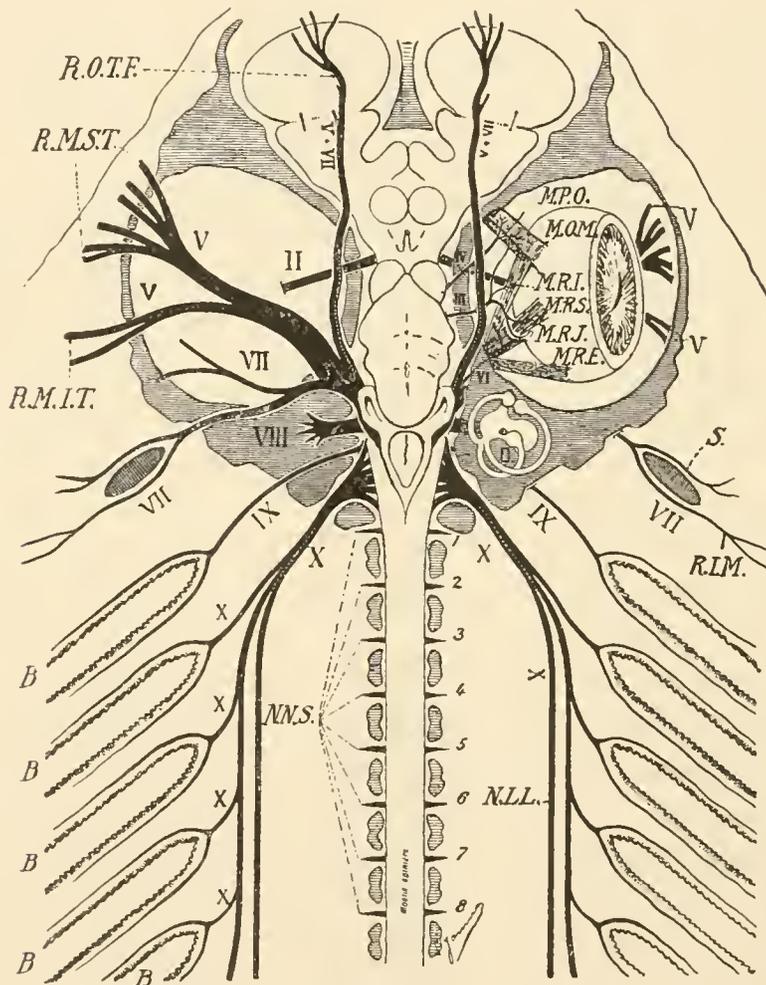


Fig. A.

Disegno diagrammatico indicante la distribuzione dei nervi cranici (Secondo JAMMES L., Zoologie pratique. Paris 1904, p. 363).

Le cifre romane (da I a X) dinotano i nervi cranici. Le cifre arabe (1—8) dinotano i nervi spinali. O orecchio. Le iniziali poste nella regione oculare servono a indicare i differenti muscoli dell'occhio. *M. P. O* musculus obliquus minimus. *M. O. Mg* musculus obliquus magnus. *M. R. I* musculus rectus internus. *M. R. J* musculus rectus inferior. *M. R. S* musculus rectus superior. *M. R. E* musculus rectus externus. *S* sfiatatoio. *R. I. M* ramus hyo-mandibularis Nervi VII. *N. L. L* nervus lineae lateralis. *N. N. S* nervi spinales. *B* Branchia. *R. M. I. T* ramus maxillaris inferior trigemini. *R. M. S. T* ramus maxillaris superior trigemini. *R. O. T. F* ramus ophthalmicus trigemini et facialis.

nerali, che formano la direttiva del nostro lavoro, occupiamoci ora di vedere qualcosa della anatomia macro- e microscopica del sistema nervoso centrale dello *Scyllium catulus* e dello *Scyllium canicula* che fra i selaci ho fatto oggetto di studio nella fisiologia di questo sistema.

I centri nervosi sono circondati da membrane sottili, le meningi, che li rinchiudono come in una guaina. L'encefalo riempie quasi completamente la cavità cranica, e, come mostran bene la figure, è ristretto fra le orbite e invece molto allargato in avanti. Individualizziamo anatomicamente con rapidità, sulla scorta del lavoro di STERZI (Vol. 2, 1909, p. 194), il cervello in generale dei selaci. Il cervello di questi pesci ha due fessure primarie fondamentali nella faccia dorsale:

1. divide il Rombencefalo dal Mesencefalo (Rombomesencefalica).

2. divide il Mesencefalo dal Prosencefalo (Mesoprosencefalica).

Inoltre si trovano nel cervello dei selaci altre 2 fessure nella faccia dorsale:

1. Fessura mielo-metencefalica: divide in due segmenti il rombencefalo.

2. Fessura diencefelo-telencefalica: divide in due segmenti il prosencefalo.

Nella base encefalica dei selaci si ha una sola fessura: la rombo-infundibulare, dovuta allo sporgere della regione infundibulare od ipencefalo; la sua estremità anteriore delimita il mesencefalo dal diencefalo. Le differenze principali tra i vari selaci riguardano solo i due primi segmenti: il telencefalo e il diencefalo, gli altri segmenti sono quasi tutti uguali ad eccezione, come vedremo, della famiglia delle *Torpedinidae*. Il mielencefalo e il mesencefalo formano i segmenti più conservatori, almeno studiati così grossolanamente. Difatti dal diagramma, che riporterò in seguito, nello sviluppo del l'encefalo dei pesci sono queste le due parti che nei diversi gradi dello sviluppo rimangono sempre fisse e indifferenziate. Il metencefalo si modifica invece notevolmente da specie a specie, in particolar modo per lo sviluppo del cervelletto, sviluppo che non solo dipende dalla diversità del volume, ma anche dalla maggiore o minore ripiegatura della superficie cerebellare, per la quale vengono a formarsi delle vere circonvoluzioni paragonabili a quelle dei cranoti superiori. Secondo lo STERZI il diverso grado di sviluppo del cervelletto è direttamente proporzionale a quello del telencefalo: in quelle specie infatti nelle quali si ha un telencefalo grosso, anche

il cervelletto acquista rilevante volume e la sua superficie è più complicata (ha maggiori circonvoluzioni).

Studiando contemporaneamente il genere di vita dei selaci e mettendolo in rapporto con lo sviluppo del cervelletto (Metencephalon) e del telencefalo si viene a concludere, che queste parti sono maggiormente sviluppate in quelle specie che sono forti nuotatori rispetto alle altre specie che stanno quasi sempre, o nel fondo del mare poggiate sugli scogli, oppure nascoste nella sabbia, fra le rocce. Dovendo fare una gradazione per quanto riguarda lo sviluppo di queste due parti nel cervello dei selaci, si potrebbe fare questa scala andando dalla specie che ha maggior sviluppo a quella che ne ha meno:

Trygon, Scyllium (catulus e canicula), Squatina, Raja, Torpedo.

Ciò appare manifesto dalle figure che riporto.

Dunque, dal lato morfologico si deve concludere: che il Telencefalo e il Cervelletto (Metencefalo) sono in diretto rapporto, non solo fra di loro (come sopra ho accennato), ma anche colla funzione motoria dei vari gruppi di selaci, ciò che significa che più queste parti del cervello sono grandi e maggiore è il potere locomotorio dell'animale. Vedremo in seguito come le esperienze fisiologiche condotte con vari metodi sopra queste due parti del cervello vengano a stabilire la grande importanza di queste nel movimento dei selaci. Ed è una conferma sempre maggiore degli stretti rapporti che passano sempre fra morfologia e fisiologia. La funzione d'un organo è sempre una dipendenza della costituzione anatomica di questo. Dato ad esempio il grande sviluppo, che ha il cervelletto nel *Trygon*, è cosa molto probabile, che andando a ledere, asportare o lesionare in un modo qualunque questa parte del cervello in questo animale, si otteranno dei disturbi motori più o meno gravi, sicuramente sempre maggiori di quelli, che si possono vedere per esempio operando il cervelletto di uno *Scyllium*.

Le modificazioni morfologiche del cervelletto si fanno sentire sopra i due segmenti encefalici vicini: sul mielencefalo e sul mesencefalo: sul primo perchè le orecchiette romboidali che lo complicano nelle sue estremità caudali, sono anch'esse più o meno differenziate, secondo che lo è il cervelletto, quasi che fossero una dipendenza di questo organo; sul mesencefalo perchè quanto più il cervelletto è grosso e tanto più si spinge in avanti deprimendo i sottostanti lobi ottici. Questa seconda modificazione, secondo STERZI, è solo meccanica, mentre la prima, la mielencefalica, è molto più intima. Il

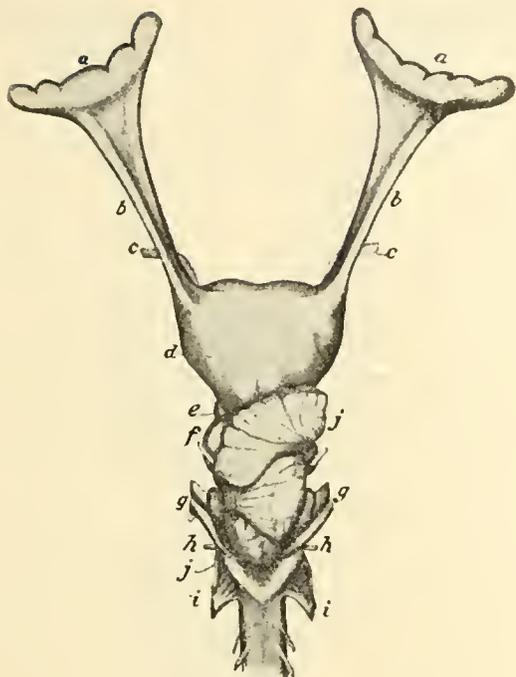


Fig. B.

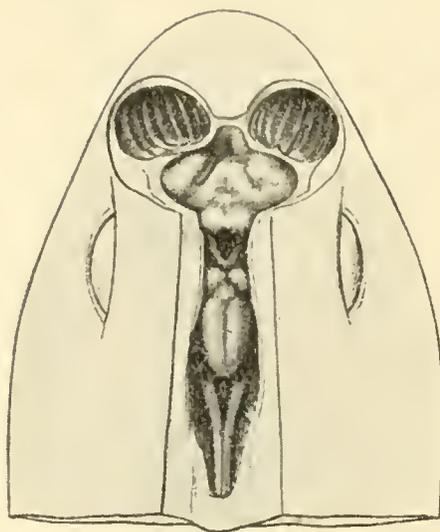


Fig. D.



Fig. C.

Fig. B. Encefalo di *Trygon pastinaca* visto dal lato dorsale (secondo STERZI G., Il sistema nervoso centrale dei vertebrati. I Selaci. Padova 1909, p. 190). *a* bulbus. *b* pedunculus olfactorius. *c* n. opticus. *d* emisfero cerebrale. *e* lobus inferior. *f* lobus opticus. *g* gruppo del n. trigeminus, facialis, acusticus e anterior lineae lateralis. *h* n. glosso-pharyngeus. *i* n. vagus. *j* lobo anteriore e lobo posteriore del cervelletto.

Fig. C. Testa con cervello di *Scyllium catulus* (secondo STEINER J., Die Funktionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese, Abth. 2. Die Fische. Braunschweig 1888, p. 48).

Fig. D. Testa con cervello di *Scyllium canicula* (secondo STEINER J., l. c., p. 49).

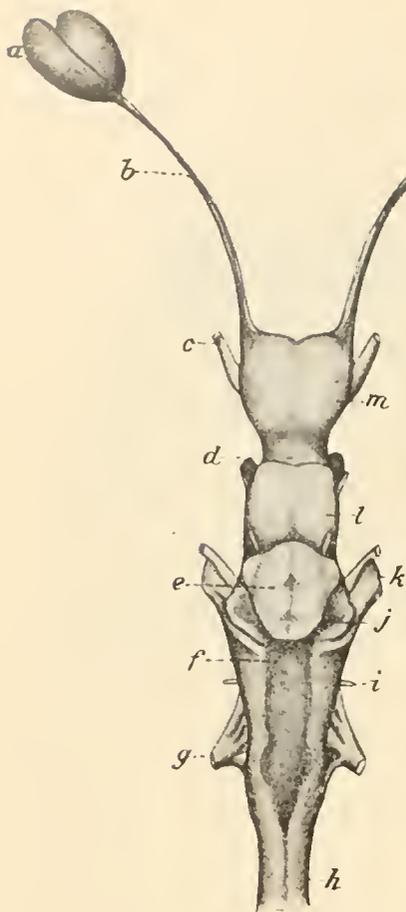


Fig. E.

Fig. E. Encefalo di *Squatina laevis* visto dal lato dorsale (secondo STERZI G., l. c., p. 183). *a* bulbus. *b* pedunculus olfactorius. *c* n. opticus. *d* saccus vasculosus. *e* cerebellum. *f* tela choroidea mielencefalica. *g* n. vagus. *h* medulla spinalis. *l* lobus opticus. *m* emisfero cerebrale. *n* nervus terminalis.

Fig. F. Encefalo di *Raja clavata* visto dal lato dorsale (secondo STERZI G., l. c., p. 186). *a* bulbus olfactorius. *b* nervus terminalis. *c* lobus olfactorius. *d* n. opticus. *e* lobus opticus. *f* cerebellum. *g* saccus vasculosus. *h* auricola rhomboidalis. *i* n. vagus. *j* n. occipito-spinales. *k* radice spinale dorsale I. *l* tela choroidea mielencefalica. *m* gruppo del n. V. VII. VIII e del n. anterior lineae lateralis. *n* n. trochlearis. *o* n. oculomotorius. *p* fissura meso-prosencefalica. *q* emisfero cerebrale. *r* pedunculus olfactorius.

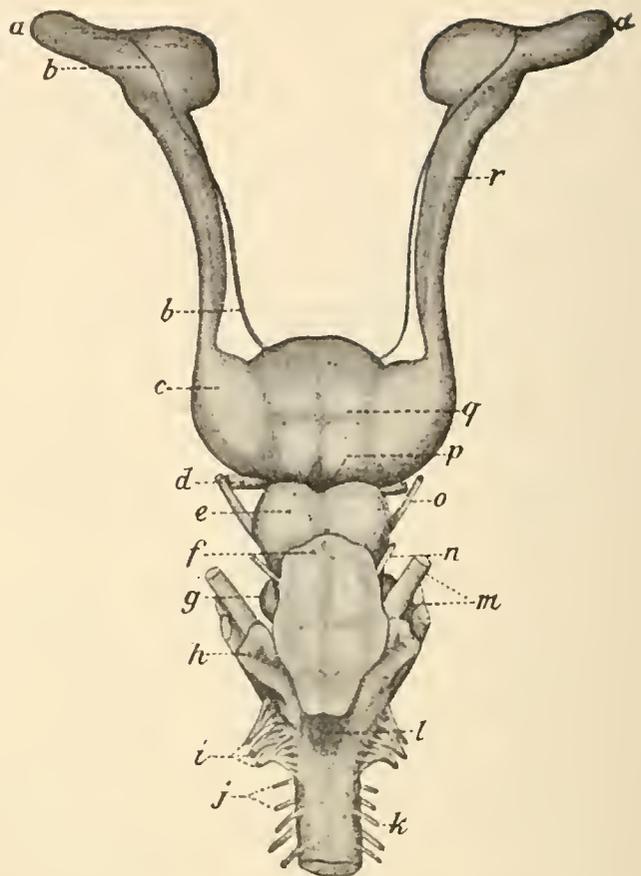


Fig. F.

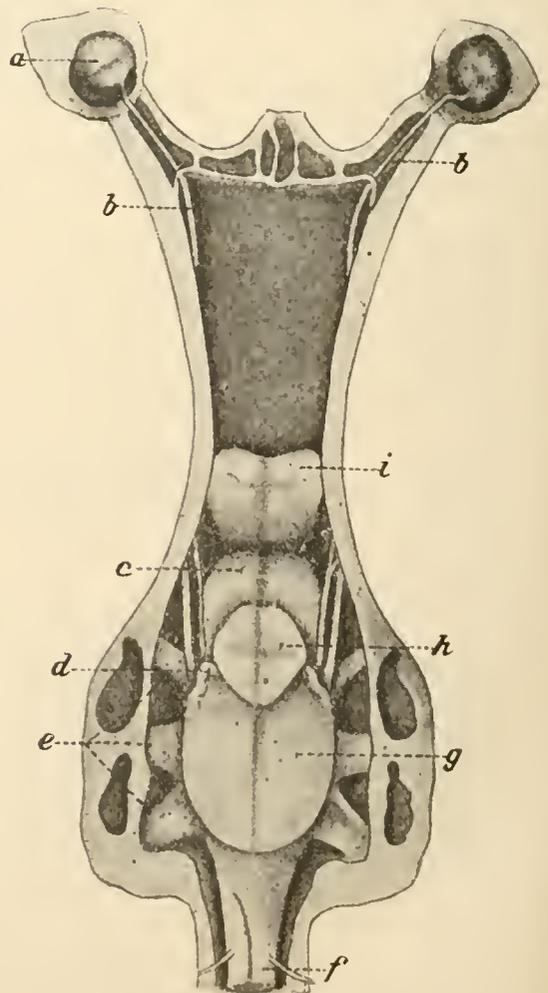


Fig. G.

Fig. G. Cavità del cranio ed encefalo di *Torpedo marmorata* (secondo STERZI G., l. c. p. 192). *a* bulbus. *b* pedunculus olfactorius. *c* lobus opticus. *d* auricula rhomboidalis. *e* nervi elettrici. *f* medulla spinalis. *g* lobus electricus. *h* cerebellum. *i* emisfero cerebrale.

metencefalo, prescindendo dalle differenze del cervelletto, è poi uguale in tutti i selaci. Il mielencefalo dei selaci, tolte le differenze nelle orecchiette romboidali, è sempre dato da una base massiccia ed una volta ependimale che costituisce la tela coroidea mielencefalica; tra l'una e l'altra trovasi il ventricolo mielencefalico. È più tozzo nei batoidei che nei selacoidei e le porzioni solide sono più sviluppate a carico della tela coroidea, la quale poi subisce notevoli differenze di sviluppo, secondo che le orecchiette romboidali sono più o meno grosse. Dal mielencefalo originano i medesimi nervi in tutti i selaci: vi sono però differenze notevoli rispetto alle loro radici. Il mielencefalo delle *Torpedinidae* (come appare chiaramente dalle figure) differisce molto da quello degli altri selaci per l'enorme sviluppo dei lobi elettrici, masse così voluminose da superare le dimensioni del resto dell'encefalo. Alla funzione dunque principale delle Torpedini, che è quella di dare delle scariche elettriche, risponde anche un enorme sviluppo di quella parte del cervello, che soprassiede appunto a queste volontarie scariche elettriche e che è in diretto rapporto coi lobi elettrici, con i nervi che partono da questi lobi. È la parte più grande, la più sviluppata del cervello quella, che presiede alla funzione delle scariche elettriche (la principale in questi animali). Il mesencefalo è sempre costituito da una grossa base sormontata dai lobi ottici: questi conservano la medesima forma in tutti i selaci ed anche le loro dimensioni sono rilevanti, però osservando le nostre figure vi sono differenze da specie a specie. Difatti nello *Scyllium* che ha organi visivi poco sviluppati, e al quale la vista poco o nulla serve, sono piccoli rispetto agli altri selaci p. es. al *Trygon*. Così si dica della *Torpedo* rispetto alla *Raja*. Anche in questo fatto si verifica la legge che a maggiore funzione di un organo corrisponde uno sviluppo maggiore della regione nervosa che soprassiede a questo. Il ventricolo mesencefalico è uguale in tutti i selaci.

Il diencefalo è formato da due pareti laterali solide, da una volta membranosa o sacco dorsale, e di una base molto rigonfia e sporgente sotto al mesencefalo, in modo da costituire l'ipencefalo o regione infundibulare. Subisce però, come si vede bene dalle figure, delle differenze notevoli da specie a specie, trovandosi fra il mesencefalo che resta quasi indifferenziato in tutti i selaci ed il telencefalo, il quale si modifica in modo singolare; tali differenze si manifestano soprattutto in seguito ad un maggiore o minore avvicinamento del telencefalo al mesencefalo cosicchè, mentre

in alcune specie la volta diencefalica è scoperta e visibile dall'esterno, in altre trovasi nascosta dentro ad una fessura interposta tra il mesencefalo e il telencefalo. L'esame delle figure sopra segnate ci permette di notare, che quanto più il telencefalo è grosso e tanto più è avvicinato al mesencefalo, quasi che il suo aumento in volume avvenisse specialmente in direzione caudale; si può quindi asserire, che quanto più è grosso il telencefalo e tanto più è schiacciato il diencefalo. Il ventricolo diencefalico si modifica secondo il grado dello schiacciamento, tuttavia si può sempre distinguere in tre porzioni cioè: nella cavità del sacco dorsale, nel ventricolo diencefalico propriamente detto e nell'infundibulo colle sue produzioni.

Il telencefalo in tutti i selaci è costituito da due masse pari o emisferi cerebrali primitivi, che si fondono insieme caudalmente e così pure si continuano col diencefalo; ogni emisfero presenta poi lateralmente una sporgenza o lobo olfattorio, il quale sta accolto nel rispettivo recesso olfattorio della cavità del cranio. I bulbi olfattori variano molto, come dimostrano bene le figure, da specie a specie, rispetto alle dimensioni, mentre la forma si mostra sempre bilobata e sono tanto più grossi, quanto più importanti i nervi olfattori, che in essi vengono a terminare. Le dimensioni dei bulbi sono direttamente proporzionali alla facoltà olfattiva dell'animale, difatti sono molto grandi negli *Scyllium*, animali eminentemente olfattori, mentre piccolissimi sono invece nella *Torpedo* alla quale il senso olfattorio poco o nulla serve per la presa dell'alimento, dato il genere di vita che mena nascosta nella sabbia. Le dimensioni dei bulbi olfattori, come appare dalle figure, sono anche proporzionali a quelle dei peduncoli e dei lobi olfattori ed a quelle degli emisferi, il che dimostra subito che questi si devono considerare come i centri nei quali vengono raccolte le impressioni olfattorie.

Il telencefalo contiene un ventricolo telencefalico, cavità impari e mediana, che caudalmente si continua col diencefalico, mentre rostralmente invia due prolungamenti o ventricoli laterali, che si addentrano negli emisferi e da questi, per mezzo di particolari recessi, possono giungere sino ai bulbi olfattori, come accade in alcuni selacoidei; mentre il ventricolo impari non manca mai, i suoi prolungamenti possono ostruirsi col crescere dell'età e questo fatto si verifica in special modo nei batoidei.

Dunque l'encefalo dei selaci si può ricondurre ad un tipo abbastanza semplice, nel quale si ha:

1. un telencefalo (Telencephalon) che si deve riguardare come un centro olfattorio (Vorderhirn-Großhirn).

2. un diencefalo (Diencephalon) in cui predomina la regione infundibulare (Zwischenhirn).

3. un mesencefalo (Mesencephalon) che con grossi lobi ottici (Lobi optici) costituisce un centro ottico (Mittelhirn-Sehhügel).

4. un metencefalo (Metencephalon) in cui predomina il cervelletto, organo collegato, rispetto al volume, ai centri precedenti (Hinterhirn-Kleinhirn).

5. un mielencefalo (Myelencephalon) che serve di origine a terminazioni ad una grande quantità di nervi (Nackenhirn-Nackenmark-Nachhirn).

Occupiamoci ora di vedere quali sono i nervi cranici e confrontando la descrizione sommaria, che faremo di questi, colle figure che riporto, ce ne potremo fare un concetto esatto. Il punto di uscita di questi nervi cranici, mi è servito di base non solo per fare le operazioni cruenta nel cervello degli *Scyllium*, ma anche per fare le eccitazioni di questo colla corrente elettrica. Andando dal telencefalo verso la midolla spinale si trovano così disposti questi nervi encefalici: Nervi telencefalici. I. Nervus olfactorius. (I) (nervo di senso). Questo nervo (il più grosso nervo sensitivo dei selaci) si compone di fibre molto brevi che vanno dal lobo olfattorio al sacco olfattorio. Penetra nel cranio per fori della lamina cribrosa aponevrotica. II. Nervus terminalis (nervo di senso STERZI, 1909, p. 839) origina dalla mucosa nasale e termina nel telencefalo ventralmente al processo neuroporico esterno e la sua funzione è quella di raccogliere sensazioni (di natura sconosciuta) dalla mucosa olfattoria. Potrà forse avere una funzione come il nervo della linea laterale destinata a raccogliere le sensazioni della pressione dell'acqua. Ognuno comprende di quale grande importanza sarebbe questo nervo terminale, appunto perchè le sue propagini si trovano ai più estremi punti della mucosa nasale, se fosse adibito alla funzione di riconoscere le variazioni di pressione. In questa maniera lo *Scyllium* potrebbe con tutta facilità evitare tutti gli ostacoli, che si frappongono davanti, avrebbe infine la stessa funzione che su ambedue i lati del corpo avrebbe la linea laterale, destinata appunto a raccogliere il senso di pressione. Così l'animale a mezzo di questi due nervi, che sarebbero così scaglionati in tutte le parti del corpo, può rendersi conto delle numerose variazioni di pressione (ostacoli maggiori o minori alla natazione, derivanti da maggiore o minore pressione

che possono presentare i vari ostacoli, che sono nell'acqua). Sarebbe insomma un nervo destinato al senso statico dell'animale. Gli altri nervi statici, di cui parleremo più sotto, sono in intimi rapporti tra di loro, coi nuclei motori del bulbo e della midolla spinale, col diencefalo ed anche col cervelletto. Il senso statico avrebbe quindi come nervi periferici il nervo terminale e i nervi statici: il primo è deputato al senso statico per la parte anteriore del corpo e specialmente della testa,

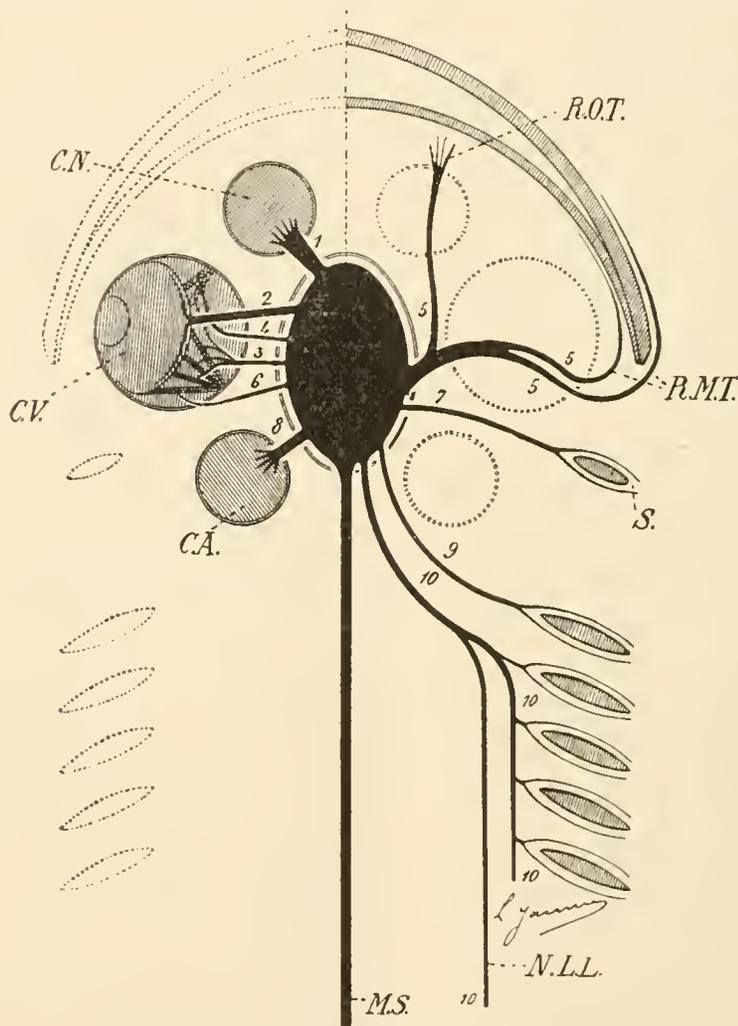


Fig. H.

Disegno destinato a sistematizzare i nervi encefalici in una maniera ancora più completa che nella Fig. A (Da JAMMES, L., l. c., p. 365). In questo schema, i nervi, che vanno agli organi contenuti nelle tre paia di capsule sensoriali, sono rappresentati a sinistra. Sono i tre nervi sensoriali: (1) olfactorius (2) opticus (8) acusticus. I nervi, che vanno agli organi situati nella regione sostenuta dagli archi visibrali, sono rappresentati a destra. Sono: (5) trigeminus che va alla regione in rapporto col primo arco, (7) facialis che colle sue branche si distribuisce allo sfiatatoio, (9) glosso-pharyngeus che innerva la regione corrispondente al primo sacco branchiale, (10) vagus che distribuisce rami attorno al 2°, 3°, 4°, 5° sacco branchiale. *R. O. T.* ramus ophthalmicus trigemini. *R. M. T.* rami maxillares trigemini. *S.* sfiatatoio. *N. L. L.* nervus lineae lateralis. *M. S.* medulla spinalis. *C. A.* capsula auditiva. *C. V.* capsula visiva. *C. N.* capsula uasalis.

gli altri pel senso statico delle altre parti del tronco dell'animale. Esperienze in proposito da me eseguite vedremo, che delucidano questa interessante questione. Nello *Scyllium* quindi il senso della vista servendo poco o nulla, come già abbiamo visto, e come meglio vedremo in appresso, prendono un grande sviluppo il senso olfattorio e il senso tattile, di pressione. Ad uno di questi sensi presiederebbero i bulbi olfattori con i relativi nervi olfattori, all'altro i nervi terminali e statici. In questa maniera il senso della vista sarebbe, a mezzo di altri due sensi, ad essere più o meno completamente sostituito. In questo caso vige il principio della divisione del lavoro e della sostituzione degli organi di senso fra di loro (POLIMANTI 1909).

Nervo Diencefalico. II. Nervus opticus (nervo di senso). Il nervo ottico nasce dalla faccia ventrale del cervello intermedio (Diencephalon) e va all'occhio, dove si espande per formare la retina. Il nervo ottico di destra e di sinistra riunendosi e incrociandosi alla loro origine formano il chiasma.

Nervi Mesencefalici. Andando dalla midolla spinale verso il telencefalo troviamo:

III. IV. Nervi dei muscoli dell'occhio (nei vertebrati inferiori sono nervi misti).

III. Nervus oculomotorius.

IV. Nervus patheticus seu trochlearis. Il III e il IV nascono lateralmente al cervello medio (mesencephalon) e innervano: il III i muscoli rectus superior, rectus inferior, rectus internus, levator palpebrae sup. e obliquus parvus, il IV il M. obliquus magnus.

Nervi mielencefalici. Originano o terminano nel mielencefalo (secondo che si tratti di nervi motori o sensitivi) varie paia di nervi encefalici, che, andando dall'indietro in avanti, sono i nervi:

Occipito-spinali

Vaghi

Posteriori della linea laterale

Glossofaringei

Acustici

Anteriori della linea laterale

Facciali

Abducenti

Trigemini

V. Nervus trigeminus (nervo misto) presiede alla sensibilità della faccia e ai movimenti dei muscoli masticatori. Nasce vicino al nervo facciale (VII) e all'uditivo (VIII) ai lati del Metencephalon, non

lungi dal Myelencephalon e si divide in 3 branche principali: 1. Il nervus ophthalmicus, indipendente dalla sua origine, traversa la parete del cranio, traversa il fondo della cavità orbitaria, dove si divide in due parti, l'una superficiale, l'altra profonda che si distribuiscono nell'orbita, nella regione frontale, nel muso. 2 e 3 hanno un tronco comune che penetra nell'orbita, si applica sul suo tetto, dove si allarga in un largo nastro. Al lato esterno dell'orbita, questo nastro si divide in due nervi o branche, di cui una, detta branca del mascellare superiore (ramus maxillaris superior), si porta al mascellare superiore e innerva la faccia, il naso e il labbro superiore; e l'altro detto branca del mascellare inferiore (ramus maxillaris inferior) si porta al mascellare inferiore, contornando la commessura boccale e innerva i muscoli masticatori, il labbro inferiore e i denti.

VI. Nervus abducens (motorio), innerva il M. rectus externus seu oculomotorius externus.

VII. Nervus facialis (misto nei pesci) nasce dal metencephalon, non lungi dal trigemino, emette una branca detta branca oftalmica (ramus ophthalmicus) che accompagna la branca oftalmica superficiale del trigemino, penetra quindi in seguito nell'orbita, dove si divide in tre parti:

a) Ramus buccalis, che accompagna i rami maxillares del trigemino.

b) Ramus palatinus, che va alla cavità boccale.

c) Ramus hyo-mandibularis, che si biforca al di sopra dello sfiatatoio.

Il nervus facialis presenta una anastomosi (costante nella serie dei vertebrati) con la branca mascellare inferiore del trigeminus. Questa anastomosi è la Chorda tympani.

Nervi statici: (sensoriali STERZI) si staccano dal myelencephalon:

a) N. posterior lineae lateralis (satellite del vago).

b) N. acusticus (VIII), nervo corto e spesso, molto ravvicinato al facciale, va direttamente alla capsula uditiva.

c) N. anterior lineae lateralis.

IX. Nervus glosso-pharyngens (misto), si stacca dal myelencephalon e si distribuisce nella regione del primo arco branchiale al di sopra del quale si biforca.

X. Nervus pneumogastricus (misto), si origina da tre grosse radici che si staccano dalle faccie laterali del myelencephalon. Fornisce 1) dei rami branchiales in numero di 4, che si biforcano attorno alla 2—3—4—5 fessure branchiali 2) indietro si prolunga

in una branca che va ai visceri. Caudalmente al vago si trova un piccolo fascio nervoso che va ad innervare il muscolo trapezio (come fa il N. accessorius (XI) nei mammiferi, è motore). Secondo STERZI, questo fascio non deve essere considerato come un nervo distinto, ma invece come un fascio radicolare del vago, perciò va compreso fra le radici di questo.

XII. Nervi occipito-spinali (motori): il loro numero varia da un massimo di cinque per lato (*Heptanchus cinereus*) a quattro paia come in altri esemplari di questa specie, a tre ed a due paia negli altri Selacoidei. Corrispondono al nervo ipoglosso dei cranioiti superiori. In base dunque a queste cognizioni anatomiche esposte sulla struttura dei centri nervosi degli *Scyllium* e sui nervi che da questi centri si diramano potremo costruire degli schemi almeno per quanto riguarda l'attività nervosa somatica che ci ha interessato specialmente in queste nostri „Contributi“ (Fig. J).

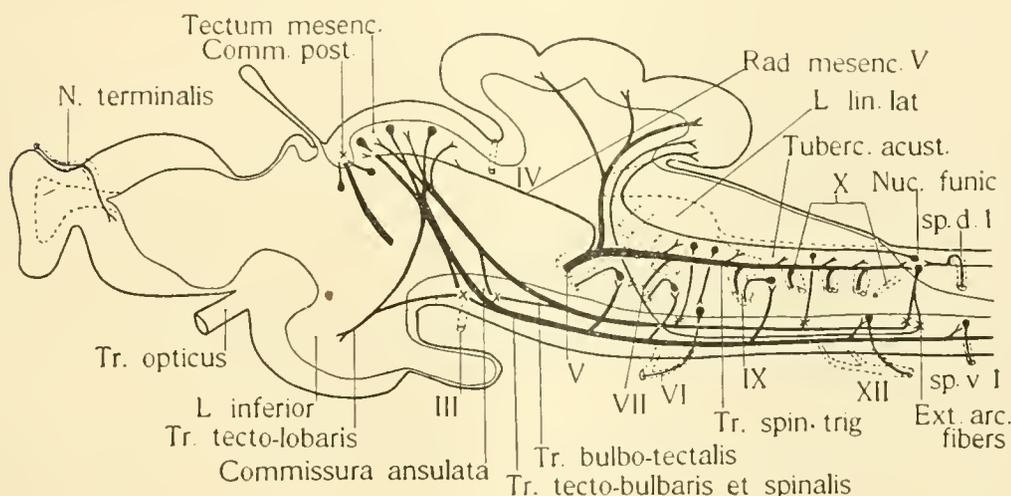


Fig. J.

Diagramma rappresentante i centri e le fibre in relazione coi componenti generali cutanei nei pesci. (Da JOHNSTON, J. B., *The nervous system of vertebrates*, Philadelphia 1906, p. 118, fig. 59.)

Il diagramma che riporto dunque, e da me preso dallo JOHNSTON, sta a rappresentarci i centri e le fibre che a questi fanno capo e in relazione diretta con i componenti generali cutanei nei pesci. E come complemento di questa figura ne riporto un'altra, che ci sta a rappresentare il diagramma dei centri dei componenti speciali cutanei nei pesci (Fig. K).

Il componente speciale cutaneo nei pesci è dato, come ben si sa, dalla linea lateralis.

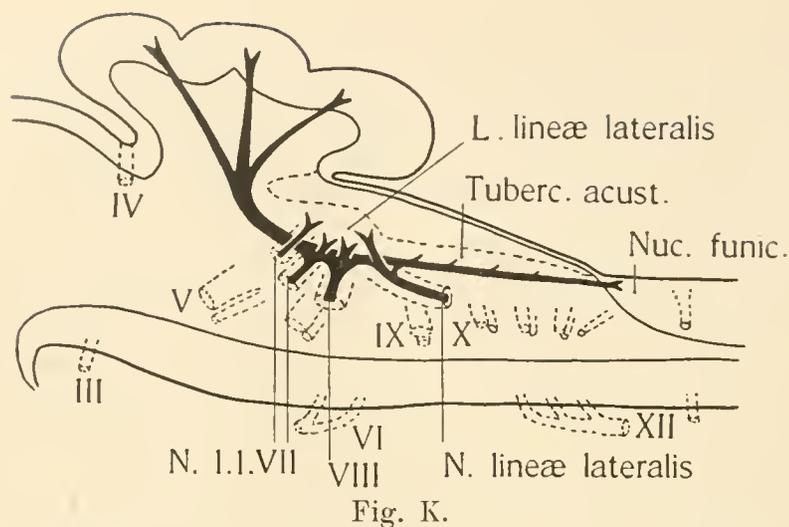


Diagramma rappresentante i centri del componente speciale cutaneo nei pesci.
(Da JOHNSTON, J. B., 1906, l. c., p. 138, fig. 69.)

Il processo di cefalizzazione nei vertebrati consiste specialmente:

1. sviluppo di organi di senso speciali.
2. il conseguente allargamento del cervello.
3. la formazione di un cranio rigido per proteggere gli organi di senso e il cervello.
4. la scomparsa di certi muscoli segmenti e il cambio di posizione e funzione di altri (muscoli oculari).
5. la riduzione in numero delle branchie, la formazione di una nuova bocca e la espansione delle branchie esistenti.
6. la scomparsa di vari nervi unitamente alla riduzione dei somiti e branchie.
7. lo scambio di posizioni di vari organi e radici nervose dovute a questi scambi.
8. il grande sviluppo nei vertebrati inferiori dei così detti centri superiori cerebrali.

Secondo lo JOHNSTON il sistema nervoso è quello che più di tutti gli altri sistemi tiene il posto principale nel decorso dello sviluppo filogenetico. Per questa ragione anche lo sviluppo del capo deve andare di pari passo con quello del sistema nervoso sottostante.

Lo schema che segue è un diagramma che rappresenta l'estensione e la distribuzione delle divisioni funzionali nel cervello di un selacio (Fig. L).

Per chiarire molti fatti che riguardano la fisiologia del soma riporto qui uno schema che rappresenta: i centri ed i tratti relativi ai componenti viscerali nei pesci (Fig. M).

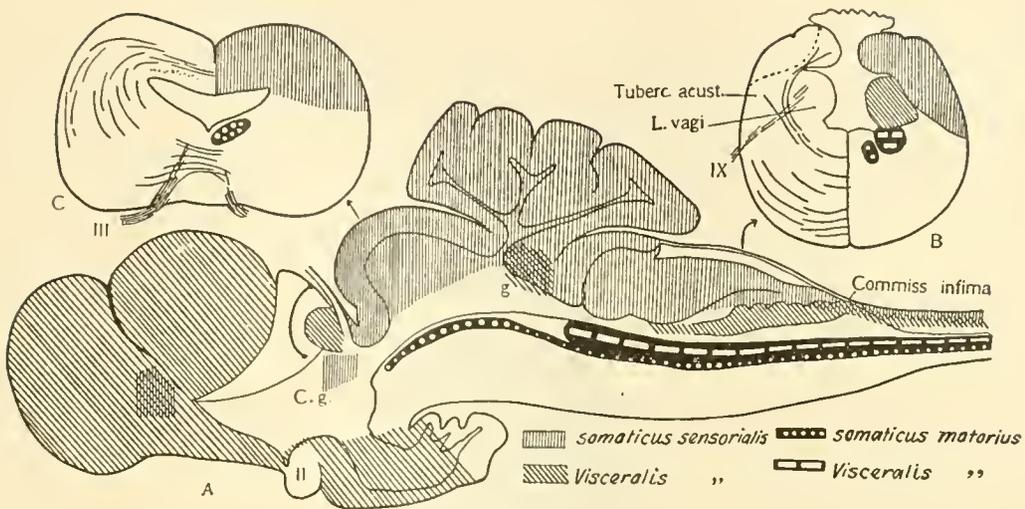


Fig. L.

Diagramma rappresentante l'estensione e la distribuzione delle divisioni funzionali nel cervello di un selacio. (Da JOHNSTON, 1906, l. c. fig. 46 p. 98.) A proiezione trasverso il piano mediano. B, C sezioni fatte nei punti indicati dalle frecce (C nel mesencephalon. B nel myelencephalon). C. g. corpus genicolatum. g nucleus gustatorius secundarius superior.

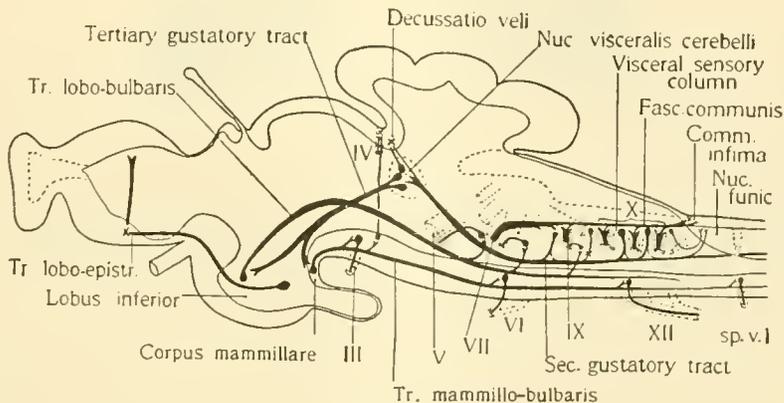


Fig. M.

Diagramma rappresentante i centri e le fibre relative al componente viscerale e sensoriale nei pesci. (Da JOHNSTON, 1906, l. c., fig. 92 p. 174.)

Per mezzo di questi schemi noi potremo renderci in seguito ragione, partendo da una tale base anatomica, di molti fatti riguardanti il soma e che sono in rapporto col viscera. In questa maniera noi ci siamo fatti un concetto generale sulla distribuzione dei centri e delle relative fibre del soma e del viscera e che ci porta appunto a comprendere bene la funzione delle varie parti del cervello dei pesci.

Topografia del Cervello degli *Scyllium*. Volli vedere, se dalle linee esterne e dalla topografia degli organi di senso della

testa si potessero bene delimitare le varie regioni cerebrali e quindi lederle senza aprire la cavità cranica (Fig. N).

La figura N rappresenta la testa di uno *Scyllium catulus* aperta dove si vede bene il cervello. Come punto di ritrovo delle varie

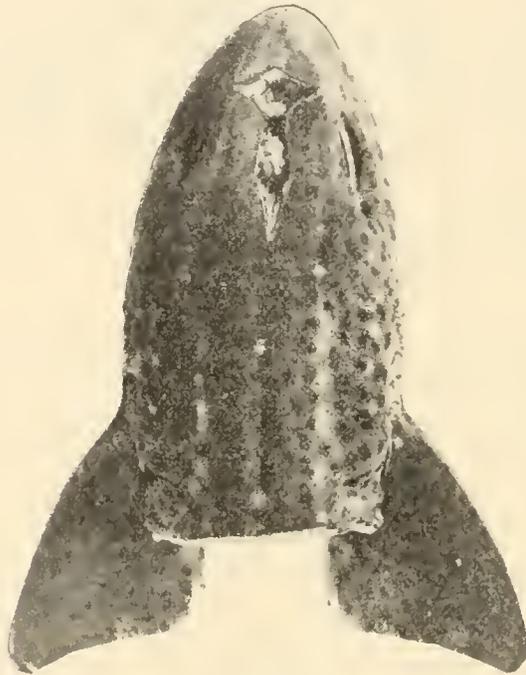


Fig. N.

Testa di *Scyllium catulus* ($\frac{1}{2}$ circa della grandezza naturale). Traverso la capsula cartilaginea aperta si vede bene il sistema nervoso centrale. Questa fotografia positiva è stata ottenuta sovrapponendo due negative della stessa testa di *Scyllium*, delle quali una normale e l'altra con la capsula cartilaginea aperta.

parti di questo si prende l'occhio colla sua orbita. Dall'esame della fotografia appare dunque manifesta la seguente costituzione topografica cerebrale, che si può stabilire anche dall'esterno, senza asportare la capsula cartilaginea:

I. Myelencephalon: il punto di mezzo di questo giace sopra una linea, che unisce i canti posteriori delle due palpebre, dove avviene quella specie di infossamento, che si vede bene nella fotografia.

II. Metencephalon, cerebellum: giace nella regione compresa posteriormente dalla linea ora descritta ed anteriormente dalla linea che divide il terzo medio dal terzo anteriore delle due regioni palpebrali.

III. Mesencephalon: È limitato posteriormente dalla linea ultimamente descritta ed anteriormente da una linea che taglia poco indietro il mezzo del terzo anteriore delle due regioni palpebrali.

IV. Diencephalon: occupa quasi tutto il terzo anteriore delle regioni palpebrali.

V. Telencephalon: è situato nel mezzo del limite estremo delle due rime palpebrali anteriori.

VI. Bulbi olfactorii: si trovano subito anteriormente alle rime palpebrali anteriori sopra una linea, che è il proseguimento di queste rime, un po' convergente indietro.

VII. Capsule nasali: sono sulla linea che prosegue questa ora descritta, però un po' esternamente.

La topografia ora descritta per lo *Scyllium catulus* rimane anche costante per il cervello dello *Scyllium canicula* e perciò non ne parlo, perchè non farei che ripetere, quanto ora ho detto. Anche nello *Scyllium canicula* è l'occhio, che serve di base per stabilire la topografia del cervello e delle varie sue parti, e valgono anche per questo quegli stessi rapporti, che abbiamo ora visto nello *Scyllium catulus*.

* * *

Il sistema nervoso centrale dello *Scyllium*, di questo pesce primitivo è costituito sino da principio da due parti differenti, il cervello e il midollo spinale. Però, mentre STEINER ritiene, che morfologicamente noi possiamo fare questa definizione, fisiologicamente ci sarebbe impossibile di far ciò (STEINER Vol. 1, p. 104). „Es fällt uns demnach vor Allem die Aufgabe zu, „Gehirn“ physiologisch zu definiren. Diese Definition muss selbstverständlich so allgemein sein, dass sie, vorläufig wenigstens, sämtliche Cranioten umfasst.“ Dove però STEINER è caduto in un errore assolutamente grossolano è quando dice (Vol. 1, p. 104): „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 charakte-

ristisches Merkmal des Gehirns sein kann.“ Concludendo, dunque, secondo quanto dice lo STEINER, un animale che poco si muove o non si muove affatto sarebbe privo in parte o del tutto di volontà, ad onta anche che questo animale sia molto sviluppato, molto situato in alto nella scala zoologica, e che quindi abbia un sistema nervoso relativamente abbastanza sviluppato. Lo STEINER però, fatto abbastanza strano, partendo dal principio che la volontà è moto ha dimenticato di aggiungere, che molti animali, fra cui anche quello da lui citato come esempio stanno semi-immobili, perchè questo appunto è il loro genere di vita. Ora, il voler andare a parlare di mancanza di volontà in questi animali è una cosa assolutamente errata, perchè è appunto la volontà stessa quella, che fa vivere tali animali in questa determinata maniera, in questo stato di immobilità più o meno completa. È cosa ormai da tanto tempo nota, che ogni animale esplica le funzionalità del proprio corpo a seconda non solo della sua costituzione, ma anche del mezzo ambiente nel quale si trova. La volontà in alcuni si esplicherà, sempre per quanto riguarda la sfera del movimento, in una maniera molto attiva, mentre invece in altri si esplicherà facendo restare semiimmobili gli animali: in tutti i casi è sempre una funzione positiva e mai una funzione negativa. Questa funzione positiva si esplicherà nel primo caso sotto una forma dinamogenica, e nel secondo caso più sotto una forma inibitoria; in ogni caso, noi abbiamo sempre a che fare con una funzione positiva e mai con una funzione negativa: la volontà è vita e non morte. Bastano queste poche riflessioni per dimostrare quanto le idee dello STEINER siano infondate e come si debbano ritenere assolutamente inaccettabili.

STEINER ora, poi, vuol vedere se il cervello viene ad essere caratterizzato dai sensi superiori, come l'odorato, la vista e l'udito.

ZUCKERKANDL ha visto, che nel delfino il nervo olfattorio è completamente degenerato. STEINER da ciò conclude, che tutto l'apparecchio per il senso dell'odorato non funziona, e con tutto ciò si ascrive sempre un cervello al delfino. Però le idee di STEINER a questo proposito sono assolutamente azzardate, perchè, un maggiore sviluppo della sola mucosa olfattoria è capace di provvedere bene al senso dell'odorato. Tanto più ciò si può avverare nel delfino con un apparecchio olfattorio se non degenerato come dice STEINER, per lo meno di molto ridotto. Dobbiamo poi richiamare in proposito, per quanto riguarda il cervello del delfino le ricerche anatomiche di V. BIANCHI.

Del resto al delfino anche data questa enorme riduzione del nervo olfattorio dobbiamo ascrivere una squisitissima capacità olfattiva. Difatti basta pensare alla caccia che si fa colla fiocina a questo piccolo cetaceo: venga o no catturato appena uno di questi animali viene ad essere lesa fuoriesce una quantità di sangue più o meno grande che propagandosi nel mare vicino fa sì che tutti gli altri delfini scappino e per quella giornata non si riesca più a catturare in quel luogo nemmeno un delfino. L'odorato ha specialmente in questo fatto una grande importanza, secondariamente il gusto per l'acqua che viene portata a contatto della mucosa bocale, e quasi nulla certamente la vista.

Secondo lo STEINER, vi sono molti animali con cervello e che pur tuttavia non vedono assolutamente, perchè l'apparecchio visivo non funziona mai, ovvero manca del tutto. Fra questi annovera l'Ammocoetes, la *Myxine glutinosa* ed il *Proteus anguineus*. Per quanto riguarda il *Proteus anguineus* però RUSCONI e CONFIGLIACHI già da tempo ci hanno insegnato che se non è capace di vedere, per lo meno insomma ha senso di luce e tenebre. WIEDERSHEIM ci dice, che il nervo visivo nel cervello dei Gimnofioni (Schleichenlurche) è degenerato. Però non è giusto quanto dice STEINER, che il senso della vista (Vol. 1, p. 104), „kein nothwendiges Attribut des Gehirns sein“, perchè noi non dobbiamo dimenticare i belli studi fatti in proposito da HESSE.

WIEDERSHEIM vide anche, che il nervo acustico è molto degenerato nei Gimnofioni.

Concludendo, quindi, è per lo meno molto azzardato il dire, che gli organi di senso superiori (olfatto, udito, vista) non siano caratteristici del cervello dei Cranioti.

Lo STEINER infine, dopo avere assolutamente escluso quanto sopra abbiamo detto, dice che il carattere dei Cranioti (I, p. 104): „Nichts anderes als das allgemeine Bewegungscentrum, das wir zuerst im Gehirne des Frosches aufgefunden haben.“ STEINER lo ha potuto vedere nei pesci ossei, negli *Scyllium*, nei ciclostomi e nei rettili (lucertole); dunque tutti i vertebrati inferiori posseggono un centro motorio generale.

Nei vertebrati superiori (uccelli e mammiferi) nulla ci può dire in proposito, perchè, quando fu scritta la sua memoria non esistevano delle ricerche di questo genere. Però io in questi ultimi tempi ho potuto localizzare nel cervello dei mammiferi due centri motori generali, e più precisamente nella base del cervello. Difatti

queste sono le mie conclusioni e che completano quelle già messe avanti da H. MUNK:

(Mem. 1, p. 308) „Das Bestehen dieser beiden motorischen Zentren (eines mesencephalischen, in Verbindung mit den Gesichts- und Gehörwahrnehmungen, eines anderen im Hinterhirn, in Verbindung mit den akustisch-facialen Aufnahmen) hat von mir . . . nachgewiesen werden können. Die Bewegungen, die durch Reizung dieser Teile erzeugt werden, sind direkt durch die Anregung motorischer Elemente hervorgerufen, die hier ihren Ursprung haben, Bewegungen, die auch an der Entwicklung sämtlicher Emotionsphänomene teilnehmen. . . .“

(Mem. 1, p. 309) „Es geht also von diesen beiden basal-motorischen Zentren der erste Anstoß zu den verschiedenen Bewegungen aus, die nachher von den anderen Teilen des Zerebrospinalsystems verfeinert werden.“

Sarebbero insomma situati in quelle parti del cervello che derivano della vescichetta cerebrale mediana (corpora bigemina) e dalla parte anteriore della vescichetta cerebrale posteriore (III) (pons Varolii).

Ho potuto confermare direttamente, insomma, quanto indirettamente a questo proposito aveva visto STEINER, cioè (Vol. 1, p. 105) „dass die höheren Wirbelthiere, da man an ihnen Zwangsbewegungen kennt, ein allgemeines Bewegungscentrum besitzen müssen“. Per quanto anche riguarda la sede, la mia localizzazione è perfettamente esatta, giace come sopra ho detto nella base del cervello, e completo la idea di GOLTZ, il quale ritenne „dass das Locomotionscentrum unterhalb der Hirnlappen resp. der Hirnstiele gelegen ist“ e quella di STEINER, che ritenne (Vol. 1, p. 105) „es in etwa dieselbe Gegend (accenna alla localizzazione di GOLTZ) zu verlegen, wo es sich bei den niederen Wirbelthieren findet.“

Secondo lo STEINER, però, questo centro motorio generale è il substrato necessario, indispensabile perchè possa aversi un vero cervello, e dove non c'è questo centro motorio non si può parlare assolutamente di cervello; però, questo centro motorio generale è una parte fondamentale del cervello, ma non è il cervello stesso, perchè, secondo sempre lo STEINER, potremmo parlare di cervello solo quando ci vada unito almeno uno dei nervi di senso superiori: nervo olfattorio, ottico e acustico (praticamente si tratta quasi sempre dei primi due). Però lo sbaglio di STEINER è quello di ritenere, che i tre nervi di senso superiori anzidetti non possano trovarsi contemporaneamente ad un centro generale di locomozione.

Io accetto la definizione che STEINER dà del cervello vero e proprio: (Vol. 1, p. 106) „Das Gehirn ist definiert durch das allgemeine Bewegungscentrum in Verbindung mit den Leistungen wenigstens eines der höheren Sinnesnerven.“ Però, come vedremo negli animali inferiori, esiste talvolta una cellula gangliare in rapporto con la superficie esterna dell'animale, dove è situata una terminazione specifica di senso qualunque, specialmente tattile, visiva, di gusto-odorato (senso chimico). Anche in questo caso si potrebbe parlare di un cervello vero e proprio, ciò che in realtà non è, quantunque, come vedremo, questa cellula gangliare si possa ritenere come un vero e proprio centro locomotore. Quindi, la definizione di STEINER ha bisogno di essere completata.

Guardando comparativamente il cervello dei vertebrati superiori e quello dei vertebrati primitivi, si vede che in questi non vi è alcuna proprietà che stia a rappresentarci la proprietà fondamentale di questo cervello, che poi andrebbe perduta nei nuovi vertebrati. Noi non ritroviamo altro che uno sviluppo ulteriore di funzioni già esistenti, dalle quali noi possiamo trarre come risultato un'avanzamento dello sviluppo, giammai però possiamo trarne fuori una parentela degli animali fra di loro.

Si avvera insomma pel cervello, quanto si avvera per tutti gli altri tessuti, per l'intero animale. Non si tratta di fattori e di fatti ereditari, vi è solo la limitazione del numero degli stadi conservati. Certi stadi solamente sono mantenuti, un gran numero di altri mancano del tutto assolutamente. In maniera che anche nello studio non solo della morfologia, ma anche della fisiologia del sistema nervoso centrale dei vertebrati inferiori e superiori si ha piuttosto l'idea astratta dello schema dello sviluppo filogenetico, che la serie reale delle varie tappe percorse. È quanto si avvera nei tre stadi di sviluppo dello scheletro assiale (membranoso, cartilagineo, osseo), che rispondono solo idealmente alla progressione di sviluppo di questo sistema. Difatti una vertebra cartilaginea di un mammifero è tutt'altra cosa che una vertebra cartilaginea di un selacio. Non vi è di comune fra di loro che la sostanza dalla quale sono costituiti, o meglio la loro costituzione istologica: due fattori di ordine molto generale; mentre invece la loro costituzione morfologica, di valore molto più grande, per la determinazione specifica dei due animali, dei due esseri, è completamente differente. Insomma piuttosto che attenerci, in questo caso anche del sistema nervoso, alla formula di HAECKEL della ricapitolazione delle forme antiche estinte

dovremo attenerci a quella di OSCAR HERTWIG della ricapitolazione delle forme che obbediscono alle leggi di sviluppo organico e vanno dal semplice al complesso. L'adattamento della formula di OSCAR HERTWIG allo studio del sistema nervoso non obbliga affatto a rigettare del tutto le speculazioni filogenetiche, la realtà della evoluzione non entra per nulla in ciò. Solamente O. HERTWIG fa rimarcare, che, a causa della trasmissione all'uovo delle proprietà acquisite dalla specie, una ripetizione reale delle forme antiche è assolutamente impossibile e che l'embrione non ci può in modo alcuno rivelare le forme che la sua specie ha traversato nel corso dei tempi.

Scartando quindi le interpretazioni sempliciste delle ripetizioni antiche, la formula di O. HERTWIG ci forza a cercare le leggi dello sviluppo organico e sostituisce a delle spiegazioni solo apparenti (che fanno ritornare solo le difficoltà sino sopra al supposto „antico“) delle spiegazioni più esatte e che lasciano riposare le leggi della formazione e dello sviluppo degli organismi sulla natura stessa degli organi e sui rapporti che legano fra loro le differenti parti di uno stesso essere. È questo che mi ha portato anche a confermare, quanto io ho potuto vedere nello studio delle funzioni del sistema nervoso degli animali inferiori e superiori.

STEINER è stato uno dei primi ad occuparsi della fisiologia del sistema nervoso centrale degli *Scyllium*, servendosi, come metodo operatorio, di ablazioni delle varie parti del cervello, che eseguiva con un coltello a taglio smussato. Richiusa la ferita con punti di sutura, teneva in vita gli animali operati per un tempo più o meno lungo. In questa maniera riuscì a fare delle osservazioni se non del tutto giuste, come vedremo poi appresso, pur tuttavia abbastanza interessanti. Asportando completamente in questi animali tutto il cervello anteriore, compresi i lobi olfattori, oppure separando solamente i bulbi olfattori dal cervello anteriore con un taglio, lasciandoli però in situ, questi animali si trovavano secondo lo STEINER nella assoluta impossibilità di prendere spontaneamente la minima quantità di nutrimento. Ritene quindi, che negli *Scyllium* queste funzioni si esplichino nel cervello anteriore. Si noti che l'ablazione unilaterale del bulbo olfattorio non impediva affatto la presa del nutrimento. — Questi animali così operati rimanevano, secondo lo STEINER, del tutto fermi di giorno, però nulla ci dice sul come si comportassero durante la notte in quel periodo insomma nel quale gli *Scyllium* esplicano la loro maggiore attività. Andando ad eseguire l'ablazione del

cervello intermedio, che come abbiamo visto è in rapporto coi nervi ottici, questi animali così operati nuotavano normalmente, però dopo un certo tempo rimanevano in un angolo, oppure addossati alla parete del bacino, e vi restavano quasi per tutta la giornata, e solamente quando venivano stimolati cominciarono a muoversi. Però STEINER nota che questo periodo di immobilità durava molto di meno che non in quelli animali operati di ablazione di cervello anteriore. Da ciò conclude, che l'asportazione del cervello intermedio non porta a disturbi del movimento, bensì ad una deficienza nella spinta al movimento, perchè, secondo lui, verrebbero ad essere interrotte quelle vie che portano lo stimolo del movimento dell'acqua attorno al corpo dell'animale, appunto dalla periferia al centro. L'asportazione del cervelletto non portò alla minima lesione, l'animale si conservò del tutto normale. Dopo osservazione accurata eseguita durante la notte sopra *Scyllium* che avevano subito la asportazione del tetto del cervello medio, e che andavano a battere sempre contro ostacoli, che erano messi lungo il bacino, concluse che appunto in questa determinata parte del cervello risiedesse il centro visivo, che però non esplicava azione alcuna sul movimento. In una maniera del tutto differente si comportavano quegli animali, che avevano subito l'asportazione della base del cervello medio. I movimenti compiuti da questi erano del tutto equilibrati, sino a quando si muovevano in un piano orizzontale, però appena cambiavano il piano di movimento, specialmente se risalivano alla superficie del bacino, perdevano facilmente l'equilibrio e cadevano al fondo sulla regione dorsale. In questa posizione, anche se vi fosse stato posto artificialmente, dopo molti tentativi ritornava nella posizione addominale normale, però talvolta, e STEINER fa dipendere ciò dal fenomeno di stanchezza, questi animali rimanevano sempre nella posizione dorsale. L'acqua in questo caso non sarebbe più al caso di produrre quegli stimoli che portano appunto alla locomozione normale. Il taglio della parte anteriore del midollo cefalico porterebbe alla abolizione completa di ogni movimento, anche se l'animale venga ad essere stimolato con gli stimoli meccanici anche i più forti, tanto che STEINER è condotto a localizzare in questo punto il centro della locomozione. I disturbi motori che si osservano dopo l'ablazione del cervello medio dipendono solamente dalla mancanza di quegli elementi sensitivi deputati a portare in questo punto degli stimoli per il movimento. STEINER insomma localizza nella base del cervello medio un vero e proprio centro destinato a racco-

gliere gli stimoli che l'acqua porta sul corpo dell'animale, le sensazioni muscolari e delle articolazioni delle vertebre, che soprassedono all'equilibrio dell'animale. Naturalmente, soggiunge STEINER, anche nel midollo encefalico vanno delle sensazioni muscolari, perchè *Scyllium* con questa sola parte del cervello erano capaci di nuotare equilibratamente, almeno sino a che si muovevano in un piano, ed erano al caso anche di equilibrarsi di nuovo, quando avessero perduto l'equilibrio. — Lo STEINER poi, eseguì delle ricerche abbastanza interessanti sopra esemplari di *Scyllium canicula*, *Mustelus vulgaris*, *Scyllium catulus*, *Squatina vulgaris*, ai quali aveva tagliato il capo a livello delle pinne pettorali, si potevano quindi considerare dei veri e propri animali spinali. Questi pesci, dopo una tale operazione, possono vivere lungo tempo, nuotano normalmente in tutte le direzioni, però raramente risalgono in alto alla superficie dell'acqua, invece si vanno muovendo lungo il fondo del bacino. Sono animali anche che presentano manifestamente l'„Umdrehreflex“. Conclude da queste esperienze, che un taglio portato nel midollo encefalico a livello dell'uscita del vago, porterebbe alla abolizione di ogni movimento (naturalmente il vago serve qui come punto di ritrovo, e nulla, secondo STEINER, ha a che vedere con questi fenomeni), mentre un taglio fatto al disotto di questo, ossia verso il midollo spinale, fa iniziare di nuovo la locomozione. Finalmente poi decapitando uno *Scyllium*, la parte al disotto del taglio è capace ancora di eseguire dei movimenti normali di natazione. È stato merito di STEINER avere richiamato l'attenzione degli osservatori sopra i movimenti riflessi di origine spinale negli *Scyllium*. Come sappiamo E. PFLÜGER sino dal 1853 riuscì bene a stabilire i rapporti che esistono fra gli stimoli portati sulla pelle ed i consecutivi movimenti che partono dal midollo spinale, studiandoli nelle anguille e nelle rane decapitate, riuscì a formulare delle leggi che da allora andarono sotto il nome di leggi dei riflessi. Da quell'epoca sono state trovate delle eccezioni a questa regola, e segnatamente da GERGENS, OSAWA e TIEGEL, i quali videro che, contrariamente a quanto aveva visto PFLÜGER, un serpente decapitato col suo corpo si avvicinava ad una fiamma, che gli veniva accostata, mentre una anguilla nelle stesse condizioni sperimentali se ne allontanava. Un'altra eccezione a queste leggi fu trovata da LUCHSINGER nei tritoni e nelle lucertole, nei quali un vellicamento di una zampa anteriore porta ad un movimento riflesso della zampa posteriore diagonalmente opposta, e secondo lui, questo riflesso trova

la sua spiegazione nella locomozione caratteristica che presentano questi animali, i quali muovono sempre i loro arti in senso diagonale. Le ricerche eseguite da STEINER sopra il midollo spinale dello *Scyllium* vennero eseguite collo stesso metodo di PFLÜGER nelle anguille, ossia lo *Scyllium* veniva decapitato, sospeso quindi ad un uncino, si avvicinava poi una fiammella a vari punti del corpo, ed osservava poi i movimenti che derivavano da questo stimolo. Egli giunge a queste conclusioni, che io riporto qui testualmente (IV, p. 22): „Es zeigt sich sonach, dass beim decapitirten Haifisch, entgegen der alten Erfahrung beim Aal, die Reizung des Rumpfes durch Licht nicht eine, sondern zwei aufeinander folgende entgegengesetzte Bewegungen giebt, so zwar, dass der Rumpf sich erst von der Flamme entfernt, um sich ihr bald darauf zu nähern (gelegentlich tritt auch das Umgekehrte ein!).

Doch vermag man beliebig das Resultat des Haiversuches in genau das des Aales umzuformen, wenn man das Haipräparat genügend lange Zeit (hier etwa 2 Stunden) hängen lässt; eine Aenderung, die wohl darauf zurückzuführen ist, dass die Erregbarkeit des Rückenmarkes mit der Zeit wesentlich gesunken ist.

Da meine bisherigen Bemühungen im Wesentlichen darauf gerichtet waren, beim Haifisch dasselbe zu sehen, was man für den Aal seit PFLÜGER kannte, so concentrirte sich meine Aufmerksamkeit stets auf den Punkt des Rumpfes, wo die Flamme, der Wärmereiz, einwirkte, d. h. also auf eine beschränkte Stelle. Als ich aber nach einer Reihe von Versuchen begriffen hatte, dass beim Hai doch ganz andere Resultate zu Tage treten, so erweiterte ich meine Beobachtung, indem ich sie gleichzeitig auf den ganzen Rumpf ausdehnte. Hierbei machte ich die ganz allgemeine Erfahrung, dass, wo auch immer der Wärmereiz angebracht wird, eine Bewegung an der Reizstelle beginnt, die sich über das ganze Präparat wellenförmig fortpflanzt.“

STEINER facendo delle ablazioni omolaterali del cervello nei pesci cartilaginei vide, che negli *Scyllium* si ottengono gli stessi risultati che nei pesci teleostei sia ledendo omolateralmente il cervello anteriore, il cervello medio, il cervelletto e il midollo cefalico. Asportando in questi animali una metà del cervello intermedio (Diencephalon), si hanno dei movimenti di maneggio circolari verso il lato sano, però questi disturbi del movimento sono transitori, perchè spariscono entro 24 ore. Questo risultato è uguale a quello che STEINER ha ottenuto nella rana che mostrava un mo-

vimento a sfera di orologio dopo la ablazione omolaterale del cervello intermedio.

A. BETHE si debbono delle ricerche abbastanza interessanti sopra la fisiologia del sistema nervoso degli *Scyllium*. Il metodo operatorio da lui seguito consisteva in ciò: sia la pelle del capo, come anche la scatola cartilaginea cerebrale, furono tagliate in modo, che ne risultavano come due valvole. Fatta la lesione cerebrale, queste due valvole venivano ad essere ricucite, in modo che si avevano due piani di sutura che salvaguardavano bene il cervello dall'acqua di mare. Però gli animali non vissero oltre 3—4 settimane, perchè la ferita veniva macerata dall'acqua.

Per quanto riguarda le operazioni al telencephalon, al diencephalon e al mesencephalon STEINER vide, che l'asportazione omolaterale o bilaterale del telencefalo non porta mai a disturbi motori. BETHE non poté confermare quanto aveva visto STEINER, che cioè dopo la ablazione completa del telencefalo i movimenti spontanei erano molto diminuiti.

Secondo BETHE è falso quanto dice STEINER, che cioè gli animali operati di ablazione del diencephalon non compiono dei movimenti spontanei, ma solo quando vengano stimolati. BETHE ebbe degli animali che subirono tale operazione, e che anzi si fecero notare per i movimenti continui che facevano durante tutta la giornata. I movimenti di questi animali erano tanto equilibrati da non potersi distinguere da quelli di uno normale. BETHE ritiene anche, che i movimenti di maneggio visti da STEINER nelle ablazioni omolaterali di questa parte non dipendano assolutamente da una tale operazione.

Per quanto poi riguarda il taglio unilaterale del midollo spinale, questa operazione fatta nella rana, nel coniglio e nel cane, come pure nella scimmia, non porta mai a movimenti di maneggio. STEINER eseguì il taglio unilaterale del midollo spinale nello *Scyllium*, e non poté nemmeno qui osservare dei movimenti di maneggio. Veramente, nei primi giorni dopo l'operazione, lo *Scyllium* si ripiega dal lato operato, ma ciò dipende da una specie di crampo dei muscoli attorno alla lesione, che passa dopo pochi giorni con alternarsi di aumenti e diminuzioni, poi finalmente il pesce nuota in modo normale. STEINER conclude da ciò, che le lesioni unilaterali nello *Scyllium* non portano mai a movimenti di maneggio.

Inoltre confermò quanto vide STEINER e LOEB, che cioè, nella ablazione completa ovvero omolaterale del cervelletto non si hanno

dei disturbi nel movimento. Per quanto poi riguarda la questione dei movimenti forzati, che fa compiere il midollo spinale dopo l'ablazione del cervello, STEINER non potè mai ottenere movimenti di questo genere dopo la lesione unilaterale del midollo spinale, però egli potè ottenerli con un metodo del tutto nuovo. In uno *Scyllium canicula* dopo l'ablazione omolaterale della base del cervello medio studiò i movimenti forzati che ne seguirono. Tenuto in vita per 24 ore l'animale, e visto che i movimenti forzati rimanevano sempre uguali, lo decapitò credendo che il torso compiesse dei movimenti in linea retta, invece vide, „dass der geköpfte Haifisch genau die Kreisbewegung wiederholt, welche der kopftragende Fisch vorgeschrieben hatte.“ Questi fatti sono sempre talmente costanti, che quando la lesione del cervello medio non è stata fatta bene non si hanno questi movimenti forzati, ed allora, decapitando questi animali, il torso non fa neppure questi movimenti, ma va in linea retta. Per non andare quindi incontro ad errori è bene vedere, se prima della decapitazione questi animali sono capaci di fare tali movimenti anormali. Lo STEINER poi volle vedere, quanto tempo doveva correre perchè lo *Scyllium* decapitato ed operato in tempo anteriore di cervello medio facesse di questi movimenti forzati. Adoperò degli *Scyllium canicula* e *catulus* operati a destra o a sinistra di cervello medio, e fece passare 1, 3, 6, 10 ore dall'operazione, sino a che insomma questi *Scyllium* col corpo avessero compiuto i descritti movimenti forzati circolari, e giunse alla conclusione, che questi movimenti forzati si hanno in uno spazio che corre fra 10 e 24 ore dalla decapitazione. Giunge quindi alla conclusione, che dopo l'ablazione unilaterale del cervello medio „die Zwangsbewegungen des Rückenmarkes nur auftreten, wenn zwischen Etablierung der Zwangsbewegungen und der Köpfung ein Zeitraum von wenigstens zehn Stunden verflossen ist.“ Però STEINER ritiene, che sarebbe una cosa interessante il voler ricercare più davvicino questo spazio di tempo. Egli stesso poi consiglia, che quando si vogliono esaminare questi animali decapitati non si devono mai lasciare a giacere nell'acqua, perchè ivi perdono la loro eccitabilità, ma di tenerli all'aria sempre, e quando si voglia studiare la loro locomotorietà di metterli nell'acqua. Egli ritiene, che nell'acqua il midollo spinale di questi animali non possa eliminare il suo acido carbonico, mentre nell'aria questi scambi avvengono molto più facilmente, quindi maggiore quantità di ossigeno e maggiore eccitabilità.

STEINER osservò, che tagliando omolateralmente il midollo ce-

falico si hanno dei movimenti di rotazione; tagliato il capo dopo 24 ore, il torso non fa più alcun movimento di rotazione, almeno eseguendo le ricerche con tutte le precauzioni, come fece l'autore. Giunge quindi alla conclusione, „dass der geköpfte Fisch die vorgeschriebene Rollbewegung des kopftragenden Fisches nicht auszuführen vermag.“ Ora dobbiamo spiegarci sul come possano avvenire questi fenomeni. STEINER ha stabilito „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 Untertätigkeitsverhältniss des Rückenmarkes gegenüber dem Gehirn,“ e che i movimenti di maneggio sono una funzione esclusiva del cervello. Possono però avvenire anche nel midollo spinale, quando l'animale, prima della decapitazione, per una determinata operazione sul cervello, li abbia presentati. Innanzi tutto dobbiamo dire, che tali movimenti si avverano solo nel midollo spinale di quegli animali nei quali è pieno il potere della locomotorietà, che secondo quanto noi oggi sappiamo si ha solo nei selaci e nei ganoidi cartilaginei. Premesso, che si possa trattare di una influenza lontana del cervello sul midollo spinale, quasi nel senso del magnetismo o della elettricità di induzione, lo STEINER crede, che „der allgemeinste Ausdruck, den wir der neuen Tatsache geben können, ist der, dass es sich hier um eine Nachwirkung handelt.“ È cosa nota che le cellule gangliari, quantunque non siano state ancora fatte delle ricerche sistematiche in proposito, possano trattenere per molto tempo la influenza stimolante. STEINER ha potuto vedere, che vari fattori concorrono per la produzione di questa influenza postuma: „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.“

Queste considerazioni sono giustissime, ma quello che rimane sempre problematico si è il perchè un animale decapitato dopo avergli fatto l'ablazione unilaterale del cervello medio sia ancora capace di eseguire dei movimenti di maneggio, mentre eseguendo un

taglio omolateralmente nel midollo cefalico e decapitando poi l'animale questo non è più al caso di fare movimenti di rotolamento. Riguardo poi al resto si capisce come le cellule gangliari, standoci ad esprimere il tipo primitivo dell'ente nervoso, siano costituite in modo tale, che in esse si possano poi ritrovare tutte quelle proprietà e qualità che ci insegna la fisiologia generale del sistema nervoso. Le cellule gangliari essendo ancora a tipo primitivo, embrionale, ci stanno a rappresentare come un immagazzinamento di forza viva, quindi si capisce come la funzionalità di queste sia molto maggiore che non quella di una comune cellula nervosa, e possiamo in essa ritrovare qualità e caratteri che mancano alle altre cellule nervose, per esempio la memoria, come vedremo poi appresso. Difatti, secondo lo STEINER, se pensiamo obbiettivamente al significato di questa influenza postuma, si deve ritenere „als die Reproduction einer vorausgegangenen Bewegung in einem Organe, dass sonst nicht die Mittel besitzt, eine Bewegung von dieser Form zu erzeugen.“ Del resto già HERING aveva identificato „Reproduction und Gedächtniss“ ed HENSEN così aveva definito il potere di riproduzione: „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.“

In questi ultimi tempi SEMON ha ripreso lo studio dell'HERING ed ha potuto confermare sperimentalmente le idee di questo.

Ammettendo come giusta la definizione di questi scienziati, si può ritenere, secondo STEINER, quella ricerca come la riproduzione di un movimento anteriore, ed in questo caso „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.“ Queste ricerche, però, sopra lo *Scyllium* non sono nuove, perchè il concetto fondamentale che le anima è di R. DUBOIS. Questi decapitò un coleottero (*Dytiscus marginalis*), che si trovava a fare dei movimenti di maneggio, ebbene, anche dopo decapitati questi animali seguitavano a fare gli stessi movimenti; secondo lui, quindi, questi movimenti sono assolutamente indipendenti dalla volontà. Questa osservazione lo portò ad eseguire delle ricerche analoghe nell'*Anguilla* e nell'anatra: la prima, quando venga decapitata e posta sopra un tavolo fa persino dei movimenti di rotolamento, e la

seconda è capace di fare dei movimenti di maneggio quando venga posta nell'acqua. Così descrive le osservazioni fatte sopra questi due animali: „L'hémisphère droit fu enlevé et l'on observa seulement un peu de parésie du côté opposé, mais non de la paralysie. L'animal marchait facilement, il n'y avait qu'une légère claudication et la pointe de l'aile du côté parétique était 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.“ Però, secondo STEINER, le esperienze fatte da DUBOIS sopra l'anguilla e sopra l'anatra non sono giuste, ossia meglio DUBOIS non ha saputo analizzar bene i risultati di queste esperienze e dar loro un giusto significato. Difatti dalle esperienze di SCHIFF e di H. MUNK sappiamo che l'ablazione del grande cervello negli uccelli fatta in toto non porta a disturbi del movimento, e quindi l'ablazione omolaterale non può dar luogo a movimenti di maneggio. I disturbi che DUBOIS descrive nella sua anatra non sono dei veri movimenti di maneggio, perchè sono accompagnati da disturbi periferici (paresi del lato opposto). SCHIFF negli uccelli e nei mammiferi, STEINER nelle rane, hanno da tempo dimostrato, che i movimenti di maneggio non sono mai accompagnati da disturbi periferici. La esperienza di DUBOIS sull'anatra è valevole in quanto che non fa che confermare il fatto visto già da TARCHANOFF, che cioè un'anatra decapitata è capace ancora di nuotare. Riguardo poi ai movimenti di maneggio presentati da questa verso sinistra, ciò dipende da che, persistendo ancora la paresi del lato sinistro dopo la decapitazione, naturalmente il lato di sinistra nuota molto di meno che il lato di destra.

Così pure le ricerche di DUBOIS sull'anguilla non sono giuste, perchè quando questa venga decapitata non fa movimenti di maneggio, tanto meno poi movimenti di rotazione, che non fa nemmeno lo *Scyllium*. Secondo STEINER, questi movimenti visti da DUBOIS non

sono che dipendenti da forti contrazioni muscolari dovute anche in parte all'azione della gravità che obbliga p. es. uno di questi animali messo sul dorso o sull'addome, a ripiegarsi di fianco. Dunque si deve ritenere, che DUBOIS ha saputo male interpretare quanto lui aveva visto in questi animali.

STEINER vuole spiegare poi perchè il midollo spinale sia incapace di lasciar fare quei movimenti di rotolamento. Un centro generale di movimento è capace di fare molto facilmente dei movimenti in tutti i piani. Però, nel movimento di rotolamento è necessario un continuo cambiamento dei piani di movimento, che il midollo spinale non può compiere, perchè manca di un metamero trasmettitore. La mancanza di un movimento di rotolamento nello *Scyllium* decapitato è un altro appoggio per ammettere un centro generale del movimento, perchè la presenza di un metamero trasmettitore porta con se la facile motilità in tutti i piani, ciò che STEINER aveva già senza dubbio teoricamente provato.

FLOURENS è stato il primo ad adoperare le parole „Mouvement de manège“, che corrisponde poi al „Manègebewegung“ o meglio „Kreisbewegung“ dei tedeschi, e che si ha dopo ablazioni o tagli omolaterali di determinate parti del cervello. Senza che io stia qui a rammentare gli studi fatti dai vari autori, si può senza tema di errare ritenere, che questo movimento di maneggio si può verificare in quasi tutte le lesioni più o meno estese dell'asse cerebro-spinale degli animali superiori ed inferiori.

Secondo STEINER, nei pesci vi sono due forme di movimenti forzati (Zwangsbewegungen), ossia i movimenti di maneggio (Kreisbewegung o Manègebewegung) e il Rollbewegung, o movimento di rotolamento. Sembra che manchi il movimento a sfera di orologio (Uhrzeigerbewegung), difatti pare che ci sia, ma realmente non c'è, perchè anche i movimenti ottenuti con lesione del cervello intermedio, nulla hanno a che vedere con tali movimenti. STEINER ritiene, „dass Zwangsbewegungen nur durch Verletzung solcher Theile entstehen, welche nachweisbar in unmittelbarer Beziehung zur Locomotion des Thieres stehen.“ Difatti, i movimenti forzati sono in dipendenza delle lesioni unilaterali del cervello, o meglio di quelle parti del cervello che sono in diretto rapporto con la locomozione. STEINER ha detto „unmittelbare Beziehung“ e non „mittelbare“, perchè p. es. l'ablazione degli occhi, il taglio di un nervo ottico, l'ablazione del centro visivo, lesioni del senso del gusto e dell'odorato non portano ad alterazione dei movimenti. Dove STEINER sbaglia in

questo caso si è nel dire, che le lesioni dell' udito non sono al caso di portare ad una alterazione dei movimenti: basta pensare ai gravi disturbi motori che avvengono in seguito alla lesione dei canali semicircolari per ritenere assolutamente errata questa idea. Negli animali inferiori poi, anche le lesioni omolaterali o bilaterali del cervello anteriore rimangono senza disturbi motori. Concludendo, movimenti forzati si hanno dopo una lesione unilaterale di quelle parti del cervello che sono in diretto rapporto con la locomozione, e siccome la locomozione dipende ed è in diretto rapporto col centro motorio generale, così si hanno dopo la lesione di quelle parti del cervello che sono in diretto rapporto col centro motorio generale. Quindi „Die Zwangsbewegungen sind eine Function des allgemeinen Bewegungscentrums.“ Dunque, in un animale dove esiste un centro motorio generale, ivi abbiamo anche movimenti forzati, e viceversa dove abbiamo movimenti forzati ivi anche un centro generale di movimento. Lo STEINER infine mette avanti la possibilità di due centri motori generali in quelli animali che hanno due differenti forme di locomozione. Considerando questi due centri come due punti vicini, si potrebbe lederne uno omolateralmente, senza che l'altro venisse ad essere leso, come p. es. nel gambero, che ha due forme di locomozione, l'una coi piedi e l'altra di nuoto colla coda. STEINER non poté confermare sperimentalmente questa sua ipotesi, e ritiene, che nel caso dovesse essere sperimentalmente confermata, qualora questi due centri ipotetici dovessero venire ad essere lesi omolateralmente si avrebbero dei movimenti forzati dei due ordini di movimento, e ciò confermerebbe, secondo lui, la sua legge sopra i movimenti forzati.

Io credo però, che questa ipotesi dello STEINER, di ascrivere cioè due centri generali di movimento a quegli animali che hanno due forme di movimento differenti sia una cosa assolutamente sbagliata, perchè in questi animali le cellule nervose, che presiedono a questi due differenti ordini di movimento saranno sicuramente mescolate nei centri le une vicino alle altre, e leso omolateralmente uno di questi centri generali di movimento si possono avere benissimo dei movimenti forzati omolaterali dei due ordini di movimento. E poi, come p. es. nel gambero, può essere benissimo che i movimenti fatti colle zampe dipendano da un centro locomotorio generale, e i movimenti fatti con la coda dipendano specialmente dalla catena metamerica gangliare, ovvero viceversa.

Lo STEINER infine, entra più addentro nella questione della

definizione di questo centro motorio generale. Difatti dice, che nell' *Amphioxus*, che è costituito di tutti metameri uguali fra di loro, non possedendo, secondo lui, un centro dominante del movimento, anche se si potessero fare in quest' animale delle lesioni omolaterali non si avrebbero mai movimenti di maneggio appunto per l'assenza di questo centro. Per rafforzare questa sua idea, porta l'esempio del midollo spinale dello *Scyllium*, che rassomiglierebbe al sistema nervoso centrale dell' *Amphioxus*, essendo costituito di metameri locomotori assolutamente uguali fra di loro. Ebbene, ledendo omolateralmente il midollo spinale dello *Scyllium*, non si avrebbero mai movimenti forzati. Lo stesso egli dice che avviene in quegli animali che sono costituiti da un solo metamero, ed „ist das einzig vorhandene Bewegungscentrum zugleich das allgemeine Bewegungscentrum“. L'ablazione omolaterale di questo metamero porta ad un movimento forzato circolare, „die freilich mit Paralyse auf der verletzten Seite einhergehen wird; eine sehr differente Erscheinung, die bei den mehrmetamerigen Wirbelthieren niemals eintritt.“ Da tutto quanto STEINER ha sopra detto giunge alla conclusione „dass der Nachweis von Zwangsbewegungen die sicherste und kürzeste Methode zum Nachweis des allgemeinen Bewegungscentrums darstellt,“ e che quindi, „Wo kein allgemeines Bewegungscentrum, dort auch keine Zwangsbewegungen und umgekehrt.“

BETHE poi così soggiunse: „Combinirte Operationen, von denen später die Rede sein wird, lassen mich aber vermuthen, dass das Kleinhirn doch etwas mit der Bewegungskorrelation zu thun hat, dass dies aber bei Abtragung des Kleinhirns allein nicht manifest wird.“

Secondo BETHE si hanno disturbi del movimento solo quando si vada a fare la lesione del cervello medio oppure di quelle parti del cervello situate al di dietro di questo. L'autore conferma quanto aveva visto STEINER, e cioè che l'ablazione omolaterale o bilaterale del tetto del cervello medio non porta ad alterazioni nella locomozione; non poté vedere però, se l'ablazione bilaterale di questa regione porta, come dice STEINER, ad un annullamento del riflesso per lo stimolo della luce. Mentre invece l'ablazione della base del cervello medio, specialmente se omolaterale, porta ad alterazioni molto forti del movimento. Fatto un taglio a destra nella parte posteriore dei corpi bigemini, l'animale, dopo l'operazione, fa movimenti circolari verso sinistra. Oltre questi movimenti di maneggio si hanno rotolamenti intorno

all'asse longitudinale, sempre verso sinistra, cosa che in parte era già stata vista da LOEB prima di STEINER. Subito dopo l'operazione l'animale è al caso di nuotare anche in linea retta, e, stimolato a sinistra sul capo, di piegarsi a destra. Però, coll'andar del tempo, questi movimenti di maneggio diventano sempre più forti, ed il corpo perde sempre più la sua posizione rettilinea, e si ripiega invece sempre più verso sinistra, „so dass schliesslich (auch in Ruhelage) der Kopf den Schwanz berührt oder sogar unter den Schwanz zu liegen kommt (LOEB).“ Solo con una manovra assai forte si è capaci di riportare il corpo dell'animale in posizione normale, però appena sia rilasciato si rimette nella posizione forzata. Naturalmente, se l'operazione non è stata condotta molto bene, ossia in modo completo, invece dei movimenti di maneggio, si hanno delle contratture.

Fatta l'ablazione completa del cervello medio, gli animali nuotano sempre in linea retta, piegano solo un po' a destra o a sinistra, se l'operazione è stata eseguita un po' imperfettamente. Quegli archi dorsali che fa l'animale normale quando nuota mancano completamente, oppure ci sono solo quando batte contro le pareti del bacino. Quando venga stimolato cambia la direzione verticale della natazione e spesso, come già aveva osservato STEINER, cambiando direzione del movimento l'animale cade sul dorso. Posto col ventre in aria, nuota normalmente, in questo senso però è capace di tornare attivamente nella posizione normale ventrale. È sbagliato quanto dice STEINER, che cioè questi animali non siano più al caso di fare dei movimenti spontanei, bensì che siano capaci solo di nuotare dietro uno stimolo forte. BETHE a questo proposito chiaramente così dice: „Die Schwimmbewegungen sind vollkommen coordinirt und gut, wie schon daraus hervorgeht, dass das Thier lange die Rückenlage bewahren kann, aber die Aenderung der Bewegungsrichtung fällt ihm schwer, und die Orientirung zum Erdmittelpunkt ist beeinträchtigt, aber nicht erloschen.“

Per quanto poi riguarda le operazioni al midollo cefalico, secondo BETHE, è falso quanto dice STEINER, e cioè che gli *Scyllium* dopo l'ablazione della parte anteriore del midollo cefalico non siano capaci di fare dei movimenti di natazione. STEINER anche non ha bene localizzato il punto dove il midollo deve essere tagliato: parla solo che si deve tagliare traverso la parte posteriore del cervelletto, mezzo centimetro dietro l'inizio del midollo cefalico, ma questa localizzazione, come a ragione osserva BETHE, non è giusta, perchè

il volume del cervelletto varia da animale ad animale. BETHE invece scelse come punto di taglio i nervi cranici, e più specialmente tagliò al davanti dell'uscita del faciale; l'animale seguiva a respirare normalmente, e nuotava come un animale normale: „bei keinem Thier beobachtet, dass es nicht mehr schwimmen konnte“.

Separando il midollo trasversalmente dietro i peduncoli cerebellari posteriori, gli *Scyllium* nuotano continuamente, o meglio ad intervalli regolari, sino alla morte. In questo stato presentano un grande aumento della inibizione dei riflessi: difatti, basta toccare l'animale perchè si immobilizzi, e maggiore è l'eccitazione e più l'effetto è sicuro. Se il taglio trasverso della midolla è caduto fra il peduncolo cerebellare posteriore ed il medio, fra l'acustico ed il glosso-faringeo, allora si ha un gruppo di fenomeni che in parte confermano le idee di STEINER. Posti però gli animali nell'acqua nuotano ritmicamente, ma il loro nuoto è un pò incerto. Si susseguono poi dei periodi di movimento e dei periodi di assoluto riposo, alcune volte nuotano anche continuamente. Questo è il quadro che ci fa BETHE degli animali che hanno subito una tale operazione, che ritiene riuscita bene solo quando l'animale seguita a respirare normalmente: „Reizt man ein schwimmendes Thier am Körper, so hören sofort die Schwimmbewegungen auf, sie werden gehemmt.“ Ciò avviene specialmente, se è stato tagliato in vicinanza dell'acustico. Più forte è stato lo stimolo, e più sicuro è il risultato che si ottiene. Si può punzecchiare, lisciare, bruciare il corpo senza che si abbia un solo movimento di natazione; gli animali giacciono come morti, rispondono allo stimolo con una minima contrazione, mai con movimenti di difesa. „Dieser Befund lässt sich allerdings mit den Worten STEINER'S vereinigen: ‚Selbst auf mechanische Reizung des Schwanzes erfolgte keine Locomotion, sondern nur allgemeine Contractionen auf dem Platze ohne Locomotion.‘ Nur das ‚Selbst‘ ist falsch.“ Stimoli molto forti portati sul corpo inibiscono tutti i riflessi, specialmente i movimenti di natazione, viceversa, stimoli deboli oppure leggermente forti portati sul capo sono al caso di produrne. Un leggerissimo movimento dell'acqua fa sì che l'animale comincia a nuotare, però un movimento molto forte dell'acqua quasi mai ha per effetto il nuoto. Sollevando gli animali per il capo e stimolando le branchie nuotano fortemente e battono la coda contro la mano, basta però un pizzicamento molto forte in una pinna, perchè questi movimenti quasi sempre abbiano fine. Però BETHE crede che non si abbia qui a fare con un mistico

centro generale del movimento, bensì l'operazione aumenta in modo colossale la proprietà inhibitoria dei riflessi „womit ich aber nicht in die vorderen Theile der Medulla ein Antireflexhemmungscentrum verlegen will“. I movimenti di natazione degli animali sono abbastanza bene coordinati e forti. Nel caso il taglio non venga fatto del tutto simmetricamente, si hanno facilmente rotazioni intorno all'asse longitudinale.

Nelle operazioni fatte al davanti del faciale si hanno delle rotazioni, però non molto perfette. Anche più degli animali con ablazione di cervello medio cadono facilmente, però sono al caso di ritornare attivamente nella posizione ventrale.

In quelli nei quali la midolla fu tagliata trasversalmente al di dietro dell'acustico, si può avere un ritorno alla posizione ventrale, però ciò non è sicuro.

Tagliando il midollo al di dietro della metà fra l'acustico e il glossofaringeo non si hanno più quei fenomeni inhibitori descritti. Movimenti molto forti susseguono agli stimoli e si hanno natazioni sia in seguito allo stimolo come anche spontaneamente.

Si ha lo stesso, come già vide STEINER, tagliando trasversalmente il midollo spinale. L'animale posteriore compie delle natazioni normali, che spesso sono deboli, però di tempo in tempo si hanno delle natazioni molto forti. „Wie wenig sich dieser Befund mit dem allgemeinen Bewegungscentrum vereinigt, hat schon LOEB hervorgehoben.“ LOEB e BETHE, contrariamente a STEINER, non credono che questi animali siano al caso di mantenere attivamente il proprio equilibrio corporeo. Nuotando fortemente nuotano per un pezzo in avanti senza cadere sia nella posizione ventrale che dorsale. Mai ha osservato movimenti attivi per ritornare nella posizione ventrale dalla dorsale, anche se stavano sul fondo del bacino. Nuotano e rimangono sul fondo del bacino in qualunque posizione occasionale, anche dopo molte settimane dalla operazione.

STEINER vide, come ho accennato già, per il primo negli *Scyllium*, che il taglio omolaterale del midollo cefalico porta a movimenti di rotazione verso la parte operata. „LOEB stellte dann fest, dass ausser Rollbewegungen auch associirte Stellungsänderungen der Augen und Flossen erzeugt werden können“.

In una operazione dal lato destro, l'occhio sinistro è girato in alto, il destro in basso, le pinne, specialmente quelle pettorali, vengono tenute in posizione inversa, sia la sinistra in basso e la destra in alto. LOEB vide anche che „Ist die halbseitige Durchschneidung

der Medulla hinter dem Acusticus ausgeführt, so soll es nur zu Rollbewegungen und zu Stellungsänderungen der Augen und Flossen kommen; liegt die Operationsstelle vor dem Acusticus, so sollen die Reitbahnbewegungen hinzutreten.“ BETHE conferma questo fatto, aggiunge però che si possono avere movimenti di maneggio anche nel taglio trasverso al di dietro dell'acustico. Però secondo lui è sicuro che prevalgono movimenti di maneggio nel taglio trasverso al davanti dell'acustico, e movimenti di rotazione nel taglio trasverso fatto al di dietro dell'acustico. Nel caso il taglio cada a livello del peduncolo cerebellare posteriore non si osservano più rotazioni, però anche i movimenti di maneggio sono anche molto leggeri. Col taglio omolaterale del cervello medio si hanno dei movimenti di maneggio molto forti, però dal lato opposto: „Ob es einen Indifferenzpunkt gibt und wo er, wenn vorhanden, liegt, habe ich nicht untersucht.“ Secondo BETHE e LOEB i movimenti di rotazione dopo le operazioni fatte nelle vicinanze dell'ingresso dell'acustico cessano nei primi tempi, se l'animale comincia a nuotare e la posizione delle pinne è costantemente asimmetrica, in modo che l'animale nella posizione di riposo giace sempre sul lato operato, però questa sparisce con l'andare del tempo, gli animali giacciono sull'addome e possono nuotare in linea retta, solo quando facciano degli energici movimenti consecutivi a forti stimoli, allora si hanno di nuovo rotazioni e posizione asimmetrica delle pinne. Il taglio omolaterale delle porzioni posteriori del midollo cefalico, secondo LOEB, non dà disturbi di orientazione. STEINER anche vide che l'emisezione del midollo spinale fa nuotare sempre gli animali in linea retta. BETHE tagliò a destra il midollo cefalico al di dietro dell'uscita del vago, questi animali nuotavano normalmente in tutte le direzioni, solo presentavano dei leggeri disturbi motori, difatti molte volte questi *Scyllium*, giacendo sul fondo del bacino, prendono una forma concava dal lato sinistro, perchè i muscoli del lato sinistro sano sono sotto l'influenza di un tono maggiore di quelli del lato destro. Tenendo gli animali nel mezzo oppure per la coda, si ripiegano sempre verso il lato sinistro, così pure stimolando nella linea mediana del corpo o del capo l'animale, si ripiega verso sinistra, fa due o tre movimenti di maneggio dallo stesso lato e poi ricomincia a nuotare in linea retta. Con l'andare del tempo quando i movimenti si sono resi più rari allora i ripiegamenti concavi, i movimenti di maneggio si fanno sempre più forti verso il lato destro operato, i movimenti della coda

si compiono sempre verso destra, mentre l'animale giace senza movimento alcuno. BETHE rassomiglia questi fatti a quelli da lui osservati negli artropodi ai quali aveva tagliato una commissura laterale, e che nel nuoto normale si rivolgevano sempre verso il lato non operato. Sempre secondo BETHE lo *Scyllium* al quale fu tagliato completamente il midollo cefalico al di dietro dei vaghi compie dei continui movimenti di progressione come il gambero senza il „cervello“. Questa mancanza di inibizione si ha anche nelle lesioni omolaterali in modo che la parte operata fa ancora dei movimenti quando già la non operata da tempo è in perfetto riposo, da qui un movimento di maneggio verso il lato operato.

LOEB ha visto che dopo la lesione di un labirinto ovvero dopo il taglio di un acustico si hanno dei fenomeni che rassomigliano molto a quelli consecutivi alla lesione omolaterale del midollo cervicale o del cervello medio. BETHE sostiene, che il taglio dell'acustico porta a disturbi da mancanza del labirinto e non come credono STEINER e SEWALL da lesioni del midollo, perchè si può tagliare il trigemino, il faciale o il nervo laterale, senza che si abbia il minimo disturbo. Gli *Scyllium* con l'acustico tagliato, nei primi giorni consecutivi all'operazione in ogni movimento di progressione ruotano verso il lato operato, però alcuni raramente possono nuotare normalmente. Quelli che nei primi giorni ruotano, dopo 2—5 giorni sono al caso di nuotare come animali normali, ciò però solo quando nuotino spontaneamente ovvero dietro un leggero stimolo; però appena interviene uno stimolo forte, oppure sono piegati sul dorso fanno subito un movimento di rotazione, che però sparisce con qualche stimolo inibitorio, per esempio, come vide LOEB, portando un leggero stimolo sul corpo; gli animali quindi nuotano normalmente e cadono poi al fondo del bacino. La lesione labirintica secondo BETHE, confermando quanto già aveva visto EWALD, dipende da una innervazione asimmetrica delle due metà del corpo, che qui si rende manifesta solo con uno stimolo molto forte ed anche con un lavoro muscolare massimo. La stanchezza della parte più fortemente innervata porta di nuovo a movimenti normali, però più deboli e, quando l'animale si è riavuto, compariscono di nuovo dei movimenti anormali. Gli animali che nei primi giorni nuotano continuamente giacciono sul fondo del bacino dal lato operato e ciò secondo BETHE dipende dalla posizione asimmetrica delle pinne: per esempio nel taglio dell'acustico a destra la pinna pettorale di destra è ripiegata in alto, la sinistra in basso, di modo che il corpo non trovandosi nor-

malmente sostenuto si ripiega sul lato destro, solo più tardi le pinne ritornano alla posizione normale: però basta fare uno stimolo molto forte, perchè comparisca subito la posizione asimmetrica delle pinne.

„Die Flossenstellung nach Acusticusdurchschneidung ist also keine absolute Zwangsstellung, sondern wie die Rollbewegungen durch ungleichmässige Innervation beider Seiten zu erklären.“ BETHE crede che la differente posizione degli occhi vista da LOEB si abbia solamente in via eccezionale. Secondo LOEB gli *Scyllium* senza labirinto porterebbero a movimenti di maneggio verso il lato operato, BETHE però non può confermare ciò e crede che ciò sia dipeso da un cattivo metodo operatorio.

„Niemals habe ich bei einseitig labyrinthlosen Thieren eine Contractur mit der Zeit sich ausbilden sehen, wie dies wohl immer auf der gesunden Seite bei Thieren geschieht, denen das Mittelhirn auf einer Seite tiefgreifend verletzt ist“. Il BETHE poi soggiunge così „Wenn die Reitbahnbewegungen, welche nach rechtsseitiger Hemisection der Medulla (vor dem Acusticus) nach rechts hin und nach rechtsseitiger Hemisection des Mittelhirns nach links hin auftreten, der Effect der Zerstörung ein und derselben Bahn wären, welche vom rechten Acusticus stammte, so müßte diese Bahn — nach der LOEB'schen Vorstellung — im vorderen Theil der Medulla von der rechten auf die linke Seite übergehen“. Una totale divisione longitudinale del cervello condotta dalle vicinanze dell'acustico fino alla metà del cervello medio dovrebbe con sicurezza tagliare ambedue le vie crociate, e la consecutiva emisezione del cervello medio dovrebbe rimanere senza effetto, ciò però secondo BETHE in realtà non è. Dunque le conseguenze della lesione del cervello medio in parte devono essere messe in rapporto con gli elementi dell'acustico, non solamente alle fibre crociate di questo ma anche a quelle omolaterali. BETHE ritiene giuste le osservazioni di LOEB, che cioè nella lesione omolaterale della midolla cefalica nelle vicinanze dell'acustico, le rotazioni che insorgono e le variazioni associate della posizione degli occhi e delle pinne sono facilmente da ascrivere ad una lesione dell'apparecchio centrale dell'acustico omolaterale.

Contrariamente a quanto sosteneva LOEB, BETHE ritiene „dass ein Labyrinth bei nicht allzugroßen Anforderungen an die Leistungsfähigkeit des Thieres genügt, um das Körpergleichgewicht aufrecht zu erhalten.“ Siccome le posizioni di equilibrio vengono date nello *Scyllium* nell'acqua libera dalla forma esterna del corpo e dall'in-

terna suddivisione del peso e che sono quindi abbastanza labili, così l'animale operato da ambedue i lati di labirinto deve nuotare in posizioni sempre cambianti, specialmente la precisione dei movimenti di questi animali deve essere molto attaccata. Ora nuotano sul ventre, ora sul dorso, di lato solo in via transitoria, però non a lungo in una stessa posizione. Ciò dipende da che il tono labirintico, nel senso di EWALD e di HENSEN, viene ad essere molto lesa.

Tenendo l'animale operato fermo nella posizione laterale e dorsale non compie mai i minimi movimenti per ritornare nella posizione normale, proprio come aveva visto LOEB in un animale col midollo spinale tagliato trasversalmente. Qualunque posizione anormale di equilibrio venga data all'animale, nuota attorno con questa, come se fosse la sua naturale. Basta per esempio per far prendere ad un animale la posizione dorsale, anche in uno *Scyllium* morto, mettere dei piccoli pesi dal lato del dorso, oppure iniettare dell'aria dal lato ventrale. Ebbene, fatte tali operazioni nell'animale normale esso riprende quasi subito la posizione ventrale, fatte invece in un animale operato, questo prende subito la sua posizione dorsale e va nuotando così per il bacino. „Es gelingt also durch künstliche Schaffung einer stabilen, mechanischen Gleichgewichtslage dasselbe zu erreichen, was bei Knochenfischen, die an und für sich in normalem Zustande in labilem Gleichgewicht schwimmen, allein durch Fortnahme der Labyrinth gelingt“. BETHE crede che il prendere la posizione ventrale sul fondo del bacino di questi animali non ha nulla a che fare con le proprietà geotropiche, invece è un vero stereotropismo, ossia l'obbligo per l'animale di tenere il ventre a contatto con corpi solidi; si vede per esempio quando l'animale nuota attaccarsi con il ventre alle pareti del bacino e strisciando lungo la parete scendere così al fondo.

BETHE aveva osservato, che facendo cadere nell'acqua degli *Scyllium* morti in piena rigidità cadaverica cadevano quasi sempre nella posizione ventrale e solo molto raramente sul lato dorsale. BETHE riuscì a far prendere la posizione dorsale ad uno *Scyllium* morto, oppure quando iniettava dell'aria nel ventre. Mentre invece, fatte queste stesse manipolazioni in uno *Scyllium* vivo normale, ritorna subito nella posizioni ventrale, appena si trova a contatto coll'acqua. Io non posso che confermare pienamente questi risultati di BETHE: è raro che uno *Scyllium* morto, gettato nel bacino, cada al fondo dal lato dorsale, cade quasi sempre col ventre sul fondo. Così anche occorre iniettare una grande quantità di aria nel ventre

di uno *Scyllium* morto, da gonfiarlo cioè completamente, perchè rimanga galleggiante alla superficie del bacino, in questo caso naturalmente è l'agente fisico aria che influisce su questa posizione, ma quando venga iniettata non molta aria, e lo *Scyllium* quindi non galleggi, cade costantemente sul fondo col ventre. Sono insomma le stesse posizioni, che prendevano dei cani morti gettati da H. MUNK in un bacino, osservazioni fatte per combattere esperimenti erronei di LUCIANI. Così egli parla (1909, p. 357—358):

„Frische Leichen von Hunden aller Art gingen in das Wasser gebracht zum kleineren Teile sogleich unter; zum grösseren Teile hielten sie sich, entweder in der Seitenlage oder in der aufrechten Stellung des stehenden Hundes und höchstens etwas nach der Seite geneigt, an der Oberfläche, so dass die oberste Partie des Rumpfes noch aus dem Wasser sah, selten der Körper eben ganz eingetaucht war.“

BETHE non ha visto mai movimenti di maneggio dopo la ablazione omolaterale del labirinto, crede quindi perciò, che i fenomeni che si vedono dopo il taglio trasverso omolaterale del cervello medio si debbono ascrivere a compartecipazioni dell'acustico, non solo omolaterale ma anche di quello del lato opposto. Se ciò è vero, negli *Scyllium* senza i due labirinti l'emisezione del cervello medio non porta mai a determinati movimenti di maneggio, mentre il taglio longitudinale della midolla cervicale con consecutiva emisezione del cervello medio sta a confermare le idee di BETHE e non quelle di LOEB.

BETHE ha stabilito che l'emisezione del midollo cefalico nelle vicinanze dell'acustico ha lo stesso effetto come la ablazione del labirinto dello stesso lato, però l'emisezione del midollo cefalico al di dietro del glosso faringeo porta ad asimmetrie piccolissime e che possono essere spiegate con altri fattori. Da ciò si conclude che le due vie dell'acustico ambolaterali e che vanno caudalmente ad immettersi nelle parti medie della midolla si incrociano in modo che da ogni lato vanno fibre al midollo spinale, le quali contengono elementi di ambedue i nervi o nuclei degli acustici. Queste vedute teoriche di BETHE furono poi confermate dalle sue esperienze: 1. Il taglio longitudinale del midollo cefalico influisce molto sopra le proprietà geotropiche dello *Scyllium*, difatti eseguendo questa operazione fra la parte anteriore dell'uscita dell'acustico e la parte posteriore dell'uscita del vago l'animale nuotava spesso sul dorso, però ritornava nella posi-

zione normale. 2./3. Il taglio longitudinale del midollo cefalico con consecutiva emisezione nelle parti posteriori indifferenti porta con sè uguali, però deboli, fenomeni, come il taglio dell'acustico dello stesso lato e il taglio omolaterale dell'acustico ha un minimo effetto se il midollo cefalico è stato emisezionato nella zona indifferente. Dunque queste tre ricerche stanno a dimostrarci un incrociamiento degli acustici nel midollo cefalico.

STEINER, come abbiamo già visto, e poi LOEB e BETHE hanno osservato dei fenomeni di deficienza (Ausfallserscheinungen) dopo l'ablazione del cervelletto. BETHE volle vedere inoltre, se con delle operazioni combinate si poteva vedere qualcosa. Difatti contemporaneamente alla estirpazione cerebellare tagliò uno o ambedue gli acustici ovvero fece l'emisezione della midolla al di dietro del vago. Egli poté constatare una differenza nella posizione delle pinne. Questa differenza egli poté vederla una volta anche in un animale con ambedue gli acustici tagliati, però in questo caso fu passeggera, mentre nel caso della lesione cerebellare rimase persistente in modo che ciò si può fare dipendere dal cervelletto.

Passiamo ora a studiare quanto hanno visto i vari ricercatori sopra l'influenza di operazioni asimmetriche nelle parti anteriori del sistema nervoso centrale sopra i centri profondi. Ho già accennato avanti come lo STEINER abbia visto in uno *Scyllium*, esperienza poi confermata anche da BETHE, „dem er das Mittelhirn auf einer Seite durchschnitten hatte, und der stark nach der gegenüberliegenden Reitbahnbewegungen machte, das Rückenmark total durchschnitt, machte er die merkwürdige Beobachtung, dass dieses Thier immer noch dieselben Reitbahnbewegungen ausführte, trotzdem ein Einfluss des asymmetrischen Hirns auf das Rückenmark nicht mehr möglich war.“ Si vede bene specialmente ciò in animali che poco avanti hanno avuto una operazione del cervello medio oppure una piccola lesione in modo che fanno dei movimenti di maneggio molto leggeri, STEINER anzi ritiene che debbono passare 10—24 ore dall'operazione del cervello medio, perchè la ricerca vada bene. Non è una contrattura idiomuscolare, perchè distrutto il midollo persiste ancora. Lo stesso risultato si ha anche in animali dopo il taglio dei due acustici. In altre operazioni che danno movimenti di maneggio, come l'emisezione del midollo cefalico in vicinanza dell'acustico ovvero meglio il taglio di un acustico facendo poi seguire il taglio trasverso del midollo spinale, secondo STEINER non lascia vedere delle conseguenze postume,

però secondo BETHE ciò non è giusto „Dagegen zeigen sie immer in der ersten Zeit nach der Durchschneidung des Rückenmarks ein Fortbestehen der asymmetrischen Flossenstellung (die STEINER unbekannt war).“ Nel taglio omolaterale dell'acustico, come anche dopo il consecutivo taglio del midollo spinale non si nota la posizione asimmetrica delle pinne nella posizione di riposo. Si ha solamente quando faccia dei movimenti molto energici che però possono essere inibiti appena si vada a vellicare la radice della pinna: appena si lascia di vellicare, le pinne ritornano nella posizione asimmetrica ricurva. „Nach verschieden langer Dauer tritt nun die höchst merkwürdige Erscheinung ein, dass die ursprüngliche Flossenstellung nach kurzem Indifferenzstadium in's Gegentheil umschlägt.“ Tagliato l'acustico di destra, dopo il taglio del midollo spinale, la pinna pettorale è piegata verso il lato dorsale e la sinistra verso il lato ventrale. Avvenuto il cambio, la pinna sinistra viene piegata verso il lato dorsale e la destra verso il lato ventrale. Questa reazione viene sempre più debole con l'andare del tempo ed infine non si ha più posizione anormale delle pinne. È molto differente il tempo che passa sino a che viene il cambio. „Die Zeiträume, nach denen der Umschlag eintritt, sind so verschieden und stehen so wenig im Verhältniss zur Dauer der Zeit, welche man zwischen Acusticusdurchschneidung und Rückenmarksdurchschneidung verstreichen lässt, dass ich über die Ursache der Verschiedenheit nichts aussagen kann.“ In animali i quali contemporaneamente ebbero il taglio dell'acustico ed anche l'emisezione della midolla dietro il vago questo cambio si presenta più presto e la reazione presto scompare prima che in comuni animali col solo taglio dell'acustico. BETHE non poté stabilire quanto tempo durasse questo fatto. Così pure non vide se vi era uno scambio della asimmetria negli animali, i quali dopo il taglio trasverso del midollo spinale seguitano a fare gli antecedenti movimenti di maneggio, però teoricamente ammette che in tali animali si possa avere un invertimento. STEINER, che vide solo una influenza consecutiva alla operazione asimmetrica dopo sospesa la asimmetria per mezzo di una operazione simmetrica, profonda, parla di una „Memoria“ delle cellule gangliari del midollo spinale. Ma a ragione dice BETHE: „Es ist das eine Spielerei mit Worten und unbekanntem Zellfunktionen.“ Con queste parole spiega BETHE il fenomeno: „In Folge asymmetrischer Operation an vorderen Hirnpartieen (Mittelhirn, Medulla, Acusticus) oder dauernd einseitigen Reizes nach symmetrischer Acusticusdurchschneidung

(beides dürfte auf dasselbe herauskommen) fahren sich die Bahnen des Rückenmarks — der tieferen Centren — asymmetrisch aus, so dass nach Ausschaltung der asymmetrischen Ursache das Rückenmark doch noch asymmetrische Impulse abgibt. Allmählich ermüden Bahnen und Muskeln, und die correspondirenden Rückenmarksbahnen und Körpermuskeln, welche noch wenig in Anspruch genommen und frisch sind, gewinnen die Uebermacht. Später tritt dann ein Ausgleich wieder ein.“ Del resto come dice BETHE, GOLTZ nei cani aveva osservato delle azioni postume di operazioni fatte sui centri superiori sopra quelli situati profondamente; si spiega insomma perchè un cane al quale fu leso un emisfero da lungo tempo e che non fa mai movimenti di maneggio da questo lato, spesso dopo subita una operazione simmetrica fa di nuovo movimenti di maneggio nella vecchia maniera e non dal lato dell' ultima operazione eseguita.

GAGLIO in questi ultimi tempi si occupò di studiare la fisiologia del labirinto nei pesci cani (*Scyllium*) adoperando come metodo di studio iniezioni di cocaina che faceva cadere nell' uno o nell' altro canale semicircolare, rendendoli così anestetici. Egli poté stabilire, che tutti tre i canali semicircolari hanno una funzione importantissima per l'equilibrio dello *Scyllium*.

A G. V. RYNBERK dobbiamo due lavori sopra il midollo spinale del pesce cane, lavori, che come vedremo poi appresso, lasciano molto a desiderare per la tecnica operatoria e conseguentemente portano a delle conclusioni non molto soddisfacenti. Questi sono sommariamente i risultati del suo primo lavoro. Tagliando un certo numero (non dice però quante ne tagliava e in quale regione) di radici spinali posteriori nel genere *catulus*, e rimessi gli animali nel bacino, moltissimi fra essi presentavano un movimento ondulato serpentino di tutto il corpo; era un movimento di nuoto abortivo, perchè incapace a trasportare l'animale nell'acqua; cominciava verso la prima pinna dorsale e proseguiva verso la coda; quando stava per spegnersi all'apice della coda, ricominciava di nuovo nel tronco, e così via. Questo movimento cominciava da pochi minuti a poche ore dopo l'operazione, e durava giorni intieri, fino alla morte. Bastava toccare l'animale in qualunque punto del corpo, perchè si avesse l'arresto subitaneo del movimento. Questi movimenti erano eseguiti con una media di sessanta al minuto.

Il RYNBERK credeva da principio, che tale fenomeno si verificasse in seguito al taglio delle radici posteriori, ma con altre esperienze escluse assolutamente ciò. Difatti, così si esprime (1904 p. 272):

„È chiaro dunque che non è il taglio delle radici posteriori che li determina, ma che probabilmente nel traumatismo generale del midollo, e non per ultimo nello stimolo esercitato dall'acqua di mare che inevitabilmente s'infiltra nella ferita, se ne deve cercare la causa occasionale. Il dubbio che si potesse trattare di una lesione trasversale totale del midollo poteva pure affacciarsi alla mente. Ma quella lesione eseguita da una a più riprese diede una sindrome costante e ben diversa, consistente massimamente in una forte esagerazione dei riflessi per la quale ad ogni contatto, lieve o grave che sia, risponde una serie di movimenti reattivi, per lo più ben coordinati.“

Volle infine chiarire, se il livello spinale della lesione avesse influenza su questi fenomeni; difatti giunge a queste conclusioni (1904 p. 272): „Ripetei la solita operazione in vari punti del corpo e vidi, che è indifferente che si leda molto in alto, appena dopo le origini del vago, oppure più giù, fin verso la seconda pinna dorsale. Sempre si ha la stessa sindrome di movimenti serpeggianti automatici e di inibizione notevole al minimo contatto.“ Lo stesso autore fissava uno *Scyllium* mediante una forte tenaglia di legno all'altezza della pinna toracica; egli dice, che in questo modo si ottiene una lieve compressione del midollo spinale attraverso i muscoli e la teca vertebrale cartilaginea. Alla necropsopia poi, avrebbe trovato, nel punto della compressione, il midollo macroscopicamente intatto, però iniettate di sangue stasico le vene perimidollari. La tenaglia secondo me si limiterà a comprimere la pelle ed i muscoli, ma non ritengo assolutamente che si arrivi a fare una compressione della colonna vertebrale e quindi del midollo spinale. Basta pensare alla resistenza fortissima che presentano alla compressione i tegumenti esterni, i muscoli e la stessa cartilagine delle vertebre. Molto problematica rimane quindi la stasi delle vene perimidollari consecutiva a una tale compressione. Piuttosto si deve ritenere che questi movimenti ritmici, nel caso della compressione, fossero determinati da stimoli limitati alla pelle, ai muscoli, ed anche alle branchie dato il livello al quale si eseguiva questo stringimento colla tenaglia, a stimoli quindi che andavano al midollo spinale traverso le fibre sensitive delle prime paia spinali e al cervello traverso le fibre dei nervi che si distribuiscono alle branchie e agli organi della linea laterale. Questi stimoli dunque erano quelli che determinavano lo *Scyllium* a compiere dei movimenti serpentini per tentare di fuggire e liberarsi così dallo stimolo.

Naturalmente, sia il metodo della compressione come quello della scopertura del midollo non sono certo i migliori per potere eseguire esperienze tanto delicate quali sono quelle di questo genere; ad ogni modo, RYNBERK usando il metodo della compressione, poté ottenere anche dei tracciati. Stretto l'animale nella tenaglia, si manifestava ad intervalli il movimento serpentino. Fatti poi degli stimoli sul corpo dell'animale, vide che (1904 p. 273): „Uno stimolo forte applicato in qualunque parte del corpo aveva per effetto delle codate furiose, dei tentativi di mordere, ecc. Invece, un lieve contatto applicato ovunque, ma specialmente nella regione ventrale del capo aveva per effetto un arresto immediato del movimento serpeggiante, arresto che durava più o meno a lungo.“ L'autore, però, non sa trovare una spiegazione di questi fenomeni. Il RYNBERK ritornò con un'altra nota sopra questo argomento. Egli dice, che quando uno *Scyllium* urta contro le pareti del bacino cessa di nuotare, cade al fondo del bacino, e lì rimane. Io però non posso confermare quanto dice RYNBERK, perchè in molteplici osservazioni eseguite sia su esemplari di *catulus* che di *canicula*, tenuti in un bacino, ho potuto vedere, che quando urtano col muso contro una parete di questo non sempre calano a fondo e lì rimangono immobili, perchè spesso anzi o proseguono il loro nuoto nello stesso piano, oppure qualche volta risalgono anche alla superficie, e talvolta anzi sporgono il muso fuori dell'acqua; facendo così dei veri e propri tentativi per uscire e se anche qualche volta cadono al fondo, non sempre rimangono fermi, ma seguitano a nuotare; talvolta, infine, anche dopo aver battuto, proseguono i movimenti di natazione sempre e costantemente allo stesso livello. L'autore fa dipendere da cause inibitorie lo scendere al fondo del bacino degli animali che battono contro le pareti: anche io accetto questa spiegazione, però, quando questi animali risalgono alla superficie, oppure si aiutano a nuotare, dobbiamo ascrivere questi fatti a fenomeni di dinamogenia. Questi due ordini di fenomeni possono dipendere da che l'animale batterà più o meno fortemente contro la parete del bacino. Nel caso quindi si avesse avuto lo stimolo debole, si aveva un vero e proprio effetto inibitorio, che portava alla sospensione dei movimenti di natazione, alla calata a fondo e alla consecutiva immobilità completa dell'animale; quando invece lo stimolo fosse stato forte, questo dava luogo ad un vero e proprio movimento di fuga, sia nuotando nell'interno del bacino stesso, sia sporgendo la testa fuori dell'acqua, e quasi tentando di fuggire dal bacino. Dunque, in questi casi mi

sembra, che noi abbiamo a che fare con veri e propri fenomeni di dinamogenia. Del resto, lo stesso RYNBERK ci dice, che un leggero contatto alla mascella inferiore porta ad una inibizione di quei forti movimenti ondulatori che si producono quando si stringa fortemente con una pinza il corpo dell'animale a livello delle pinne pettorali. Ma dove l'autore entra in contraddizione si è quando nella prima nota (p. 271) dice, che: „Bastava cioè toccarlo lievemente in qualunque punto del corpo (eccettuate naturalmente le zone corrispondenti alle radici tagliate), per ottenere il subitaneo arresto del movimento,“ nella seconda nota, invece, ci dice, che „i forti contatti producono lo stesso forte effetto inibitorio di quei movimenti ondulatori“.

RYNBERK fece anche delle lesioni cerebrali in questi *Scyllium* stretti dalla pinza, e poté vedere, che l'estirpazione del cervello anteriore, la sezione trasversa, avanti o dietro i corpi bigemini, non mostrano un'assenza o un aggravamento di questi fenomeni ondulatori. Secondo RYNBERK, questi fenomeni dipenderebbero, come nelle esperienze di BETHE, da stimoli periferici anormali; non comprendo però che cosa il RYNBERK voglia intendere per stimolo anormale, perchè nei pesci tutti gli stimoli che non siano determinati dal mezzo ambiente, che è l'acqua, debbono considerarsi anormali. Secondo RYNBERK, questi fenomeni, come anche quelli di BETHE non si possono produrre che quando una certa porzione del nevrasso encefalico sia integra. Secondo l'autore, sarebbe situata immediatamente dietro fra la prima sezione di BETHE (dietro i peduncoli cerebellari posteriori) ed immediatamente in avanti ad una sezione fatta fra il nervo acustico e il glosso-faringeo. Questa ultima sezione farebbe cessare il fenomeno cinetico e di inibizione. Dove poi il RYNBERK è anche in errore si è quando vuole interpretare il modo di comportarsi della faccia ventrale dello *Scyllium* verso la dorsale, ritenendo che questo diverso comportamento possa servirgli per la ricerca degli alimenti, perchè strisciando sul fondo del mare ed incontrandosi in uno scoglio può subito inibirsi. Ma è ormai cosa nota, che la ricerca dell'alimento nello *Scyllium*, come hanno dimostrato STEINER e v. UEXKÜLL, dipende esclusivamente dal cervello anteriore, e più precisamente dai lobi olfattori, io ritengo però che non sia una funzione della mucosa olfattoria solamente. La ricerca dell'alimento nello *Scyllium* sarebbe insomma una funzione del senso chimico (gusto-olfatto) e la sensibilità tattile interviene solo in linea secondaria.

Basta difatti eseguire il taglio dei bulbi olfattori in modo che

siano separati completamente da tutto il resto del cervello ed anche asportarli completamente, perchè gli *Scyllium* ricerchino nuovamente il nutrimento. Naturalmente bisogna fare attenzione che non si mettano nel bacino a stomaco pieno, perchè allora bisogna attendere vari giorni prima che mangino. Ma, *Scyllium* a stomaco vuoto, che abbiamo subito tali operazioni, mangiano immediatamente o almeno appena passati gli effetti dello shock operatorio. Ma su ciò ritorneremo meglio più avanti.

Del resto, anche eliminati tutti i centri olfattori (Bulbus olfactorius e Capsule nasali) e potendo, se si potesse eliminare anche tutta la mucosa olfattoria, in modo da renderla assolutamente insensibile, rimarrebbe sempre integro in questi animali il senso del gusto, il quale, come ben si sa, rappresenta negli animali acquatici un organo molto importante anzi forse uno dei più importanti rispetto a tutti gli altri. Per mezzo del gusto difatti, unitamente al senso della vista e dell'olfatto possono i pesci (almeno la maggior parte) andare alla ricerca della loro preda. Eliminato un senso (l'olfattorio) il gustativo che con esso verrebbe a rappresentarci il così detto senso chimico sarebbe quello che potrebbe sostituire l'altro e viceversa. Sono due sensi, io credo, negli animali acquatici, e al pari di me la intende specialmente anche il NAGEL, che sono troppo intimamente legati ed uniti fra di loro da costituire, si può dire, un unico senso (il senso chimico). In maniera che, dato questo intimo legame, passano forse inosservate le deficienze dell'uno o dell'altro. La ricerca del nutrimento dunque in un modo o nell'altro è funzione del cervello, o almeno delle diramazioni dei nervi cerebrali, e non è funzione spinale. La maggiore sensibilità del ventre dello *Scyllium* rispetto al dorso è vera (fatto sul quale ritornerò più tardi con esperienze mie proprie) ma serve più all'animale per evitare gli ostacoli del fondo che alla presa del nutrimento. E poi lo *Scyllium* sia che stia nascosto nel fondo del mare, tra le roccie, sia che navighi liberamente va sempre cercando e si nutre esclusivamente di altri pesci vivi e non morti, pesci insomma liberamente natanti e non poggiati affatto sul fondo. Dunque il senso del tatto prende solo una parte occasionale alla presa dell'alimento. Il RYNBERK in un'altra nota si occupò di studiare il riflesso orbicolare delle palpebre nello *Scyllium* praticando vari stimoli nelle varie regioni del capo di questo animale. Stabilito che le vie afferenti di questi siano costituite dal trigemino e le efferenti dal faciale (motore dei movimenti respiratori

e della espressione dell'acqua dall'apparecchio respiratorio), l'autore giunge a queste conclusioni:

„1. Negli Scilli si può ottenere la chiusura riflessa dell'occhio, con stimoli meccanici relativamente leggeri da tutto il territorio di distribuzione cutanea del trigemino, e dalla mucosa nasale.

2. Dalla mucosa orale e branchiale invece il riflesso ha luogo soltanto in correlazione e subordinatamente a quello dell'espulsione dell'acqua dalle cavità respiratorie.“

Gli *Scyllium* sono animali molto buoni per le ricerche sul cervello. Sono molto resistenti e traverso la loro capsula cartilaginea, come sopra ho detto, anche senza andare ad asportarla completamente, noi possiamo aggredire con vari mezzi le varie parti di questo.

L'unico fatto certo troppo poco favorevole alle ricerche sul sistema nervoso centrale si è, che siano indubbiamente animali notturni, e che solo quindi durante la notte diventano molto vivaci nei loro movimenti: durante il giorno invece rimangono quasi sempre tranquilli nel fondo del bacino, colla pupilla completamente chiusa, ridotta solo ad una linea, mentre nella notte rimane completamente aperta. Di giorno quindi vanno alla ricerca del nutrimento specialmente coll'aiuto dell'olfatto e per farli muovere bisogna poi stimolarli molto fortemente.

È cosa ormai nota, difatti si legge in tutti i buoni trattati di zoologia, che gli *Scyllium*, tenuti nei bacini, durante tutta la giornata rimangono quasi sempre immobili e tranquilli. Andando ad osservare la loro pupilla, si vede che è completamente ristretta, tanto che non passerà sicuramente la minima quantità di luce, o almeno in una maniera molto limitata. Mentre invece, appena sopraggiunge la notte, cominciano a mettersi in continuo movimento, e contemporaneamente anche la pupilla si dilata enormemente.

Durante la notte l'attività è sempre maggiore, difatti tutti gli *Scyllium* (ciò si vede più manifestamente nei *catulus* che nei *canicula*, perchè sono più grandi) quando stiano in un bacino colla sabbia la vanno levando un po' lungo le pareti ma soprattutto e fortemente agli angoli, tanto che in questi punti si vede il fondo del bacino senza sabbia. Ciò dipende da che l'animale va continuamente col muso contro i quattro angoli durante le ore notturne, forse per tentare di uscire (stereotropismo).

Difatti durante la notte li ho sorpresi più volte col muso contro gli angoli del bacino e li rimangono anche 15'—20' facendo continui

movimenti serpentini con tutto il corpo, quasi volessero attraversare il bacino, ed in questa maniera viene ad essere spostata anche la sabbia che è sul fondo. Certo si è che la sabbia viene ad essere allontanata dagli angoli dalla parte ventrale del muso, ma più specialmente dalle pinne pettorali.

Da questo fatto alcuni autori, tra i quali lo STEINER, conclusero, che causa determinante di questi periodi di riposo e di attività fosse la vista. Per risolvere questa questione, accecai con un ferro rovente quattro *Scyllium canicula* e due grossi *catulus*, però questi, non diversamente dagli animali normali, restarono nei loro rispettivi bacini, completamente tranquilli di giorno, mentre invece, durante la notte, erano in continuo movimento. Da queste esperienze concludo quindi che questi periodi di attività e questi periodi di inattività motoria vengano a costituire un vero e proprio ritmo, determinato specialmente dalla fame (difatti, durante la notte la caccia agli altri animali viene ad essere resa molto più facile), ed al quale è assolutamente estraneo il senso della vista.

A conferma di quanto sopra ho detto, mi piace riportare qui qualche protocollo delle esperienze eseguite a questo riguardo.

Questa è la domanda, che mi feci all'inizio di queste esperienze. L'acceccamento degli *Scyllium* può portare ad una variazione del ritmo della loro attività, ossia far esplicitare nel giorno, quella grande attività che normalmente esplicitano solo nella notte?

16./9. 1907 — ore 10, 30 — si acciecano completamente due *Scyllium canicula*. Appena operati hanno nuotato un po' disordinatamente, ma poi si sono poggiati al fondo del bacino e lì si sono fermati nella maniera tutta propria di questi animali. Quasi tutta la giornata sono rimasti in questa posizione e molto raramente sono andati nuotando. Appena operati avevano R. 96, dopo 15' che erano nel bacino il più grande aveva sempre lo stesso numero di respirazioni e il più piccolo solo 78.

ore 5. — Lo *Scyllium* grande è molto vivace tanto che esce col capo continuamente dalla vasca: ha cominciato insomma la sua normale attività notturna. Ha R. 84. Il più piccolo rimane disпноico al fondo del bacino (R. 102).

ore 9, 30 — gli *Scyllium* sono vivacissimi, come mai sono stati di giorno, si comportano insomma nella loro attività come tutti gli altri *Scyllium* normali durante la notte. Solamente battano col muso contro le pareti del bacino, molto più di un animale normale.

17./9. 1907 — ore 9 — gli animali stanno completamente fermi

al fondo del bacino il grande ha R. 72 e il più piccolo R. 96. Ogni 10–15' vanno nuotando, ma del resto questo lo fanno anche normalmente. Lo *Scyllium* più piccolo ha cambiato leggermente di colore; durante tutta la giornata si sono comportati ugualmente.

ore 5 — cominciano i continui movimenti per il bacino, questa iperattività dura per tutta la notte, almeno sino alle ore 22, ora nella quale li ho osservati per l'ultima volta.

18./9. 1907 — al mattino si ritrovano morti. L'acceccamento è stato completo. (Una cosa da vedere si è se l'acceccamento ha una influenza sopra la respirazione; nel mio caso questa influenza si è avuta manifestamente, difatti dopo l'acceccamento le respirazioni sono di molto aumentate, oppure invece che dalla lesione portata sugli occhi è dipeso ciò sia dalla perdita del sangue come da qualche altra causa operatoria). Il pesce cane è ciclicamente un animale più vivace durante la notte, perchè in queste ore trova forse la sua preda favorita, ossia animali che di giorno sono nel fondo nascosti e solo di notte si mettono in libertà vagando per il mare. Non li caccia di giorno, perchè la caccia diurna sarà più difficile della notturna: nel giorno stando la preda nascosta fra gli scogli la caccia è difficile se non impossibile.

Questa attività notturna dello *Scyllium* è sicuramente un fenomeno ritmico e può essere paragonato al sonno degli animali superiori, al letargo, ecc... Ed essendo un fenomeno ritmico non viene ad essere determinato dall'uno o dall'altro senso specifico bensì è la risultante della attività di tutti i tessuti, insomma dell'intero organismo dell'animale.

Vedremo anche appresso, quale influenza abbiano in questo ritmo le lesioni delle varie parti del sistema nervoso.

Per quanto riguarda ancora il ritmo notturno dei pesci cani del quale ora ci occupiamo ho visto che gli *Scyllium* con midollo spinale tagliato fra regione cervicale e dorsale conservano il ritmo di maggiore attività notturna, come gli *Scyllium* normali. Ciò vedremo bene, quando riporterò i protocolli degli *Scyllium* così operati. — Difatti tutti i *catulus* e i *canicula* che hanno subito una tale operazione durante la notte sono vivacissimi in continuo moto, sempre irrequieti come un animale normale. Dunque il ritmo notturno è assolutamente indipendente dai centri superiori. È insomma un ritmo insito non nel solo sistema nervoso centrale e periferico, in questo o in quell'organo di senso ma bensì in tutti i tessuti, insomma nello *Scyllium* preso nel suo complesso, considerato come in-

dividuo. È secondo me un ritmo atavico che si esplica specialmente a causa della ricerca del nutrimento. Qualunque lesione portata sui vari organi (occhio, taglio midollo, ecc..) è incapace di fare invertire questo ritmo.

Ho visto, che si può ostacolare se non del tutto almeno in parte questo ritmo, impedire cioè almeno parzialmente questa maggiore attività notturna degli *Scyllium*, tenendoli in un ambiente costantemente illuminato durante la notte. In questo caso lo stimolo luminoso ha, per influenza diretta sull'occhio e quindi in via riflessa sui centri cerebrospinali, ostacolato la maggiore attività notturna. Da ciò si conclude che il fattore luce, quando lo *Scyllium* abbia normale l'organo recettore visivo, ha influenza fondamentale e capitale sopra il suo ritmo notturno-diurno. Un altro fatto molto importante da me osservato negli *Scyllium (catulus-canicula)* si è che durante le ore diurne si mettono spesso l'uno sull'altro, a gruppi più o meno numerosi, contro gli angoli del bacino rimanendo quasi sempre immobili. Indubbiamente ciò si deve ascrivere a fenomeni di stereotropismo, ma dobbiamo riconoscere, almeno sino ad un certo punto, una tendenza da parte di questi animali di vivere in società. Durante le ore notturne tutti gli *Scyllium* vanno nuotando isolatamente nelle varie parti del bacino e non mostrano affatto la tendenza di aggrupparsi fra di loro. STEINER parlando dello *Scyllium* ritiene, che sia cosa molto difficile il vedere p. es. la presa dell'alimento durante le ore diurne negli *Scyllium*, perchè appunto sono animali notturni.

(Vol. 1, p. 49—50) „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 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.“

In queste parole dello STEINER vi sono molte osservazioni giuste, ma alcune sono del tutto errate. È vero che durante il giorno gli *Scyllium* abbiano una papilla lineare, ristrettissima quindi. Non è però vero che il giorno battano contro le pareti del bacino con maggiore facilità che non di notte: possono battervi contro ugualmente,

come ho potuto constatare con osservazioni ripetute, in ambedue i periodi della giornata. Così anche per quanto riguarda la presa del nutrimento possono prendere e ingoiare le sardine messe nel bacino più di giorno che di notte: naturalmente occorre che non abbiano mangiato, altrimenti a stomaco pieno, ben si comprende, come non possano ingoiare nulla. È ben vero, che di notte aprono molto la pupilla ma questa grande apertura credo, che poco serve agli *Scyllium* per la presa dell' alimento. Di notte naturalmente pochissimi saranno i raggi luminosi alla superficie o al fondo del mare, che potranno rendere sensibile la retina dello *Scyllium*. Quindi, per quanto riguarda il senso della vista, e la sua influenza sulla presa del nutrimento, è quasi nulla (sia di giorno a pupilla chiusa, che di notte a pupilla aperta). Negli *Scyllium*, ripeto, sono gli organi destinati al senso chimico (gusto e olfatto) quelli deputati alla ricerca dell' alimento e a dirigere l'animale nel punto dove questo si trova. La vista, date le condizioni diurne e notturne dell' occhio (pupilla), a poco o nulla può servire. Per quanto poi al battere contro le pareti del bacino io ho seguito per molto tempo sia nelle ore diurne che notturne esemplari di *Scyllium catulus* e *canicula* accecati, ebbene non posso nemmeno in questo caso confermare l'osservazione dello STEINER, che cioè il giorno vi urtino più facilmente che di notte. Se fanno un nuoto veloce, ciò accade specialmente quando vengano stimolati, e quindi tentano talvolta anche di uscire dal bacino, allora battono contro le pareti con maggiore facilità di quando facciano un nuoto piano e ciò indifferentemente e indipendentemente dai due periodi della giornata, il diurno e il notturno. Difatti, dato lo stato dell' occhio (pupilla) nei vari periodi della giornata, non può questo assolutamente servire ad evitare gli ostacoli: è piuttosto il senso del tatto, la maggiore o minore resistenza che incontra coll' acqua ambiente, non solo ai colpi di coda, ma nella metà del corpo anteriore dell' animale, specialmente l'estremo cefalico che è al caso di tenere avvertito l'animale della vicinanza di un ostacolo, di una parete. Naturalmente quando l'animale venga stimolato molto forte sente il pericolo di essere forse ucciso, allora naturalmente spariscono tutte queste fini sensibilità, passano in seconda scala, e si affaccia invece l'istinto della conservazione ed in questo caso, non solo battono contro le pareti, ma facendo bene osservazione, tentano quasi sempre di mettersi in posizione più o meno verticale e di fuggire dal bacino (Stereotropismus di LOEB e BETHE).

Ciò non toglie però che molto spesso, sia di giorno che di notte,

a nuoto debole o forte, sia lo *Scyllium* capace di battere qualche volta contro le pareti del bacino, ma ripeto, in modo assolutamente indifferente, nei vari periodi della giornata. Ho notato ancora un altro fatto che starebbe forse a deporre per una orientazione degli *Scyllium* nel bacino. I pesci cani, appena messi in un bacino, vanno col muso battendo contro le pareti, dopo poco tempo non vi battono più, eppure, avendo la pupilla completamente chiusa, non vedono, ma si orientano ugualmente abbastanza presto. È, diciamo in certo qual modo, la esperienza, che dopo molto nuotare, li rende bene edotti sulle dimensioni del bacino nel quale si trovano, e fa sì, che nuotino in modo senza mai battere contro le pareti. Appena uno *Scyllium* venga messo nel bacino va battendo sempre il muso contro le pareti e va nuotando continuamente per il bacino. Sia nei *catulus* come nei *canicula* questi fenomeni durano dalle 2 alle 3 ore, sino a che insomma non hanno preso cognizione dello spazio, sino a che non si sono orientati, cognizione che non viene dalla vista, perchè di giorno l'animale non vede. Secondo me vanno tastando il terreno e per orientarsi forse, dove possono fermarsi. Passato questo tempo, si calmano assolutamente e rimangono fermi al fondo del bacino. In tutti questi fatti, rammentando quanto ho detto sopra a proposito dei nervi cranici, sia il nervus terminalis come i nervi della linea laterale hanno una importanza grandissima se non la principale. Nel corso delle mie ricerche rivolsi anche la mia attenzione allo studio della sensibilità tattile delle varie parti del corpo dello *Scyllium* riguardo agli stimoli meccanici fatti o con l'ago o con pinzettamento. Mi piace a questo proposito ricordare gli studi molto diligenti fatti da SHELDON sopra la reazione agli stimoli chimici delle varie parti del corpo del *Mustelus canis* (MITCH.) e riportarne le conclusioni principali, perchè le sue conclusioni vengono a confermare i miei risultati. Come vedremo poi appresso, partendo da stimoli differenti noi siamo potuti giungere ad ottenere risultati uguali. (1909, p. 298.) „The most sensitive portions of the body are the mouth, nostrils, anus and fins, while the head is the least sensitive to chemical stimuli.“

Io ho potuto stabilire che con gli stimoli meccanici adoperati, deboli o forti, la parte ventrale dello *Scyllium* è molto più sensibile della sua parte dorsale. Ciò vale anche per i teleostei, com bene vedremo a suo tempo. Questo fatto si spiega, perchè nella parte ventrale, potendo usufruire i pesci solo del senso tattile, e non di altri sensi, specialmente della vista, occorre che questa abbia una

sensibilità tattile molto più raffinata. In questo caso quindi si tratterebbe di un maggiore raffinamento di un senso (il tattile) che può sopperire alla mancanza di altri senso (p. es. vista). Quel riflesso trovato da v. RYNBERK nello *Scyllium* per influenza del V paio (trigemino), come dice lui, si avvera anche toccando lo *Scyllium* in qualunque parte del corpo, ma più specialmente nella parte ventrale. Lo *Scyllium* si ferma (come un coleottero qualunque che quando venga stimolato entra in stato di morte apparente) immediatamente. Questo fermarsi quindi, come ben si vede, non è solo una proprietà della stimolazione del V, ma è una conseguenza di uno stimolo meccanico portato sopra una qualunque fibra sensitiva. Questi stimoli meccanici, come ho sopra detto, portano ad immobilità, specialmente se sono leggieri; ad un movimento di fuga poi quando siano molto forti. Ciò naturalmente nella maggioranza dei casi, perchè talvolta forse per cause estranee (stanchezza dell' animale, ecc.) non si avvera sempre, quanto sopra ho accennato. Le parti più sensibili poi agli stimoli meccanici sono la bocca, gli sfiatatoi, la rima palpebrale, l'ano e le pinne. Nelle pinne poi bisogna notare, che la parte più sensibile è sempre la periferia, mentre la parte basale presenta sempre una sensibilità tattile molto più ottusa. E questo ben si comprende, pensando che la parte periferica delle pinne, come la più sporgente, deve avere dei meccanismi nervosi terminali tali da rendere avvertito sempre l'animale di ogni ostacolo e di ogni pericolo che possa sovrastargli. Pronta quindi sarà la risposta da parte del pesce, eseguendo un movimento di difesa o di fuga. La ipersensibilità tattile della bocca ce la spieghiamo col fatto della sua posizione anatomica: guardando verso il lato ventrale, le terminazioni tattili (unitamente sempre alle gustative e alle olfattorie) possono far constatare allo *Scyllium* la presenza di alimenti.

La ipersensibilità della rima palpebrale è un fatto interessante, perchè qualunque corpo estraneo si avvicina a questa, porta alla chiusura immediata dell'occhio e quindi alla difesa di questo. Per quanto riguarda poi gli sfiatatoi, la loro ipersensibilità è un fatto biologico molto importante, perchè in questa maniera anche la respirazione si compie nel modo più normale possibile. Ci spieghiamo poi la ipersensibilità anale, perchè in questo punto, data la vicinanza della mucosa, la pelle si va mano mano assottigliando e questo assottigliamento la rende naturalmente più sensibile. La ipersensibilità dunque di queste varie parti, delle quali sopra abbiamo tenuta parola, ci sta a rappresentare un fattore biologico molto interessante

e fondamentale per quando riguarda specialmente il genere di vita dello *Scyllium*.

Gli *Scyllium* da me adoperati per queste ricerche furono lo *Scyllium canicula* e lo *Scyllium catulus*: solo qualche ricerca fu eseguita sul *Mustelus vulgaris*. Lo *Scyllium catulus* a me sembrò il più resistente di tutti per le ricerche sul cervello e di questo animale si possono avere esemplari che raggiungono anche metri 1½ di lunghezza. È cosa molto più facile però ad avere esemplari di *Scyllium canicula*, dei quali i più grandi, che raggiungono anche una lunghezza di 60—70 cm., sono molto buoni e resistenti per eseguire ricerche sul sistema nervoso centrale. Pochissimo resistenti sono invece i *Mustelus vulgaris*.

In genere però tutti gli *Scyllium* si prestano molto bene, come vedremo scrivendo i protocolli delle esperienze, per ricerche sul sistema nervoso centrale (cervello e midollo spinale) certo molto meglio delle rane, dei rospi, delle tartarughe, così tardi nei loro movimenti, tanto che talvolta riesce molto difficile il poter vedere, riconoscere dove e come si esplichì un movimento dopo una determinata lesione del sistema nervoso centrale.

* * *

Occupiamoci ora di studiare, come esegue i movimenti di natazione uno *Scyllium* normale. È specialmente dal modo di esplicarsi di questo movimento che noi ci possiamo rendere conto, come sopra ho accennato in modo molto esatto, delle funzioni delle varie parti del cervello. Dei bellissimi films cinematografici, che io debbo alla cortesia del mio amico signor F. ALBERINI e che appunto ci lasciano studiare molto bene i movimenti più svariati di uno *Scyllium canicula* ci permetteranno di delucidare a fondo questo argomento.

Nello *Scyllium* il movimento viene eseguito soprattutto coi movimenti pendolari della coda. Erroneamente dice BETHE: „Die Flossen (Brust-, Bauch-, After- und Rückenflossen) spielen dabei gar keine Rolle.“ Io, come vedremo in appresso, dimostrerò, che molte di queste pinne prendono invece una parte molto attiva al movimento dell'animale. A seconda della velocità colla quale si muove l'animale, i movimenti della coda sono molto differenti per ampiezza dei colpi dati e per velocità del ritmo: nuotando piano, i colpi della coda sono grandi e si susseguono con molta lentezza, mentre invece nuotando molto forte sono più piccoli, ma contemporaneamente più veloci e più forti. È inesatto quanto dice BETHE, che „Rechts-

und Linksausbiegen wird durch gleichseitig stärkere Schwanzschläge besorgt“. Il salire e discendere nel bacino dipenderebbe, secondo lui, da un ripiegamento del corpo, e ritiene, che forse le pinne pettorali abbiano una certa influenza su questo movimento. Si vedrebbero movimenti delle pinne quando, piegandosi molto fortemente di lato, si ha una rotazione attorno all'asse longitudinale. Naturalmente, non rimanendo questi animali in equilibrio nell'acqua, non si vede in questi quel bellissimo movimento delle pinne che si osserva nei teleostei, specialmente quando rimangono in equilibrio nell'acqua. Ha ragione il BETHE quando dice: „Es scheint bei ihnen die Function der Flossen eine ziemlich untergeordnete zu sein.“ Quando gli animali riposano sul fondo del bacino, allora le pinne servirebbero come di sostegno. Per studiare i movimenti, BETHE volle cercare da principio la posizione di equilibrio che prendono questi animali quando sono liberi in acqua, e perciò adoperò degli animali in stato di rigidità cadaverica. Facendo cadere uno di questi pesci in posizione laterale nell'acqua, si pone abbastanza presto in una posizione simmetrica bilaterale, e solo raramente in posizione dorsale. Così orientato l'animale cade al fondo del bacino, senza fare degli altri movimenti, delle altre variazioni. Lasciandolo cadere nella posizione dorsale, la mantiene sempre sino al fondo del bacino: arrivato al fondo, la posizione ventrale è sempre stabile, mentre dalla dorsale passa sempre nella posizione laterale. Da ciò si conclude, che data la simmetria bilaterale del corpo e la divisione interna del peso, viene garantita una posizione simmetrica bilaterale nell'acqua, in modo che un nuotare di lato in condizioni normali è assolutamente impossibile. Interessanti sono poi le seguenti conclusioni a cui giunge BETHE: „Von den beiden bilateralsymmetrischen Lagen hat aber die Bauchlage nur sehr wenig an Stabilität vor der Rückenlage voraus, so daß die Rückenlage, wenn einmal eingenommen, bei beiderseits gleich starken Schwimmbewegungen des Thieres längere Zeit würde erhalten bleiben müssen. Da das normale Thier nie in Rückenlage schwimmt, da es ferner, auf den Rücken gedreht, sich einem bereits unter den Fingern zur Bauchlage zurückdreht, so muss es ausser der durch die Körperform gegebenen Prädisposition zur Bauchlage noch andere Einrichtungen besitzen, welche die Aufrechterhaltung der Bauchlage garantiren.“

Sul significato delle pinne. Le pinne dei pesci secondo me non servono solo per il nuoto, ma sono anche degli organi tattili per eccellenza, appunto perciò sono molto rilevate dal corpo e le

più lunghe sono situate in punti, dove l'organo della vista non può arrivare.

3./10. 1907. *Scyllium catulus*, molto grande, della lunghezza di circa 80 cm: alle ore 11,25 si cocainizzano con iniezioni di $\frac{1}{4}$ di c. c. di una soluzione di idroclorato di cocaina al 2% fatta le basi di ambedue le pinne pettorali. Appena fatta l'iniezione e messo nel bacino nuota per 1', ma poi cala subito al fondo e lì rimane. Le pinne non si muovono assolutamente anche quando gli si batta sopra. Sollevato colle pinze l'animale ricade subito al fondo, muove la coda, ma le pinne mai assolutamente. Ha il colorito normale.

Ore 11,34: sollevato con una pinza è capace di strisciare lungo la sabbia aiutato specialmente dalla coda. Le pinne però non si muovono assolutamente.

Ore 11,38: fa tentativi di sollevare le pinne pettorali che erano completamente adagiate sul fondo e comincia un po' a sollevarsi colla parte anteriore del corpo.

Ore 11,40: percuotendo la pinna destra si nota che è più sensibile della sinistra, difatti quando si pigia su quella il pesce comincia subito a nuotare, mentre invece lo stimolo della sinistra lo lascia assolutamente immobile.

Ore 11,42: la pinna sinistra è insensibile, la destra è molto sensibile, perchè appena stimolata, lo *Scyllium* comincia a nuotare. La pinna destra rimane più sollevata della sinistra, che tocca quasi il fondo. Il colorito è completamente normale.

Alle ore 13,30 nuotava normalmente in tutte le direzioni del bacino.

Scyllium catulus 2./10. 1907, ore 10,45: iniezione di $\frac{1}{4}$ di cm. c. di soluzione di cocaina idroclorato al 2% alla base della pinna pettorale sinistra. Appena messo nel bacino nuota subito, si scuote molto, poi cade al fondo alle ore 10,49 e lì va strisciando.

Ore 11,0: si solleva con una pinza dal fondo del bacino dove era e dove nuotava sempre, ebbene non ha fatto nessun tentativo di natazione: è caduto subito al fondo ed è andato in un angolo.

Ore 11,15: di quando in quando si rialza colla pinza e poi si rilascia: va sempre nuotando un po' quasi sfiorando il fondo del bacino.

Ore 11,30: sta sempre sul fondo del bacino e va di quando in quando nuotando su questo sfiorandolo.

Poi va mano riprendendo la natazione normale sino a che alle ore 13,35 nuota assolutamente come un animale normale.

Dunque anche cocainizzando una sola pinna pettorale si ha

impossibilità di un movimento completo, di una natazione normale, come si vede appunto in un animale in perfetto stato fisiologico.

Andando a studiare i vari tipi del movimento dei pesci è del tutto individualizzato il tipo *Scyllium*. Appartiene come si sa all'ordine dei Selaci che attraverso i tempi si sono pochissimo modificati e hanno conservato numerosi caratteri primitivi. I Selaci sono pesci il cui corpo più o meno depresso nel senso verticale è al contrario molto espanso in larghezza. I Selaci comprendono vari pesci, ma per ora ci occupiamo del solo *Scyllium canicula*. La superficie del corpo è ricoperta di scaglie molto piccole, nel cui mezzo si erge un tubercolo molto saliente (scaglie placoidi). Le scaglie dello

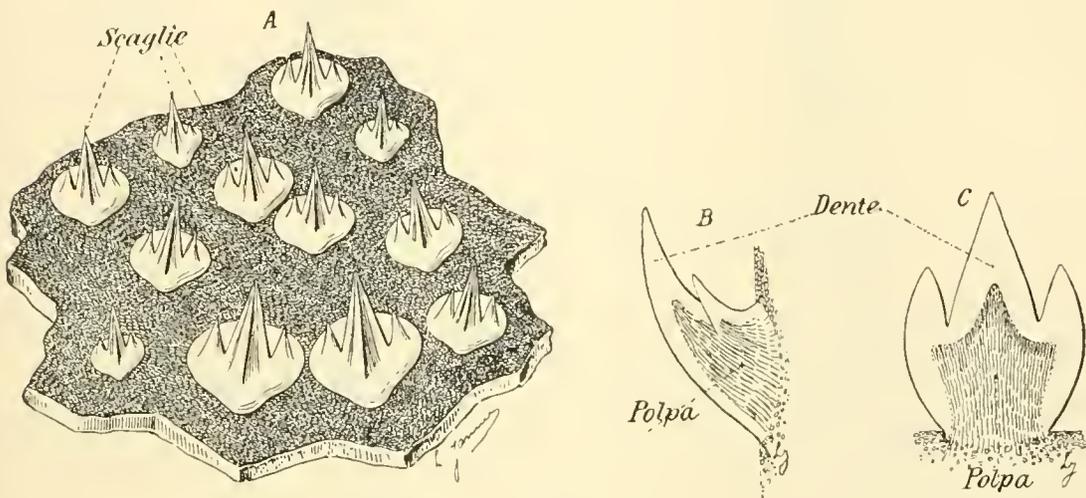


Fig. 0.

(da JAMMES L., l. c., p. 340 fig. 198 A, B, C). A Rappresenta un frammente della pelle (70:1). B, C una scaglia isolata vista di profilo (B) e di faccia (C). Hanno la stessa costituzione dei denti dei Selaci e dei vertebrati superiori, possono quindi considerarsi come scaglie che servono alla presa e alla triturazione degli alimenti. Sono degli organi importantissimi per l'aggressione e per la difesa.

Scyllium che ricoprono la sua pelle hanno la loro estremità rivolta sempre indietro ciò che favorisce la propulsione, ma giammai il rinculo. Il tronco è ricoperto di pinne impari e pari. La più caratteristica è la pinna caudale costituita da lobi ineguali (pinna eterocerca). Nell'interno l'architettura scheletrica ha per base una corda dorsale circondata da una colonna vertebrale di natura cartilaginosa.

Come tutti gli animali acquatici e come dimostrano molto bene le figure annesse che ci indicano la superficie di sezione di uno *Scyllium canicula* della lunghezza di cm. 49 alla distanza di cm. 5

fra un taglio e l'altro ha una forma ovoide molto netta, allungata dall'avanti all'indietro. Un unico piano di simmetria ha la faccia esterna di questo ovoide ed è il piano verticale di simmetria bilaterale. la metà destra è perfettamente uguale alla sinistra. Come si

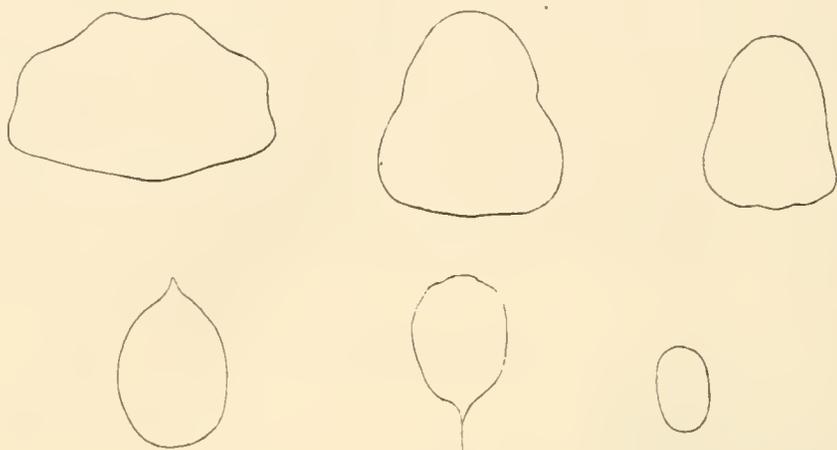


Fig. P.

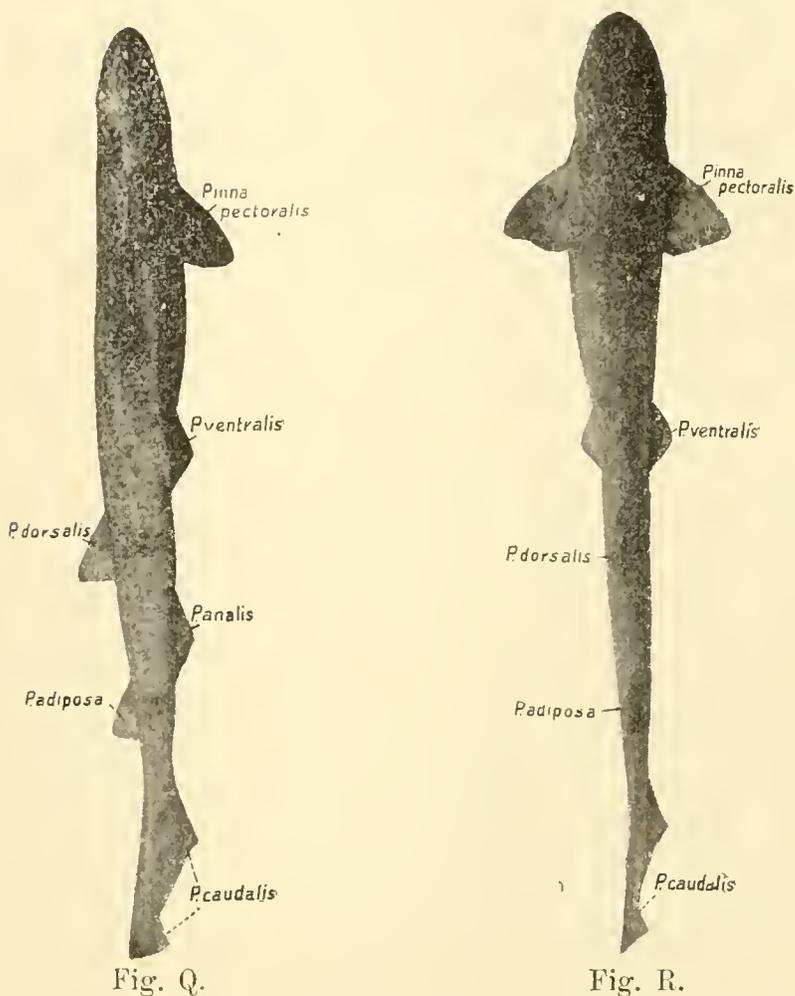
Sezioni trasverse di uno *Scyllium canicula* della lunghezza di cm. 49 eseguite alla distanza di cm. 5 l'una dall'altra.

vede dagli schemi, la parte anteriore dell'animale ha la faccia inferiore appiattita; questo appiattamento è aumentato da un paio di grandi pinne quasi orizzontali (pinne pettorali). Questo corpo di forma allungata nella sua parte anteriore è tozzo di forma, depresso dall'alto in basso e termina in un muso arrotondato. La parte posteriore ha invece una forma inversa della parte anteriore e diventa inversa a livello delle pinne pettorali e diviene appiattita invece lateralmente, assume una forma di O e va sempre più appiattendosi indietro finché, come mostrano bene le figure, verso la coda termina a punta sotto forma quasi lineare. Anche qui si verifica sopra questo corpo il fenomeno della vena inversa: anteriormente un piano orizzontale e posteriormente un piano verticale. Su questi due piani ideali, che costituiscono il pesce, sono attaccate le pinne, che si originano appunto nella maniera descritta da F. HOUSSAY e sulla quale abbiamo sopra molto lungamente discusso.

Pinne. Sono espansioni lamelliformi del corpo, di cui alcune sono pari e le altre impari (Fig. Q e Fig. R).

A. Pinne impari. Sono così ripartite: 1. Sulla linea mediana dorsale si trova a) una pinna dorsale verticale assai grande, inserita un po' più indietro del mezzo del dorso; b) una pinna adiposa posta al di dietro della precedente e molto più piccola di quella.

2. Attorno all'estremità posteriore del corpo è situata una pinna allungata, la pinna caudale, che ha la sua parte dorsale molto stretta, la sua estremità posteriore ottusa e la sua parte ventrale divisa in più lobi (l'ineguaglianza che esiste fra le parti dorsale e ventrale, ha fatto dare alla coda il nome di coda eterocerca).



Fotografia prese di profilo (Fig. Q) e dal lato dorsale (Fig. R) di uno *Scyllium canicula* per mostrare la posizione delle varie pinne.

3. Sulla linea mediana ventrale si trova una pinna anale di piccolo volume.

B. Pinne pari. Queste sono disposte in due gruppi: l'uno anteriore e l'altro posteriore. In ogni gruppo sono poste simmetricamente ai due lati del corpo. 1. Gruppo anteriore (pinne pettorali). Queste pinne, che sono le più grandi, sono inserite lateralmente, dietro il collo, a livello delle ultime fenditure branchiali. Esse hanno una direzione orizzontale. 2. Gruppo posteriore. — Pinne addominali o ventrali. Sono più piccole che le precedenti e

più accostate sulla linea mediana. Nel maschio poi, ognuna di queste porta nel suo bordo interno una espansione a forma di cannelo, che si chiama pterigopodo (Fig. Y A). Lo pterigopodo di destra e di sinistra uniti insieme fanno un organo copulatore esterno, che esiste fra i pesci solo nei Selaci e che in questi serve appunto per distinguere esteriormente il sesso.

Funzioni delle pinne nello *Scyllium canicula*. Per studiare la funzione delle varie pinne nello *Scyllium canicula* io in molti esemplari procedetti al taglio di ogni singola pinna combinato o no col taglio di altre. Posti gli animali nell'acqua si notavano i disturbi che presentavano e così ne potetti studiare molto bene la funzione. Invece del taglio, talvolta con qualche goccia di soluzione colorata (per vedere ove penetrava il liquido) di cocaina iniettata con una siringa di PRAVAZ alla radice della pinna, rendeva questa completamente anestetica per un periodo di tempo più o meno lungo. In questo modo così si poteva studiare molto bene, prima l'abolizione completa della funzione (con uno spillo confitto nella pelle si vedeva, se lo *Scyllium* dava sensazioni di dolore e quindi si poteva stabilire se l'anestesia era completa) e poi mano mano il ritorno di questa allo stato normale. — Una rapida rivista (in parte secondo AMANS) del come siano costituiti lo scheletro e le membra dello *Scyllium* riuscirà una cosa indispensabile per comprendere poi come i vari meccanismi vengano ad entrare in funzione nel movimento. Lo scheletro composto di una parte assiale, che comprende la colonna vertebrale e la testa e di una parte appendicolare formata dalle membra (pinne) è di natura cartilaginea. E' interessante conoscere bene questi meccanismi per poi rendersi ragione della meccanica dei vari movimenti.

Asse vertebrale. La colonna vertebrale si compone di numerose vertebre addossate l'una all'altra come tante perle sulla corda dorsale e riunite fra di loro da un ligamento intervertebrale di natura cartilaginea-elastica, che permette un leggero movimento delle vertebre e una flessione generale, estesa della colonna vertebrale. Ogni vertebra comprende un corpo di natura cartilaginea, di forma cilindrica, che porta dal lato dorsale un arco detto arco neurale che circonda il midollo spinale e dal lato ventrale due espansioni laterali. Queste espansioni sono separate nelle vertebre addominali, sono riunite nelle vertebre caudali e racchiudendo l'arteria e le vene caudali formano l'arco emale. Le vertebre addominali portano inoltre delle appendici laterali mobili, le coste.

Corpo vertebrale. Il corpo vertebrale è di forma cilindrica

esteriormente, forma che varia a seconda la regione alla quale appartengono le vertebre. Nell'interno la vertebra presenta una cavità a forma di cono più o meno tronco: le sue due estremità sono largamente aperte (forma anficela), il suo centro al contrario è ristrettissimo e non contiene che un lume molto ristretto. Quindi la corda dorsale, che passa nelle vertebre, presenta una alternativa di dilatazioni e di restringimenti in rapporto con i cambiamenti di calibro delle vertebre. La parte ventrale del corpo della vertebra è la più dura e la più resistente. Queste vertebre delle regioni anteriori hanno un corpo a forma di bobina con le estremità concave emisferiche. Il meridiano orizzontale è più incurvato del verticale, da ciò risulta, che la flessione è più grande da destra a sinistra che dallo alto in basso. Nelle vertebre abbiamo ancora gli archi neurali che sono fatti di due elementi disposti attorno al canale neurale:

1. Apofisi neurali, prolungamenti latero-dorsali del corpo e delle vertebre.

2. Placche neurali, indipendenti, regolarmente intercalate fra le apofisi neurali e piazzate al di sopra degli spazi intervertebrali. Gli orifici di uscita dei nervi rachidiani sono posti sui limiti di separazione di questi pezzi (gli orifici delle radici dorsali si alternano cogli orifici delle radici ventrali).

3. Spine neurali medio-dorsali nel numero in media di due per vertebra, piantate come tanti coni fra le estremità dorsali dei precedenti e completanti gli archi neurali.

Più interessante è lo studiare poi le membra (pinne) che sono i meccanismi che fanno entrare in movimento lo *Scyllium*.

1. Membra impari. Pinne impari (dorsale, adiposa, caudale, anale). Lo scheletro di ogni pinna impari è costituito da un sistema di pezzi disposti nella maniera seguente: alla base del membro, si trovano dei bastoncelli cartilaginei, cartilagini intraspinoze, unite l'una vicino all'altra. Dal lato distale le cartilagini intraspinoze portano dei raggi annessi: questi si continuano con pezzi alla loro volta sempre più corti, sono i pezzi a mosaico che si risolvono loro stessi alla loro volta verso il lato periferico in filamenti cornei.

2. Membra pari. (Pinne pettorali e addominali.) Ognuna delle due paia comprende: una cintura in rapporto col tronco, ed inoltre delle estremità libere che sono le pinne. Le membra anteriori e posteriori sono ambedue costruite sullo stesso modello, però nelle pinne verso la regione addominale le apofisi inferiori divengono

trasversali. A questo livello la regione frontale può essere schematizzata da un ovale con la parte più convessa nella regione inferiore. Questa parte porta le apofisi trasverse, mentre la parte affilata si termina nella apofisi spinosa. Le coste poi sono dei pez-

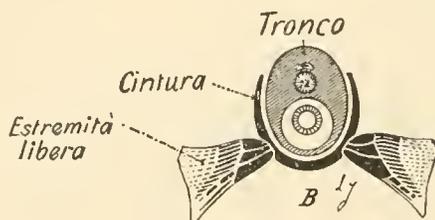
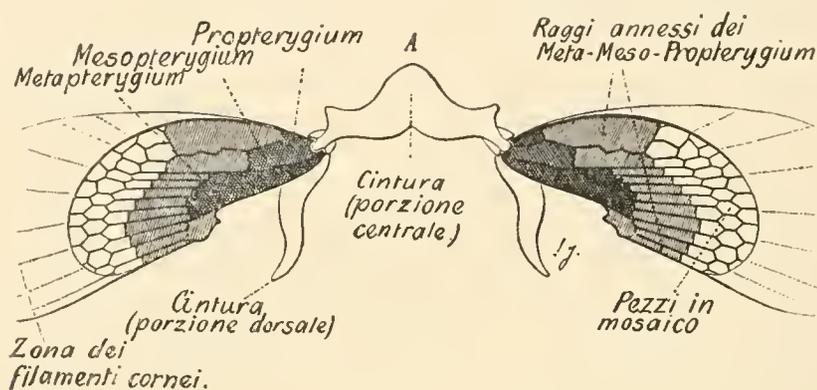


Fig. S.

(da JAMMES, L., l. c., p. 38, fig. 218 A, B.) In A le membra sono viste dalla faccia ventrale. La cintura è rappresentata in bianco. I tre raggi basilari, che sostengono l'estremità libera sono disegnati in grigio scuro. B. diagramma indicante i rapporti delle membra pari col tronco.

zetti molto corti articolati simmetricamente, sulle apofisi ventrali delle vertebre addominali. Nella regione post-anale lo schema cambia: l'ovale da asimmetrico, che era, diventa simmetrico, lenticolare, le apofisi trasverse si saldano ciascuna colla sua simmetrica non restando separate alla base che per formare l'arco vascolare, emale (l'insieme di questi archi forma poi il canale vascolare emale). La differenza dello schema in queste due regioni modifica il senso della flessione, la flessione è in parte ostacolata nella regione addominale (data la poca elasticità di questa regione per gli organi addominali), essa ha il suo maximum da destra a sinistra nella regione post-anale. Queste conclusioni riposano su questo fatto di osservazione, su questa legge meccanica: una lamina elastica appiattita ha il suo massimo di flessione da destra a sinistra dello appiattimento. Il midollo è situato in un canale fatto di apofisi, che percorre tutto il canale vertebrale.

Le pinne pettorali sono molto più perfette delle seconde (pinne addominali) e questo si comprende, perchè sono le anteriori quelle che per prime debbono fendere l'acqua e debbono essere più grandi e contemporaneamente anche molto più agili.

A. Membra pari anteriori. a) La loro cintura (cintura scapolare) è costituita da un arco cartilaginoso la cui apertura dorsale abbraccia il torace al di dietro dell'ultimo arco viscerale, essa porta per ciascuno dei suoi lati per l'articolazione delle pinne una cavità glenoide che la divide in una porzione dorsale (omoplata) e una porzione ventrale (coracoide). La cintura scapolare forma un arco spesso al di dietro degli archi branchiali. L'arco ha il suo apice sulla faccia superiore al di dietro del piano boccale; le branche si dirigono dal basso in alto e dall'avanti all'indietro. Le pinne si articolano verso la metà delle branche con un asse medio di ruotamento meno inclinato che le branche sull'asse del corpo: le branche sono inclinate a 45° , l'articolazione a 80° . Studiamo una delle metà della cintura, ossia una delle branche dell'arco. Ogni branca può essere suddivisa in tre parti:

1. una parte inferiore appiattita dall'alto in basso, a bordo anteriore spesso. Nella parte inferiore si distingue una faccia superiore e una faccia inferiore; la faccia superiore diventa interna nella parte media, l'inferiore si solleva per formare una specie di montagna piramidale a quattro versanti, appiattita dall'avanti allo indietro. Uno dei grandi versanti guarda avanti e all'infuori l'altro versante all'indietro a all'interno; fra le due in basso un sottile versante orizzontale, e in alto un versante verticale. E' questo ultimo, che si articola con la pinna.

2. una estremità a forma di spatola, appiattita dall'interno allo esterno.

3. una parte media, spessa, sulla quale si articola la pinna.

La superficie articolare è voluminosa; essa si trova al culmine della piramide, si dirige assottigliandosi sulla spina limitrofa del versante anteriore, essa ha una forma di spatola con il mestolo in alto. Rispetto all'asse vertebrale esso è diretto dal basso in alto, all'avanti e in fuori (a 25° circa avanti e in fuori). Il versante anteriore è leggermente concavo, a contorno triangolare; esso è traversato nel suo centro da un largo foro. Questo foro è l'apertura di un canale, che traversando le piramidi, vi si biforca e sbocca sul versante posteriore da due coperture separate. Quest'ultimo versante è piuttosto convesso. La pinna propriamente detta, ossia la estremità libera si

compone di un gran numero di cartilagini formanti un organo piatto, triangolare, attaccato ai fianchi per uno dei suoi lati. Questo lato è il più spesso; lo spessore diminuisce gradatamente allontanandosi da questo lato andando verso la periferia. La base è formata da tre cartilagini radiali basilari chiamate: Pro-Meso-Metapterygium. Questi tre pezzi sono continuati perifericamente da raggi annessi, seguiti da pezzi in mosaico che portano loro stessi dei filamenti cornei. Il Metapterygium è il più lungo di tutti, ha la forma di uno scalpello a bordo arrotondato; il dorso della lama è largo, piatto, convesso, rivolto verso l'asse vertebrale. L'estremità del manico presenta una faccia arrotondata articolantesi con la cintura; a questo livello essa è separata dalla testa articolare del Mesopterygium da una depressione profonda. Il Mesopterygium è tre volte più corto ma più spesso nella sua parte articolare; è insomma il tipo generale delle pinna, che ha il bordo spesso alla base, che va poi assottigliandosi mano mano verso la periferia. La faccia anteriore è molto più convessa della posteriore; la sua base si articola con la cintura a mezzo di una faccia concava, ovale, a grande punta posteriore. Fra il meso- e il metapterygium si trova una lacuna in forma di losanga allungata, lacuna che è piena di tessuto fibroso; corrisponderebbe questa per la sua posizione alla depressione mediana dell'ala degli insetti. Il Propterygium è sottile, a triangolo isoscele; una delle coste si articola sinuosamente con il mesopterygium e la prima falange, la base si articola colla cintura a mezzo di una doccia ritorta (Fig. T).



Fig. T.

(da AMANS, P. C., Comparaisons des organes de la locomotion aquatique, in: Ann. Sc. nat. (Ser. 7) Zool. 1888, Vol. VI, tab. 1 fig. 11) lascia vedere le due mezze doccie: una avanti e a sinistra, che si articola con l'altra, che sta indietro e a destra.

Ossia si ha una mezza doccia avanti e a sinistra che si raccorda con una mezza doccia all'indietro e a destra. Naturalmente le estremità di una tale doccia sono prominenti come due condili. La doccia poi non è completa del tutto che nella zona dove le due metà si raccordano fra di loro. Si noti che nelle ali degli areoplani esiste anche una simile doccia. La testa articolare del mesopterygium può riferirsi anche a questo tipo di articolazione.

La base totale può essere comparata a una doccia ritorta coro-

nata da quattro condili alterni, due avanti e due indietro. Le altre cartilagini sono allineate secondo dei raggi convergenti verso la base. Se ne possono descrivere tre serie principali, separate le une dalle altre da linee spaccate, concave verso la base. Le due pinne del primo rango sono articolate col pro- e col metapterygium. Il secondo ha la forma di una mano con le sue cinque divisioni centrifughe. Questo forma con il mesopterygium il versante anteriore della depressione mediana. Dopo la „mano“ vengono otto raggi di meno in meno lunghi che si articolano con il metapterygium. Il nono è doppio, e separato dall'ottavo, in alto, da un raggio che si prolunga sino alla decima fila. La sua estremità centrifuga è nello stesso tempo quella del bordo esterno della pinna. Ritornando su quanto abbiamo detto noi, troviamo la decima fila formata da una dozzina di cartilagini molto più corte. Esse sono legate le une alle altre secondo delle linee pentagonali nella regione posteriore, esagonali nella regione anteriore. Quelle della terza fila sono al contrario di forma esagonale all'indietro, pentagonale in avanti. Sono molto più brevi, corte, più larghe che quelle della seconda fila. Si può anche aggiungere una quarta serie di sette, molto più piccole, delimitanti il bordo posteriore della pinna. Tutte queste cartilagini sono legate da sinfisi, che permettono una leggera flessione. Il senso di flessione è indicato:

1. dalle linee radiali, più o meno rettilinee, che convergono verso la base articolare della pinna.

2. da linee curve, che tagliano i raggi di traverso e separano le quattro serie di cartilagini. Tutto questi sistemi di linee, compresa la base, hanno una grande importanza meccanica. Esse figurano in qualche maniera la resistenza abituale offerta alla pinna dal liquido ambiente. Queste linee cambiano coll'organo e col modo di locomozione dell'animale. Può essere che noi, per mezzo di numerose comparazioni, possiamo cavare fuori delle leggi semplici che ci permettano di costruire degli apparecchi appropriati a questo o a quel genere di movimento.

Muscoli della pinna pettorale. La pinna è completamente guarnita di muscoli e di tendini. Essa è fissa al corpo, non solo per la base articolare, ma anche per tutto il bordo interno del metapterygium. Un gruppo di muscoli laterali del tronco va lungo il suo bordo interno dai due lati, in basso e in alto, e va ad inserirsi sull'arco, la branca superiore s' inserisce sulla spatola, l'altra sullo sterno. La cintura al davanti è mantenuta da muscoli che vanno a fissarsi

agli archi branchiali e alla mascella inferiore. Vi sono quattro muscoli principali della pinna:

A. Faccia inferiore. 1. Abbassatore superficiale, a base spessa, a spatola, che va allargandosi dalla base alla periferia, ha una estremità periferica, si fonde in una larga aponevrosi, che porta i raggi della pinna. La base si fissa sul versante anteriore della piramide.

2. Abbassatore profondo. È un muscolo a ventaglio, che s' inserisce sulle tre basilari, copre ancora di fibre carnose la prima serie, si perde sulle due ultime serie per mezzo di fibre tendinee.

B. Faccia superiore. 3. Elevatore superficiale. Meno potente che l'abbassatore superficiale e di una forma differente, la sua sezione di base è triangolare e non a spatola. S' inserisce alla base sul versante posteriore della piramide. e alla periferia si comporta come antagonista dell'abbassatore superficiale.

4. Elevatore profondo. È antagonista ed ha naturalmente posizioni antagoniste dell'abbassatore profondo.

Si possono distinguere ancora degli altri muscoli:

5—6. Due fasci speciali al propterygium, che lo fissano alla cresta esterna della cintura, l'uno in alto, l'altro in basso.

7. Un muscolo accessorio dell'abbassatore superficiale, più specialmente destinato al mesopterygium; è situato al disotto dell'abbassatore. È il fascio mesopterygio.

8—9. Due interossei i quali riempiono la depressione mediana. Quello della faccia inferiore è più netto che quello della faccia superiore. La pinna considerata nel suo insieme è un solido tetraedico (Fig. U e V).

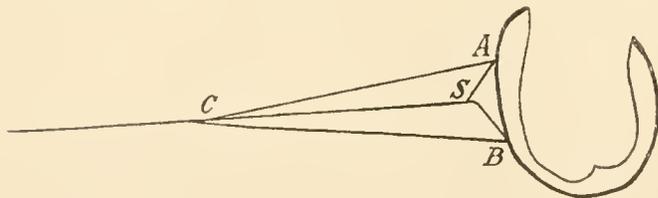


Fig. U.

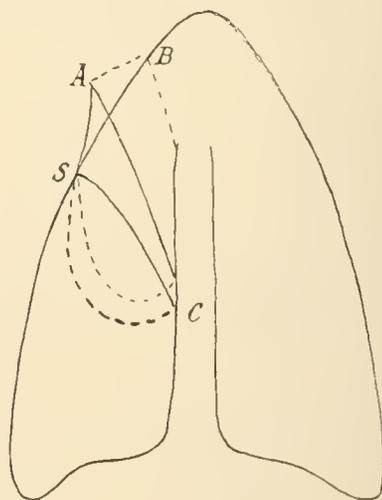


Fig. V.

Fig. U e. V (da AMANS, l. c., tab. 1 fig. 13—14). La pinna considerata nel suo insieme è un solido tetraedrico (A, B, C, S). La faccia A, B, C è attaccata lateralmente (regione del Metapterygium); la punta S è la punta esterna del Propterygium. La piccola faccia A, B, S serve di raccordo fra le due ultime, l'una inferiore-anteriore B, C, S, l'altra postero-superiore A, C, S. La spina C, S si prolunga, si distende e costituisce la parte più larga e la più mobile della pinna.

Il Metapterygium ha un certo grado di mobilità; esso è solamente costeggiato dai distaccamenti dei muscoli laterali e coperto dalla pelle, organo naturalmente malleabile ed elastico. Sotto la influenza degli abbassatori e degli elevatori superficiali può girare leggermente sulla sua articolazione con la piramide.

Il Mesopterygium e il Propterygium hanno anche la possibilità di girare sulla cintura, il Propterygium ha anche dei muscoli propri dei quali abbiamo sopra parlato. Data la molteplicità degli assi di giramento e di flessione è difficile di congetturare la forma del movimento totale della pinna pettorale. Si può congetturare paragonando la pinna ad un' iperboloide (Fig. W).

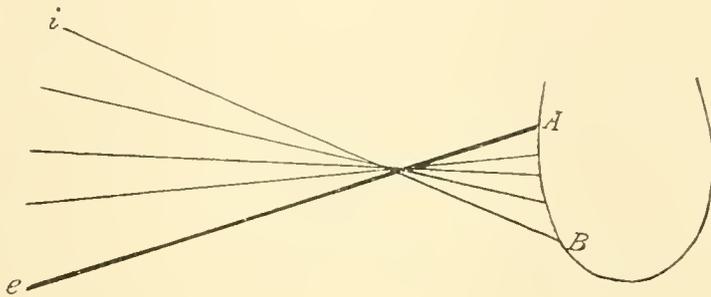


Fig. W.

(da AMANS, l. c., tab. 1 fig. 15.) La pinna è una iperboloide costruita nella maniera seguente: AB ed ie sono due rette non situate nello stesso piano: AB rappresenta l'articolazione della cintura, ie il bordo più sottile. Unendo le due branche con $AeBi$ e tirando delle rette intermedie ne risulta un ventaglio, che differisce soprattutto dalle ali per la quasi fissazione di Bi ; i suoi principali movimenti sono dall'alto in basso, ma non dall'avanti all'indietro.

Questa iperboloide, questo ventaglio differisce essenzialmente dalle ali per la semifissazione di Bi ; i suoi principali movimenti sono dall'alto in basso ma non dall'avanti all'indietro. Difatti questo è confermato dai miei films cinematografici come vedremo appresso.

B. Membra pari posteriori. a) Cintura pelvica. Questa cintura è più semplice che la precedente. Essa si compone di una forchetta cartilaginosa a branche orizzontali dirette verso l'avanti e non abbraccianti il tronco.

b) Estremità libere. (Pinne addominali.) Il solo metapterygium è bene sviluppato: occupa la base della pinna e sostiene dei raggi periferici, impiantati perpendicolarmente alla sua direzione. Lo scheletro della pinna addominale si compone di una cartilagine mediana impari, colla quale si articolano le cartilagini della pinna

propriamente detta. Vi sono due cartilagini basilari, l'interna quattro volte più lunga che l'esterna (Fig. X e Y).

1. La basilare esterna, si articola con la cartilagine mediana che forma il bacino per mezzo di un'artrosi elissoide, è questa poi

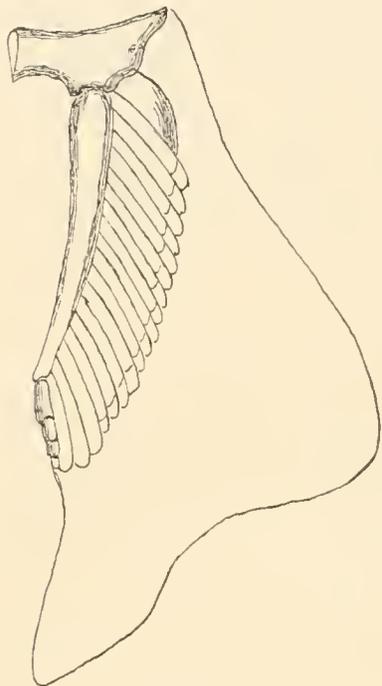


Fig. X.

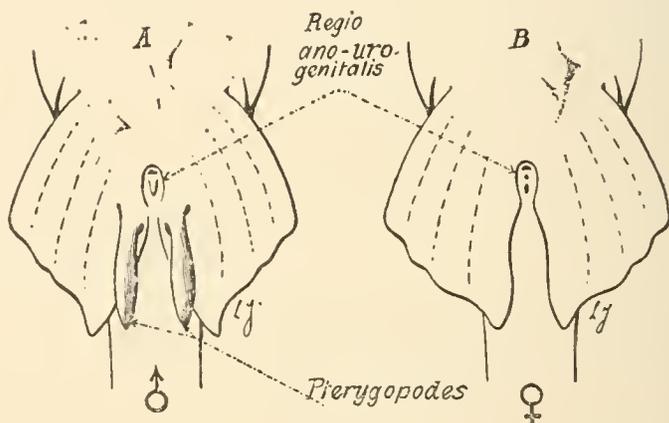


Fig. Y.

Fig. X. (da AMANS, l. c., tab. 1 fig. 16) Lo scheletro della pinna addominale si compone di una cartilagine mediana impari, colla quale si articolano le cartilagini della pinna propriamente detta. Vi sono due cartilagini basilari, l'interna quattro volte più lunga che la esterna.

Fig. Y. (da JANNES, l. c., p. 337 fig. 195.) 3:1. Pinne addominali dello *Scyllium catulus* ♂ e ♀. Presentano dei caratteri, che permettono di distinguere il sesso dell'animale. Il maschio A possiede degli organi copulatori esterni o pterigopodi. La femmina B ne manca assolutamente.

che forma il condilo, con una convessità poco pronunciata. Le altre articolazioni hanno ugualmente una curvatura poco pronunciata, ciò che dinota che porta con sè dei movimenti poco estesi.

2. La basilare interna ha la forma di una caviglia a sezione quadrilatera. La direzione generale è concava all'interno. La sua spina esterna è incavata a scala, destinata a ricevere i raggi della prima serie. Questi hanno, grazie a questa articolazione, un leggero movimento dal dietro in avanti e dall'alto in basso. Il penultimo è più corto ma più grande dei precedenti: è a tre falangi, mentre gli altri ne hanno due solamente. La penultima è sovrapposta alla sua simmetrica; questa sovrapposizione occupa quella dei bordi

interni delle pinne, formando così il fondo di un canaletto quasi, che mena all' ano. I muscoli della pinna sono poco spessi, quello della faccia inferiore è molto più potente di quello della faccia superiore. Il muscolo inferiore si inserisce sulla cartilagine mediana e sopra una forte membrana fibrosa, che tappezza tutto lo spazio compreso fra la mediana e le basilari interne; è aggruppato per mezzo di fasci paralleli alle cartilagini della prima serie. Cammin facendo questi fasci sono ingranditi, aumentati di volume da quelli che s' inseriscono sulla basilare interna; questi sono fortemente accollati in modo diretto alla prima serie. La zona striata finisce a livello della separazione della prima e seconda fila; a questo livello comincia la membrana con nervature. Il muscolo superiore parte direttamente dalla basilare interna.

Pinne terminali. Sono le pinne dorsali, anale e caudale.

La loro importanza però è quasi nulla rispetto alla coda armata dai suoi robusti muscoli laterali.

A. Dorsali. Lo scheletro della prima pinna dorsale si compone di 14—15 raggi cartilagineosi impiantati sulla colonna vertebrale. Ogni raggio si compone di tre parti: una basilare, una mediana, la più lunga e una distale, la più piccola. Una quarta serie completa i raggi (da tre a dieci); la tredicesima non ha che due parti. La seconda pinna dorsale (adiposa) è costituita sul tipo della prima dorsale. Come posizione la pinna dorsale è la più anteriore, la altre si seguono alternandosi dall' alto in basso. Le pinne dorsali sono meno lunghe, ma più alte che le anali o ventro-caudali. Queste sono dei coni bassi, piatti, fissi su una base fusiforme. Le dorsali hanno un contorno quadrilatero e non triangolare.

B. Ventro-caudale, ha una forma più allungata delle pinne dorsali. Si compone di circa 25 raggi. I supporti 6—8—9—11—12—16 sono da rimarcare perchè hanno tre serie, mentre gli altri non ne hanno che due, ciò serve sicuramente per favorire la flessione trasversale unicamente a livello di questi supporti. I muscoli si inseriscono: 1° in basso sulle cartilagini basilari e una forte aponevrosi li separa dai muscoli laterali, 2° in alto la parte stretta finisce a livello della separazione della prima e della seconda fila.

C. D. La seconda anale e la terminale hanno uno scheletro differente dalle dorsali e dalla prima anale. In basso si riduce alle apofisi spinose delle vertebre. La regione ventrale è più sviluppata che la dorsale. Ogni vertebra dà una larga espansione, che forma la parete del canale vascolare; questa espansione sembra essere

costituita di due parti, l'una anteriore corta, spessa alle base, l'altra più lunga, traversata sul suo bordo da una leggera scavazione fatta per ricevere il bordo anteriore dell'espansione seguente. La regione dorsale delle vertebre presenta una serie lineare di noduli cartilaginei al di sopra del canale midollare. Ne risulta una specie di sega a denti rotondi fra i quali si impiantano i supporti dorsali, molto più numerosi e più corti dei ventrali. I movimenti della pinna terminale sono prodotti dai muscoli laterali. La seconda anale ha dei muscoli propri brevi e di direzione inversa di quella che ha la porzione ventrale dei metameri, a Σ , che vi confinano. Il poco sviluppo di questi muscoli lascia l'ufficio principale ai muscoli laterali. Insomma l'organo propulsore dello animale è la coda, con tutto l'insieme delle pinne dorsali, anali e terminale.

L'animale intero è dunque un ovoide allungato a testa piatta e che si muove dall'alto in basso, con la coda piatta e che si muove soprattutto da destra a sinistra.

P. MAYER (1884, p. 217) ritiene, che le pinne impari degli *Scyllium* non fanno altro che ingrossare molto l'altezza della pinna caudale e perciò servono e facilitano molto bene la locomozione. Si avrebbe insomma una superficie maggiore di acqua, che verrebbe ad essere spostata a mezzo di queste pinne impari. Ma io ritengo che negli *Scyllium* attuali, dove queste pinne impari sono ridotte e quasi completamente atrofiche, poca o nessuna funzione abbiano anche a questo proposito. Invece una funzione molto grande, non solo per aumentare la superficie della pinna caudale, e quindi rendere molto più facile il moto per la maggiore acqua che veniva spostata con movimenti laterali, ma anche forse come quella, che hanno oggi gli attuali Teleostei, dovevano avere le pinne impari degli antichi Selaci, che, come si sa dalla geologia, avevano le pinne impari molto fortemente sviluppate.

È interessante anche passare ora rapidamente in rassegna il tipo della muscolatura di questi *Scyllium*. Basta difatti asportare un lembo più o meno ampio di pelle in maniera che si scopre subito la muscolatura sottostante.

I muscoli della parete del corpo sono divisi in segmenti aderenti lo uno all'altro: i miomeri o somiti muscolari separati da lamine di tessuto congiuntivo, i miocommi. I miomeri possono rassomigliarsi alla figura della lettera greca Σ (sigma), che meccanicamente è una configurazione la più importante e la più economica, che possa immaginarsi.

Con questa forma a Σ di tali miomeri sono possibili i movimenti in tutti i sensi e, come ho detto già, nella maniera la più economica. Questa disposizione segmentaria di muscoli così caratteristici nello *Scyllium* è la base di quella disposizione segmentaria che è una caratteristica di tutti i vertebrati.

La colonna vertebrale è flessa da un sistema di muscoli laterali. È difficile seguire la disposizione di questi muscoli dato il gran numero delle involuzioni che fanno e delle loro inserzioni tendinee.

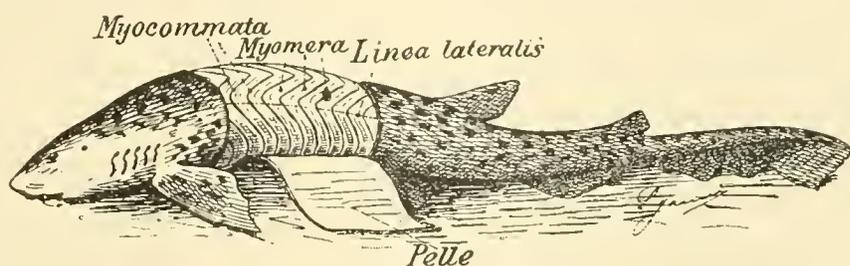


Fig. Z.

(da JAMMES, l. c., p. 341 fig. 199.) Uno *Scyllium catulus* al quale è stato disseccato un lembo di pelle per mettere allo scoperto la muscolatura sottostante. Riduzione a $\frac{1}{6}$ del normale. I segmenti muscolari o miomeri sono separati da tramezzi di connettivo detti *miocommi*.

GEGENBAUR e J. MÜLLER ne danno un'idea troppo generale. Caratteristica è la parte posteriore dello *Scyllium* dietro gli organi di accoppiamento e che forma come una specie di cono lenticolare. Caratteristica è specialmente in questo punto la forma dei miomeri che colle loro inserzioni tendinee prendono la forma di un Σ con le branche molto aperte verso l'alto e delle quali più sopra abbiamo parlato. Le branche mediane del Σ convergono verso la testa, ed ugualmente converge verso la testa la superiore con la sua simmetrica e lo stesso fa la inferiore; invece le punte intermedie posteriori di questo Σ sono rivolte all'indietro. Questa forma a Σ dei miomeri varia nei vari pesci, però è caratteristica costante di questi animali come pure è costante la convessità in avanti delle branche mediane. È una fatalità geometrica e meccanica di raccordo o piegamento dei solidi. Così un piano si piega seguendo una retta, un cilindro costantemente secondo un'ellissi, un cono secondo una curva a convessità rivolta verso il basso (come le inserzioni tendinee), una superficie curva secondo una sinnosa (sinusoide dell'ala della cicala). Se dunque si vuole facilitare la flessione o la curva di uno di questi corpi, si devono innanzi tutto stabilire dei centri di flessione, dei setti conformi a queste linee di piegamento. La regione posteriore del corpo

dei pesci è una specie di cono destinato a muoversi, a scivolare dall'alto in basso e soprattutto da destra a sinistra; la forma dei segmenti trasversali è in rapporto intimo con la forma del cono, il senso e la direzione dei piegamenti. Si è nettamente convinti di questo rapporto osservando le linee di rottura o di flessione delle superfici piane, cilindriche, coniche, ecc. . . . I Selaci come vedremo poi appresso col loro corpo lungo e flessibile hanno dei movimenti ondulatori paragonabili a quelli dei ciclostomi (e sino ad un certo punto dell'anguilla). In base anche alla maniera del movimento si avvicinano questi pesci alle forme più antiche. Ne risulta ad ogni modo che i muscoli metameric dell'asse del corpo sono gli organi principali della locomozione. Contemporaneamente alcune volte delle porzioni di questi muscoli si specializzano in membra e divengono del tutto indipendenti (pinne).

Questa nuova muscolatura delle membra è poco sviluppata nei Selaci e nei pesci in genere. Ma, a misura che ci eleviamo nella serie dei vertebrati, la funzione locomotrice passa a poco a poco dal tronco alle membra. Ne risulta quindi, data l'inerzia e l'attività corrispondente, una diminuzione progressiva dei muscoli del tronco a profitto dei muscoli delle membra. Questi ultimi diventano assolutamente preponderanti negli animali superiori. Vediamo ora di vedere partitamente la funzionalità di queste pinne, studiata da me, secondo i metodi dei quali sopra ho tenuto parola.

Pinne impari. In vari *Scyllium* ho tagliato successivamente tutte le pinne impari (dorsale, adiposa, caudale, anale) lasciando integre quelle pari, ebbene non ho notato mai nel moto nulla di anormale; si è compiuto sempre, come se allo *Scyllium* non fosse stata fatta la minima lesione. Però, per quanto riguarda la pinna caudale, debbo notare, che il moto è molto rallentato, più lento in mancanza di questa, e si comprende bene, perchè è minore la quantità dell'acqua, che si oppone alla resistenza della pinna caudale, che è ridotta a nulla. Meno acqua prende e meno sforzo può fare per procedere in avanti. Per quanto riguarda l'importanza della pinne caudale e della coda negli *Scyllium* ho potuto seguire alcuni animali (*catulus*) che un ricercatore inglese (FRY) adoperava per altri scopi (ricerche sul sangue) e che richiedevano il taglio della coda sin quasi talvolta nelle vicinanze dell'orificio ano-uro-genitale. Ebbene i moti degli *Scyllium* diventano sempre più lenti e quasi nulli (l'animale rimane quasi sempre riposato sul fondo del bacino) mano mano che i tagli della coda procedono verso l'orificio ano-uro-geni-

tale. Appena eseguiti questi tagli l'animale nuota abbastanza, più o meno forte per un certo tempo, per lo stimolo che fa l'acqua di mare sulla ferita, poi cala al fondo e non si muove assolutamente più. Solo quando venga fortemente stimolato, con colpi energici del suo torso risale un pò alla superficie, per poi ricalare subito al fondo. Si vede manifestamente da queste esperienze la grande importanza che ha in questi animali più che in tutti gli altri la pinna impari caudale e la coda. Uguali risultati si ottennero facendo le iniezioni di cocaina alla base delle varie pinne.

Pinne pari. Tagliate le pinne addominali o ventrali lo *Scyllium*, che ha subita questa asportazione, nuota come uno assolutamente normale e questo si comprende bene, dato lo stato leggermente atrofico di queste pinne. Tagliate le pinne pettorali lo *Scyllium* si muove ancora abbastanza bene, solo non è tanto pronto nei movimenti a destra o a sinistra, quando venga stimolato, ad andare cioè nell'uno o nell'altro senso. Tagliata una sola delle pettorali tende a fare qualche leggero movimento di maneggio verso il lato dove è stata tagliata la pinna pettorale, ma con un energico colpo di coda torna di nuovo a rinuotare normalmente. Si vede questa deficienza, specialmente quando i movimenti sono molto forti, e l'animale va piuttosto velocemente. Gli stessi risultati si ottennero quando invece del taglio si faceva l'iniezione di qualche goccia della soluzione di cocaina 2% alla base di queste pinne. Ho voluto anche provare su qualche *Scyllium* di tagliare completamente tutte le pinne, lasciando solo in situ la caudale. Ebbene un tale animale non fa più molti movimenti, persino nella notte, quando è il loro maggiore periodo di attività. I movimenti poi sono quasi nulli, quando sono tagliate tutte le pinne compresa la caudale. Allora lo *Scyllium*, stimolato, o qualche rara volta spontaneamente, fa qualche conato di movimento, ma durano poco, perchè manca l'organo maggiore che produce il movimento in questi animali e ricade subito sul fondo del bacino. Quale sia l'importanza della funzione della coda in questi *Scyllium* lo vedremo ora andando ad esaminare i films cinematografici. Devo far notare in ultimo un altro movimento caratteristico, che si nota da parte degli *Scyllium canicula*, specialmente di giorno. Si mettono spessissimo con il muso in un angolo delle pareti, incurvano le pinne pettorali in avanti come dovessero abbracciare qualcosa (forse per atti di fregola) e su queste incominciano a muoversi a bilanciere con molta velocità. La coda contemporaneamente va facendo dei continui movimenti serpentini che, sono tanto più forti, quanto più pigia col

muso contro il bacino (stereotropismo). Si avrebbero dunque contemporaneamente due movimenti combinati: l'uno a bilanciere delle pinne pettorali, l'altro serpentino del tronco e della coda.

Analisi dei movimenti dello *Scyllium canicula* (Tav. I. II.). Per mezzo del cinematografo io ho potuto studiare i più svariati movimenti di questo animale in tutte le direzioni. Le immagini si succedevano nel numero di circa 33 per ogni minuto secondo.

(1—1.) Movimenti di salita dal basso verso le parti più alte del bacino. Lo *Scyllium* si va ergendo con la testa verso l'alto, mentre la metà anteriore dell'animale assume una leggera forma opistotonica e le pinne pettorali, si può dire, che siano rimaste quasi immobili: si nota in queste solo un leggerissimo movimento verso l'avanti, ma è quasi impercettibile e forse è questa sensazione più dovuta all'essersi lo *Scyllium* dalla posizione trasversale, sotto la quale era veduto, girato un pochino di lato verso destra. Lo *Scyllium* prosegue sempre verso l'alto i suoi movimenti di natazione tenendo ripiegata la metà anteriore del corpo sino all'ano verso il dorso e la metà posteriore verso la parte ventrale. Le pinne pettorali si conservano pressochè immobili (Fig. 5—7). Nella figura 8 lo *Scyllium* assume poi una forma prettamente opistotonica.

Lo *Scyllium* comincia poi a fare dei tentativi per uscire dall'acqua e compie dei fortissimi movimenti di natazione. Dalla posizione, come si trova, si possono ora seguire i movimenti dal lato dorsale dell'animale. Tutte le pinne rimangono completamente immobili, ad eccezione delle pettorali che eseguono qualche leggerissimo movimento di innalzamento e di abbassamento mentre i più forti movimenti sono a carico della coda che esegue dei fortissimi movimenti a forma serpentina (Fig. 9—14). Stimolato, nella figura 14, con una bacchetta di vetro, va abbassandosi verso il fondo e si vede benissimo la forma enormemente arcuata che va assumendo, specialmente dall'ano verso la coda (Fig. 15—18): le pinne rimangono tutte assolutamente immobili. Il periodo di abbassamento però dura poco, perchè tende subito a risollevarsi alla superficie del bacino. Erige dapprima il capo (Fig. 19—21) e contemporaneamente con un energico colpo di coda comincia a fare emergere subito la testa fuori dell'acqua (Fig. 22). E da questo punto di scorgono bene di profilo molto evidentemente (Fig. 23—29) non solo i movimenti serpentini, che va facendo sempre con la coda, ma contemporaneamente anche la caratteristica posizione che assume lo *Scyllium*, leggermente concavo dal lato dorsale e leggermente convesso dal lato ventrale: assume insomma quasi la

forma di un S col centro verso la regione anale. L'azione delle pinne, anche delle pettorali, è nulla. Nella Fig. 30 comincia ad abbassarsi di nuovo, e così in questa come nella successiva Fig. 31, ha una forma quasi rettilinea: sembra che lo *Scyllium* si sia abbandonato su sè stesso immobile e non si ha cenno alcuno al movimento delle pinne. Dalla Fig. 32 cominciano i movimenti molto energici laterali della coda, mentre va sempre procedendo l'abbassamento verso il fondo del bacino. Il pesce si curva enormemente dal lato ventrale (Fig. 33—34). Assume poi una caratteristica forma ad S (Fig. 35—36) il centro della quale è la regione anale. Seguita poi a conservare più o meno questa forma ad S, da quanto almeno si può vedere dalla posizione della metà posteriore caudale, ed a muovere la coda sino alla Fig. 43. Nella Fig. 44 la coda ha riassunto di nuovo la forma rettilinea, sicchè, un movimento laterale della coda sarebbe compreso in figure 12 (Fig. 31—43). Dalla Fig. 44 alla 46 la coda comincia di nuovo a fare dei movimenti laterali. Da quanto si osserva in questo film si può concludere:

1. Lo *Scyllium* per salire dal basso in alto nel bacino assume dapprima una leggera forma opistotonica nella sua metà anteriore sino alla regione anale. Da questo punto verso la coda poi proseguendo ancora a salire in alto, invece di mantenere la coda sempre rettilinea, assume una forma leggermente arcuata in basso, che lo fa rassomigliare ad un vero S col centro nella regione anale, più o meno schiacciato a seconda che i movimenti sono energici o lenti. Le pinne rimangono immobili, ad eccezione delle pettorali, che si mostrano in leggero movimento di abbassamento e di sollevamento.

2. Per discendere poi nel fondo, prima va assumendo una forma rettilinea, e subito dopo una forma molto arcuata nel lato ventrale, specialmente verso la coda. Le pinne non si muovono affatto. Nel primo movimento sembra che lo *Scyllium* si abbandoni su sè stesso, perchè assume la forma rettilinea, ma poi si curva immediatamente e prende poi una forma ad S.

3. Un movimento laterale della coda ha la durata di 12 figure; sapendo che per ogni 1" si susseguono 33 figure avanti l'obbiettivo, abbiamo così un tempo di circa $\frac{7}{10}$ di 1". E' un fatto, che ho confermato anche in altro film (3 A): al massimo dunque un movimento completo della coda comprende 12—13 figure e non più.

(2—2.) Lo *Scyllium* nuota in linea orizzontale (Fig. 1—4) e non si nota deformazione alcuna almeno nella metà anteriore del corpo, che rimane visibile nel film. Però nella Fig. 5 comincia ad elevare la

metà anteriore del corpo, mentre la posteriore (almeno l'inizio che si vede) si curva verso il lato ventrale. L'opistotono diviene sempre più forte nelle figure successive, sinchè (Fig. 10), messa la testa fuori del bacino, comincia a nuotare regolarmente assumendo la caratteristica forma ad S (Fig. 11—14).

Nessuna variazione si nota a carico delle pinne. Alla Fig. 17 comincia a fare un movimento verso destra che dura fino alla Fig. 40. Si ha una forte torsione (pleurotono) della metà destra dello *Scyllium*, e contemporaneamente si ha, verso la Fig. 24—29, un curvamento in basso delle pinne pettorali e tutte le altre pinne rimangono assolutamente immobili. Completato il movimento di maneggio verso destra nuota orizzontalmente, però per breve tempo (Fig. 41—42), perchè nella Fig. 43 comincia ad entrare in leggero opistotono per risalire in alto, mette il muso fuori del bacino e va dando energici colpi di coda laterali e che si seguono bene sino alla Fig. 55. Per salire in alto le pinne pettorali eseguono leggeri movimenti di innalzamento e di abbassamento.

(3—3.) Dal fondo del bacino, dove si trova, va risalendo mano mano su in alto. Dapprima (Fig. 1) la testa è in posizione quasi rettilinea, poi la parte anteriore del corpo si va piegando assumendo una forma leggermente opistotonica, che va mano mano raggiungendo il suo massimo dalla Fig. 2 alle 3 e 4, e tale quasi si mantiene sino alla fine del film (Fig. 13). Tutte le pinne sono rimaste immobili meno le pettorali, che hanno compiuto un leggero movimento di abbassamento. La coda è rimasta fuori della pellicola, e non si vede la sua parte estrema.

Da questo film si conclude, che lo *Scyllium* per salire dall'alto in basso entra in opistotono nella metà anteriore del corpo, dà dei fortissimi ed energici colpi con la metà posteriore del corpo, muove leggermente dall'alto in basso le pinne pettorali.

(3A—3B.) Movimento di natazione verso un lato (sinistro) (Fig. 1—17). Lo *Scyllium* è già ricurvo nel lato sinistro, la testa è in alto e la coda in giù molto in basso, però mano mano questa si va sollevando per mettersi quasi al livello della testa. Le pinne non prendono parte alcuna a questo movimento.

(4—4.) Movimento di abbassamento e di natazione in linea obliqua. Lo *Scyllium* va abbassandosi dalla superficie del bacino, dove si trova, e conservando sempre la caratteristica forma curvata verso il lato ventrale (emprostotono) (Fig. 1—8). Però dalla Fig. 9 si mette in senso obliquo e va così nuotando lungo il bacino: si può

dire, che sia il nuoto normale che fa continuamente e che non consiste che in energici colpi di coda laterali senza alcuna compartecipazione delle pinne. Un colpo di coda è compreso in circa 8 figure, ossia ha avuto la durata di $\frac{1}{4}$ di 1": ha nuotato più celeremente.

(5—5.) Dalla superficie del bacino dove si trova va scendendo al fondo. Dalla forma rettilinea che aveva sino da principio (Fig. 1—3), dalla Fig. 4 va assumendo una forma nettamente concava dal lato ventrale che raggiunge il suo massimo nelle Figg. 6—8. Mano mano che si va accostando al fondo del bacino, assume di nuovo una forma rettilinea, anche prima di adagiarsi completamente con tutto il ventre sul fondo del bacino (Fig. 16) sul quale poi va a riposare completamente (Fig. 19—21). La coda contemporaneamente compie i suoi soliti movimenti laterali, le pinne sono senza effetto alcuno, meno le pettorali che compiono qualche leggero movimento dall'alto in basso. Dunque concludendo per scendere dall'alto in basso la forza non viene fatta dalle pinne ma dalla metà anteriore del corpo, che per vincere meglio la resistenza dell'acqua, che ha davanti, si curva. Le pinne, si può dire, che non abbiano proprio effetto alcuno.

(6—6.) Colla testa fuori del bacino va poi abbassandosi nell'acqua (Fig. 1—9). Va sempre scendendo nell'interno del bacino assumendo sempre più una forma ricurva abbastanza dal lato ventrale. Le pinne non prendono parte alcuna a questo movimento. Però (Fig. 10) a questo punto solleva il capo e comincia a risalire di nuovo alla superficie. Assume allora (Fig. 10—13) la caratteristica figura ad S, ossia colla metà anteriore è rivolto verso l'alto in opistotono, colla metà posteriore è concavo sul lato ventrale. Seguita così a nuotare colla punta della testa sporgente dall'acqua dando dei colpi energici colla coda; di quando in quando riassume la figura ad S (Fig. 16—18). Spesso quando la coda dà un colpo lateralmente, sembra che lo *Scyllium* (Fig. 19—21) sia in completo opistotono. Volendo misurare quanto dura un colpo di coda (Fig. 11—18) si vedono le due figure nelle quali la coda rimane completamente tesa in linea retta. Ha la durata, come ben si vede, di 8 figure, sapendo che se ne succedono 33 in 1", si conclude, che ogni colpo ha la durata di $\frac{1}{4}$ di 1". —

Metodi di ricerca per lo studio del sistema nervoso centrale dello *Scyllium*. — Ora, dopo avere bene individualizzato anatomicamente e fisiologicamente in rapporto anche agli altri vertebrati, il cervello dello *Scyllium* ed avere studiato partitamente ogni movimento di questo animale con vari mezzi di ricerca, parliamo brevemente dei metodi seguiti per lo studio delle varie parti del cervello.

1. Metodo degli alcaloidi. Con una siringa di PRAVAZ iniettavo nelle varie parti del cervello, conoscendone la topografia dall'esterno, delle gocce di soluzione al 2% in acqua di mare, colorita con violetto di metile (per vedere dove cadeva l'iniezione), di curaro, di cloridato di morfina, di cloridato di chinina e di cloridato di cocaina.

2. Metodo del taglio. Con un bisturi molto tagliente, conoscendo dall'esterno i rapporti delle regioni cerebrali, si affondava questo nella capsula cerebrale e così venivano bene ad essere limitate le varie parti.

3. Metodo delle eccitazioni elettriche. Scoperta la capsula cranica, si eccitavano le varie parti del cervello dell'animale. Alle eccitazioni delle varie parti del cervello seguivano naturalmente delle reazioni motorie che venivano riprese sopra la carta affumicata. Parleremo dettagliatamente dei metodi da noi seguiti per questa serie di ricerche nel capitolo appunto dove ci intratterremo sui risultati ottenuti con questo mezzo di investigazione. Nei due primi metodi si metteva una cannula di vetro nella bocca dello *Scyllium* traverso la quale correva continuamente acqua di mare, affinché la respirazione fosse resa possibile e rimanesse normale.

A. Esperienze eseguite con iniezioni di alcaloidi nelle varie regioni del sistema nervoso centrale.

Messo l'animale (queste esperienze furono tutte fatte sopra esemplari di *Scyllium canicula*) fuori dell'acqua, determinata rapidamente, coi dati ai quali sopra ho accennato, la regione cerebrale che si voleva aggredire coll'alcaloide, si passava traverso la pelle e la capsula cranica cartilaginea l'ago di una siringa di PRAVAZ. Appena stabilito, che si poteva essere sul punto (ciò che si acquistò con grande facilità, dopo qualche esperienza eseguita) del cervello, che doveva essere colpito, si iniettava qualche goccia della soluzione, si ritirava rapidamente la siringa: data la piccolezza del foro praticato dall'ago non si aveva affatto fuoruscita di liquido, e si metteva quindi lo *Scyllium* nel bacino e si osservavano attentamente i movimenti che andava facendo. Qui riporto brevemente solo i protocolli delle esperienze più caratteristiche, nelle quali insomma l'iniezione degli alcaloidi cadde in un punto bene determinato del sistema nervoso centrale e i fenomeni motori presentati consecutivamente furono quindi molto netti e precisi.

Scyllium canicula 14./8. 1907, ore 14.— Iniezione di $\frac{1}{5}$ di c. c. di soluzione di cocaina nel lobo destro del Mesencephalon: si abbassa l'ago piano piano in modo che l'iniezione possa prendere anche e interessare la base di questo (Hypencephalon).

ore 14,2 — appena messo nel bacino, va facendo continui movimenti di maneggio verso sinistra, tanto forti che l'estremo cefalico viene a toccare quasi la coda.

ore 14,7 — seguitano sempre durante questo frattempo i soliti movimenti di maneggio verso sinistra specialmente quando lo *Scyllium* venga stimolato. Spesso rimane sul fondo del bacino immobile in leggero pleurotono sinistro.

ore 14,20 — mano mano va riprendendo a nuotare normalmente; anche che venga stimolato i movimenti di maneggio verso sinistra vanno mano mano scomparendo, sinchè va nuotando come uno *Scyllium* normale, dal quale non si distingue assolutamente. Durante questo frattempo si è messo per qualche minuto anche col ventre in alto, facendo, anche in questo stato, dei movimenti di maneggio verso sinistra.

ore 14,30 — nuotando sempre normalmente, si sacrifica l'animale, e si vede, che l'iniezione ha interessato tutto il lobo destro del Mesencephalon e dell' Hypencephalon. — Iniezioni di cocaina fatte in ambedue i lobi del Mesencephalon, portano alla assoluta immobilità degli *Scyllium*: almeno, per tutto il tempo che durava l'azione del farmaco, questi restavano sempre fermi sul fondo incapaci di fare il minimo movimento. Mano mano che passava l'azione della cocaina, cominciavano a fare qualche movimento regolare e poi nuotavano normalmente.

Iniezioni di cocaina eseguite sia omolateralmente come bilateralmente nel Telencephalon, nel Bulbus Olfactorius, e nelle Capsule nasali non avevano influenza alcuna sopra i movimenti eseguiti dall'animale. Iniezioni fatte invece nel Myelencephalon portavano costantemente alla morte degli *Scyllium*, perchè interessavano le radici del IX e X paio, che, come si sa, innervano le branchie.

Per ora mi son limitato a riportare, come farò anche poi appresso, le osservazioni da me notate dopo le varie iniezioni e dopo le varie lesioni. Nel capitolo finale riurrò insieme queste osservazioni fatte, per venire poi alle conclusioni e ciò per brevità, altrimenti, alla fine di ogni capitolo, dovrei aver messe quelle stesse conclusioni, che poi avrei dovuto sempre ripetere. Così pure ora, non mi occupo di parlare dei fenomeni presentati dagli animali, che oltre aver subito l'iniezione di cocaina nei centri nervosi, ebbero anche il taglio trasverso del midollo. Terrò conto di questi risultati quando parlerò della fisiologia del midollo spinale e riurrò tutte le altre esperienze fatte in questa parte del sistema nervoso centrale.

Scyllium canicula 14./8. 1907, ore 10,5. — Iniezione di un quarto

di c. c. di una soluzione di cocaina nel Metencephalon-Cerebellum. — Appena fatta l'iniezione si rimette l'animale nell'acqua e va subito nuotando normalmente lungo il bacino.

ore 10,10 — cade col dorso sul fondo del bacino.

ore 10,22 — sta sempre sul fondo del bacino col ventre in alto e facendo dei tentativi di movimento colla coda oppure laterali di tutto l'animale.

ore 10,33 — è da vario tempo poggiato sul lato destro, si muove di quando in quando dando dei colpi energici colla coda ed apre di molto e sempre ritmicamente la bocca (atti respiratori normali).

ore 10,43 — comincia ad alzarsi dal fondo del bacino ed a nuotare sempre col ventre in alto.

ore 10,55 — lo *Scyllium* è fortemente dispnoico, ho contato in media 104 respirazioni al minuto, apre e chiude continuamente la bocca, comincia a mettersi in posizione normale ed a compiere qualche tentativo di nuoto lungo il bacino.

ore 11,7 — nuota abbastanza bene, però quasi sempre rimane col muso contro una delle pareti del bacino ed è sempre molto dispnoico.

ore 11,50 — nuota quasi del tutto normalmente.

ore 13,35 — nuota come un animale normale, conserva sempre un colorito un poco pallido ed è leggermente dispnoico.

Rimane in tale stato sino alle ore 15,30 in cui si uccide e si procede alla sezione. L'iniezione ha interessato completamente il Metencephalon e il Cerebellum.

Scyllium canicula ♂ 15./8. 1907. — Iniezione di $\frac{1}{4}$ di c. c. di soluzione di cocaina nel Diencephalon.

ore 9,35 — si pratica l'iniezione.

ore 9,37 — sta col ventre in alto e va continuamente nuotando; quando batte contro una parete col muso, lì si ferma facendo dei continui movimenti colla coda.

ora 9,40 — è immobile al fondo del bacino col ventre in alto ed ha quasi sospeso di respirare, ha preso un colore molto pallido.

ore 9,49 — il colore è diventato più scuro e sta col ventre in alto facendo dei continui movimenti di natazione.

ore 10,6 — tenta di ritornare nella posizione normale ma non può farlo completamente, perchè rimane poggiato sul lato sinistro. Il numero delle respirazioni è di 64 al 1'.

ore 10,40 — è poggiato col ventre normalmente sul fondo; quando venga stimolato, nuota normalmente, ma però per breve

tempo, perchè ricade quasi subito al fondo del bacino e lì rimane sino a che non venga di nuovo stimolato. Le respirazioni sono 88 al 1'.

ore 11,10 — va nuotando quasi normalmente, però spesso va in un angolo del bacino e lì rimane col muso contro questo e colle pinne pettorali curvate in modo che tengono sospesa la metà anteriore dell'animale.

ore 13 — i movimenti di natazione si compiono quasi normalmente però con lunghi intervalli di riposo. Le respirazioni sono salite a 98 il 1'.

ore 13,5 — si fa un taglio trasverso del midollo spinale poco al di sotto del Myelencephalon. Appena venga messo l'animale nell'acqua nuota come uno normale. Alla sezione eseguita alle ore 15,40 si vede che l'iniezione ha preso completamente il Diencephalon e il midollo è stato tagliato 4 cm. al di sotto dell'uscita del vago.

Scyllium canicula ♂ 15./8. 1907. — Iniezione di un quarto di c. c. della soluzione di curaro nel Mesencephalon.

ore 10,17 — si pratica l'iniezione; appena si rimette nel bacino, l'animale è in preda ad una forte eccitazione e va facendo continui movimenti di maneggio verso sinistra: la testa si ripiega talmente sul ventre, che insieme alla coda vengono quasi a simboleggiare la testa di un pastorale.

ore 10,22 — sta al fondo del bacino col ventre in aria e facendo continui movimenti di maneggio verso sinistra: appena venga toccato con una bacchetta i movimenti di maneggio divengono fortissimi e continui, ciò che sta a dinotarci una forte esagerazione dei riflessi.

ore 10,26 — sta col ventre posato sul bacino e si notano bene di quando in quando delle contratture abbastanza manifeste sul dorso.

ore 10,33 — nuota normalmente, però presenta di quando in quando delle contratture lungo tutto il corpo e batte con facilità contro le pareti del bacino.

ore 11 — da circa 10 minuti sta sul fondo del bacino e va facendo dei continui movimenti di maneggio verso destra.

ore 11,7 — ha smesso di fare i continui movimenti verso destra, nuota abbastanza normalmente e va vomitando una sostanza oleosa, sicuramente dei residui di cibo (sardine).

ore 11,50 — da circa 30 minuti sta col ventre in alto facendo dei continui movimenti di maneggio verso sinistra.

Sino alle ore 15,30, quando cioè viene ad essere sacrificato, ha presentato alternativamente delle scosse in tutto il corpo, spesso si è rivoltato col ventre in alto e rimane così per lungo tempo o immobile oppure eseguendo dei movimenti di maneggio verso sinistra, movimenti però che vengono ad essere eseguiti anche quando l'animale rimane col ventre poggiato sul fondo del bacino. Il numero delle respirazioni è stato quasi costantemente di 80, quindi è stato sempre leggermente dispnoico.

Alla sezione si riscontra che l'iniezione ha interessato completamente il Mesencephalon e il Metencephalon col Cerebellum.

Scyllium canicula ♀, 16./8. 1907. — Iniezione di un quarto di c. c. di soluzione di curaro nella regione situata fra il Telencephalon e il Diencephalon.

ore 9,41 — viene eseguita l'iniezione e mentre si sta facendo, scuote fortemente la testa; appena si pone nel bacino scende piano piano al fondo e lì rimane col ventre poggiato sopra.

ore 9,46 — comincia a stare in preda ad una forte eccitazione e presenta dei forti movimenti di maneggio verso sinistra; di quando in quando ha anche qualche forte scossa.

ore 9,47 — i movimenti di maneggio vengono esclusivamente eseguiti verso destra e vengono eseguiti entro così piccolo cerchio, che l'animale ha preso la vera forma di un pastorale e va così nuotando senza tregua pel bacino sia col ventre in basso come anche rivolto in alto.

ore 9,50 — seguitano sempre i soliti movimenti di maneggio verso destra, talvolta entra anche in opistotono, ha delle scosse e spessissimo sta col ventre in alto; qualche volta sta colla testa curvata verso destra e colla coda curvata verso sinistra, in modo che viene a prendere una vera e propria forma di S.

ore 9,57 — ha continue scosse, presenta sempre movimenti di maneggio verso destra, sta col ventre in alto, colla bocca costantemente aperta, ciò che dinota che i muscoli di questa si trovano in forte contrazione tonica.

ore 10,2 — sempre col ventre in alto si iniziano dei movimenti di maneggio verso sinistra, ha continue scosse; appena venga leggermente toccato con una bacchetta esegue subito dei movimenti di maneggio molto forti, oppure insorgono delle scosse, ciò che sta a dinotarci che i riflessi sono enormemente esagerati. La pupilla è molto aperta.

ore 10,7 — sta col ventre rivolto a terra; di quando in quando

ha delle scosse e compie di nuovo movimenti continui di maneggio verso destra.

ore 10,8 — ritorna di nuovo col ventre in alto e la pupilla rimane costantemente dilatata.

ore 10,40 — sta sempre col dorso al suolo e di quando in quando si scuote. Sino alle ore 11,5, quando è morto, è rimasto sempre col dorso poggiato sul suolo, colla bocca enormemente dilatata, la pupilla ristretta, quasi sempre immobile, la respirazione è andata di mano mano annientandosi. Alla sezione si riscontra, che l'iniezione ha interessato il Telencephalon nella sua parte distale e il Diencephalon nella sua parte proximale.

Scyllium canicula ♀, N. 5, 20./8. 1907. — Iniezione di un quarto di c. c. di soluzione di curaro nel Mesencephalon.

ore 8,30 — si eseguisce l'iniezione; quando venga messo nel bacino presenta subito qualche piccola scossa, sta quasi perpendicolare poggiato contro una parete del bacino nuotando normalmente, però con una respirazione molto affrettata.

ore 8,35 — ha delle contrazioni cloniche in tutto il corpo, che durano solo 1'—2' per dar luogo a periodi di riposo della stessa durata. Talvolta alle scosse si unisce anche pleurotono a sinistra.

ore 8,40 — sta fermo al fondo del bacino, poi dà una forte scossa e si muove con movimenti molto energici di maneggio a destra o a sinistra, nuota molto veloce qua e là senza direzione alcuna, come fosse mosso da una forza interna: appena tocca contro una parete del bacino dà una scossa fortissima, ciò che sta a dinotare che i riflessi sono molto esagerati.

ore 8,47 — sta al fondo del bacino col ventre rivolto verso l'alto e fa continui movimenti di maneggio verso sinistra: talvolta, sempre col ventre in alto è poggiato ad una delle pareti del bacino, rimanendo come esame, oppure dando di quando delle scosse cloniche: i due periodi di attività e di riposo si vanno continuamente succedendo.

ore 8,45 — sta sempre col ventre in alto, talvolta però si riposa in posizione normale e allora non differisce da uno *Scyllium* normale. Dà spesso delle scosse ed in questo caso si solleva di molto dal fondo del bacino; talvolta in questo frattempo prende anche una forma ad S, spesso ha movimenti di maneggio da ambedue i lati, più però a destra.

ore 8,54 — le scosse ci sono sempre, ma sono diventate più rare, le respirazioni sono rarissime e si sospendono, quando venga

urtato da un altro pesce che era nel bacino, in questo caso risponde talvolta anche con una scossa.

ore 9,4 — sta al fondo del bacino col ventre in posizione normale, le rare scosse che si succedono sono di ordine tonico e clonico.

ore 9,6 — è in forte opistotono, non respira che molto raramente ed ha qualche rara scossa ogni 5'—6'.

ore 9,15 — ha seguitato cogli stessi sintomi sino alla morte che avviene a quest'ora. Alla sezione si riscontra che l'iniezione ha completamente interessato il Mesencephalon e la sua parte più profonda ossia l'Hypencephalon.

Scyllium canicula ♂, 20./8. 1907. — Iniezione di $\frac{1}{5}$ di c. c. di soluzione di idroclorato di chinina nel Mesencephalon.

ore 8,51 — si pratica l'iniezione.

ore 8,52 — va al fondo del bacino, poi si rialza di nuovo, poi ricade con respirazione affrettata. R. 80.

ore 8,57 — è in forte agitazione, perchè nuota di quà e di là, ricade al fondo del bacino, cambia di colore, la respirazione è sempre molto affrettata. Quando batte col muso contro il bacino non ha delle scosse tanto forti, come quando venga ad essere urtato da qualche altro *Scyllium*. Talvolta nuota in posizione verticale contro una delle pareti non certo con forte agitazione; però di quando in quando ha delle scosse cloniche.

ore 9,5 — ha poca forza al nuoto, sorge di quando in quando per nuotare quà e là, ma si stanca subito e ricade al fondo del bacino talvolta col ventre in alto, le scosse sono molto rare. Gli atti respiratori sono 86 al 1'.

ore 9,10 — è preso da forte eccitazione per circa 2', va tentando di uscire dal bacino, ricade poi al fondo col ventre in alto.

ore 10,5 — nuota ed è in condizioni quasi del tutto normali, però ricade quasi subito al fondo del bacino. R. 100.

ore 11,20 — ha perduto quasi il colore normale, è divenuto molto bianco, nuota però normalmente e reagisce molto poco a tutti gli stimoli.

ore 14 — si è mantenuto sempre nelle stesse condizioni anzi forse è divenuto più bianco. Si fa il taglio trasverso del midollo spinale al disotto del midollo cefalico. Appena è eseguito il taglio e rimesso lo *Scyllium* nell'acqua, nuota subito molto bene, poi cade al fondo del bacino col ventre in aria.

ore 14,30 — è incapace assolutamente di muoversi, sta col ventre rivolto in alto; stimolato si mette in posizione normale sul fondo

del bacino e nuota normalmente per molto tempo quasi strisciando su questo.

ore 16 — sta col ventre in alto; stimolato si mette in posizione normale e nuota anche normalmente.

21./8. 1907, ore 8,45 — si ritrova col ventre in alto; quando venga stimolato reagisce e comincia a nuotare in posizione normale.

ore 9,51 — l'animale sta sempre al fondo del bacino o col ventre in alto o poggiato sul lato sinistro. Di quando in quando dà qualche scossa e tenta di muoversi, rimesso in posizione normale ricade sempre o col ventre in alto o lateralmente a sinistra. La parte posteriore al taglio viene ad essere mossa normalmente, mentre la parte anteriore no, specialmente le pinne pettorali.

ore 18 — è stato ritrovato morto. Alla sezione si vede che l'iniezione ha interessato il tetto del Mesencephalon, l'ago della siringa si conficcò specialmente a destra. Il midollo spinale è stato tagliato proprio al disotto del midollo cefalico.

Per quanto riguarda dunque l'azione di questi veleni (curaro, chinina, morfina) hanno tutti dimostrato iniettati nelle varie parti del cervello dello *Scyllium* quella stessa azione da me riscontrata negli animali inferiori (*Ciona*) e negli animali superiori (cani, gatti) quando vengano iniettati, in questi nelle varie parti del cervello e nella *Ciona* nel ganglio. La cocaina ha sempre mostrato una azione anestetica, il curaro poi in senso maggiore e la chinina in senso minore una netta azione eccitante-convulsivante.

Con questi veleni si può anche arrivare a studiare bene le funzione delle varie parti del cervello oltre che l'azione generale suddetta.

Telencephalon - Bulbus olfactorius: per quanto riguarda la direzione del movimento, dopo praticate le iniezioni in tali parti, questi animali, dopo un tempo più o meno breve riacquistano completamente la direzione normale.

Diencephalon. Avrebbe influenza sulla pupilla, che diviene molto più dilatata. Si hanno movimenti (leggeri però) di maneggio da ambedue i lati, e lo *Scyllium* è incapace talvolta anche di conservare la posizione normale.

Mesencephalon, Hypencephalon. Sono le parti veramente che presiedono alla regolazione del movimento dell'animale. Nel caso si interessino i due lobi, l'animale, come nel caso della cocaina, è incapace di compiere il minimo movimento; oppure, nel caso dei veleni eccitanti, fa continui movimenti di maneggio da ambedue i

lati, rimane in forte pleurotono secondo il lato del cervello che viene leso (è sempre omolaterale alla iniezione). Spesso perdono l'equilibrio volgendo col ventre verso l'alto.

Metencephalon (cerebellum) — non sembra che abbia una spiccata funzione pel movimento dello animale, forse serve come elemento di rinforzo alla funzione del Mesencephalon.

Myelencephalon — trattato colla cocaina, come abbiamo visto, ha esplicito una funzione specialmente respiratoria, perciò, essendo venuti a soccombere quasi subito gli *Scyllium* iniettati in questo punto, non si sono naturalmente potute studiare le possibili alterazioni motorie, che potevano presentare. Impossibile è riuscito fare una iniezione localizzata a questo punto con i veleni eccitanti.

B. Esperienze eseguite col metodo del taglio delle varie regioni cerebrali. Ricercata col metodo sopra descritto e stabilita la topografia della regione cerebrale, che doveva essere separata dal resto del cervello, si affondava nella capsula cartilaginea un coltello piccolo molto tagliante nettamente e si riusciva ad isolare quella parte del cervello che doveva essere studiata dai sintomi motori, che presentava lo *Scyllium*, data l'assenza di questa. Piuttosto che ricorrere allo scoprimento della capsula cartilaginea cerebrale ed asportare poi questa o quella parte del cervello, operazione naturalmente che dà sempre luogo ad una infiltrazione molto forte di acqua di mare traverso la ferita, anche adoperando i metodi di sutura e di chiusura (gelatina) i più perfetti, stimai meglio per me ricorrere al metodo del taglio. La lesione sui tegumenti e sulla capsula cartilaginea cerebrale è minima, data la piccolezza del coltello adoperato: difatti, compiuta la lesione, le parti lese si riavvicinano fra di loro e combaciano perfettamente ricoprendo specialmente la superficie di taglio con un leggero strato di collodion, che si applica asciugando bene il tegumento esterno.

Scyllium canicula N. 8, 23./8. 1907. — Taglio longitudinale nella parte mediana del Telencephalon.

ore 9,20 — appena eseguita l'operazione e messo nell'acqua lo *Scyllium* non nuota normalmente, ma va sempre ondeggiando facendo degli S in posizione normale o rivoltata: non segue insomma quella linea retta, elegante che fa sempre un animale normale.

ore 10 — nuota normalmente.

ore 14,10 — il nuoto è sempre normale e il pesce si muove sempre senza che venga ad essere stimolato.

ore 15,10 — l'iride è un pochino aperta e deve sicuramente avere

un po' di sensazione di luce, perchè ogni volta che io mi avvicino al bacino l'animale fugge immediatamente. R. 70.

24./8. 1907, ore 8,35 — nuota normalmente sia sponte, oppure anche quando venga stimolato.

ore 14,20 — nulla di anormale ho potuto notare riguardo al nuoto durante tutta la giornata.

25./8. 1907, ore 8,40 — sta al fondo del bacino in fortissimo pleurotono sinistro tanto che il capo è poggiato a sinistra sopra la coda. Appena venga stimolato entra in forte opistotono e va nuotando colla coda in alto, appena batte il muso contro il bacino cade al fondo di questo prendendo la solita posizione, tanto che prende l'aspetto di una vera ciambella. È tardo anche a rispondere agli stimoli, sale poco a galla e rimane quasi sempre al fondo del bacino. R. 78.

ore 9,20 — va facendo continui movimenti di maneggio verso sinistra e rimane al fondo del bacino sempre nella stessa caratteristica posizione.

ore 9,30 — l'opistotono a sinistra è sempre molto forte e sta sempre più o meno ripiegato sotto forma di anello. Quando si muove fa sempre continui movimenti di maneggio verso sinistra, quasi mai in senso orizzontale; talvolta si serve della testa come punto di appoggio per andare in avanti.

ore 10 — rimane spesso col ventre in alto facendo movimenti di maneggio da ambedue i lati, più facilmente però verso sinistra.

ore 12,10 — ha manifesto pleurotono a destra, spesso combinato con opistotono che tende un po' sempre a deviare verso destra. Stimolato fa continui movimenti di maneggio a destra; il colore è molto cambiato, perchè è divenuto molto pallido.

ore 15 — si ritrova morto. Alla sezione si riscontra che il cervello è molto spappolato. Il taglio divide sagittalmente nella sua parte mediana il Telencephalon.

Dunque il taglio longitudinale del Telencephalon e la conseguente divisione di questo in due lobi all'inizio non porta ad alcun disturbo del movimento. La dilatazione dell'iride osservata, è dovuta sicuramente ad irritazione del Diencephalon. Così anche tutti i disturbi motori osservati nei giorni seguenti sono da ascrivere alle altre parti del cervello e non al Telencephalon. Queste parti hanno subito una alterazione consecutivamente al taglio e indubbiamente hanno luogo dei fatti degenerativi. Debbo osservare però, come del

resto appare chiaramente dal protocollo della esperienza, che il moto dei primi giorni, quantunque apparentemente normale, pure non conservava quella finezza e quella precisione che solo si avvera in uno *Scyllium* normale. Dunque sino ad un certo punto il Telencephalon esplica una influenza sul moto, quantunque questa naturalmente sia molto limitata.

Scyllium canicula N. 7, 23./8. 1907. — Con un taglio trasverso si separa il Telencephalon dalle altre parti del cervello.

ore 9,10 — nuota normalmente in tutti i sensi, va ondeggiando forse un po' troppo ed i movimenti non sono più tanto eleganti come quelli di un animale normale, tenta sempre di uscire dal bacino, forse per l'azione dell'acqua di mare sulla ferita.

ore 10 — nuota normalmente.

ore 14,15 — sta al fondo del bacino; appena venga toccato con una bacchetta va nuotando continuamente abbastanza bene; quando venga stimolato forte, mette la testa fuori dell'acqua e tenta di uscire dal bacino. R. 60.

ore 17 — sta quasi sempre riposato al fondo del bacino, nuota spontaneamente ed anche se venga stimolato, però sempre normalmente.

24./8. 1907, ore 8,30 — è al fondo del bacino; stimolato nuota benissimo, esce dall'acqua quasi per metà e tenta di uscire dal bacino.

ore 14,20 — nuota normalmente sia sponte, come anche quando venga stimolato. R. 42.

25./8. 1907, ore 17,20 — va nuotando normalmente lungo il bacino senza battere quasi mai il muso contro le pareti: le pinne, la coda vengono ad essere mosse in maniera del tutto normale.

26./8. 1907, ore 8,30 — nuota normalmente, stimolato non reagisce così forte come prima, però nuota subito, ma solo guizza più lentamente.

ore 11,30 — sta al fondo del bacino nella solita posizione di riposo; stimolato si leva da quella posizione e va nuotando normalmente, però non così fortemente e velocemente come prima. R. 78.

26./8. 1907, ore 15,5 — nuota normalmente, quando venga ad essere stimolato, altrimenti rimane sempre al fondo del bacino in leggero opistotono poggiato sulle pinne pettorali col capo molto sollevato.

ore 17 — sta sempre al fondo del bacino nella solita posizione; quando venga stimolato è tardo a rispondere, ma nuota normalmente e non si distingue da un animale non operato.

27./8. 1907 — ore 9,15 — nuota normalmente evitando bene di battere col muso contro le pareti del bacino.

ore 16,20 — risponde tardo agli stimoli, però nuota normalmente: sta quasi sempre al fondo del bacino in posizione normale di riposo in leggero opistotono, come sopra ho descritto. Il colore è assolutamente normale. 28./8. 1907 — ore 9,10 — sta al fondo del bacino in posizione normale. Nuota normalmente sponte, ovvero quando venga ad essere stimolato, sempre in linea orizzontale. Tenta di uscire dal bacino mettendosi colla regione ventrale contro le pareti di questo in posizione verticale o trasversa.

29./8. 1907 — ore 9,15 — nuota come un animale normale, sta quasi sempre al fondo del bacino in posizione normale, forse però colle pinne pettorali non poggianti sul fondo del bacino ma sempre abbastanza sollevate.

ore 15 — non differisce assolutamente da un animale normale, sia per il colore, sia nel movimento che va continuamente compiendo. R. 72.

30./8. 1907 — dalle ore 8,45, alle ore 16,40, durante il qual tempo è stato tenuto in osservazione, il pesce è stato sempre in condizioni normali, sia nella posizione di riposo sia nel nuoto spontaneo, o quando veniva ad essere stimolato.

31./8. 1907 — durante tutta la giornata è stato sempre in posizione normale di riposo, nuota benissimo da tutti i lati, risponde forte agli stimoli nuotando molto energicamente non solo, ma anche tenta di uscire dal bacino; sembra che poggi un po' sul lato destro.

1./9. 1907 — si trova morto nel bacino. Alla sezione si trovano completamente spappolate le capsule nasali, e il *Bulbus olfactorius*, e il *Telencephalon*. Il resto del cervello è assolutamente normale.

Su questo *Scyllium* volli vedere, mettendo tutti i giorni due piccoli pezzi di sardina nel bacino, se era capace di mangiarle, eppure fino al giorno 31 le ha sempre mangiate, specialmente però durante il periodo notturno. Dunque il cervello anteriore, compresi quindi i lobi olfattori e le Capsule nasali, che, come abbiamo visto, sono stati trovati completamente degenerati alla sezione, non esplicano influenza alcuna sulla presa del nutrimento (anche quando siano assenti, questo viene ad essere preso ugualmente). Per quanto riguarda poi il

movimento, i movimenti di natazione si compiono, sia spontaneamente, che quando venga stimolato l'animale; si compiono è vero in condizioni normali (coda e pinne) ma i movimenti sono lenti e non così eleganti come allo stato normale. Sa evitare bene tutti gli ostacoli (sassi) sul fondo, perchè non vi batte mai contro col capo, così mai batte contro le pareti. Anche la risposta agli stimoli è tarda talvolta, ma spesso anche è molto forte, perchè, stimolato anche leggermente, tenta di uscire dal bacino facendo sporgere dall'acqua la metà anteriore del corpo. Le pinne pettorali non rimangono sempre ferme sul fondo ma assumono una forma leggermente curva, quasi toccandosi cogli estremi, con contemporaneo leggero opistotono. È capace di riposare normalmente sul fondo, come anche di stare in posizione verticale contro una delle pareti del bacino (stereotropismo).

Mustelus laevis — 29./9. 1907.

ore 10 — apertura della capsula cartilaginea e ablazione di tutto il cervello situato al davanti del Diencephalon. Appena messo nel bacino nuota come un pesce normale, dopo 2'—3' che è nell'acqua dà qualche scossone e tenta di saltare dall'acquario, poi va al fondo del bacino, batte continuamente contro le pareti, ma questo talvolta lo fa anche un animale normale, specialmente quando venga messo in un nuovo bacino.

ore 10,10 — nuota normalissimo, talvolta nuota leggermente piegato sul lato destro. Ha seguitato a comportarsi sempre ugualmente sino a che man mano ha cessato di nuotare e alle ore 11 è morto.

Alla sezione si riscontra che l'ablazione del cervello è stata completa frontalmente al Diencephalon, anzi è stata un pò lesa anche la parte anteriore di questo.

Si taglia la testa per fare esperienze sull'animale spinale. Risponde a tutti gli stimoli come quello dello *Scyllium*, resiste però solo per 10'—15' e non più. Decapitato e messo nell'acqua non era capace di nuotare. Ogni sensibilità era scomparsa molto prima che negli *Scyllium*, come vedremo poi bene in appresso, quando tratteremo degli *Scyllium* spinali.

Dunque senza il Telencephalon ed i Bulbi olfactorii il *Mustelus* è capace di compiere movimenti di natazione assolutamente normali.

Scyllium canicula N. 10, 24./8. 1907. — Taglio trasverso del cervello fra il Mesencephalon e il Metencephalon (Cervelletto).

ore 9,45 — appena eseguita l'operazione compie 7—8 movimenti

di maneggio verso destra poi va al fondo del bacino e tende a stare piegato col capo verso sinistra.

ore 9,48 — sta al fondo del bacino col ventre in alto, oppure poggiato sul lato sinistro, nuota sempre in direzione verticale dal basso in alto e viceversa assumendo una forma di S in posizione normale o rovesciata. R. 72.

ore 10 — sta col ventre in alto, stimolato si è rivoltato e sta col ventre poggiato sopra il fondo. Sta quasi sempre fermo, ma stimolato sul dorso o sulle pinne comincia a nuotare. È cambiato abbastanza di colore divenendo più pallido. R. 108.

ore 10,27 — sta col ventre in alto sul fondo del bacino; stimolato si alza, fa movimenti di maneggio verso destra, poi giace al fondo del bacino in posizione normale. Nei movimenti di maneggio che compie verso destra si muove non in un piano orizzontale, bensì in un piano trasversale in direzione verso destra. Sia che venga stimolato oppure anche normalmente è incapace a rimanere equilibrato nell'acqua, sta sempre al fondo del bacino e per fare dei movimenti di progressione striscia sempre al fondo di questo con movimenti di maneggio verso destra.

ore 11,40 — sta al fondo del bacino a forma di S rivoltato: è completamente irrigidito, muove solo l'estremo limite della coda. Talvolta, sempre rimanendo al fondo del bacino, senza mai alzarsi, fa continui movimenti di maneggio verso destra. R. 106.

ore 14,15 — compie indifferentemente movimenti di maneggio da ambedue i lati, ma specialmente verso destra. Quando sta fermo al fondo del bacino, rimane ripiegato nella stessa maniera sopra descritta, però non più così forte, perchè comincia a prendere quasi la posizione lineare normale. R. 110.

25./8. 1907 — ore 8,34 — sta al fondo del bacino con pleurototo no a destra: ha preso l'aspetto di un pastorale. Spontaneamente o anche se venga stimolato fa continui movimenti di maneggio verso destra, raramente assai a sinistra. R. 78.

ore 9,35 — nuota in linea retta, poi compie continui movimenti di maneggio verso destra, quindi compie qualche rarissimo movimento di maneggio verso sinistra, infine sempre continuamente verso destra sino a che rimane al fondo del bacino con fortissimo pleurototo no a destra, tanto che la bocca e l'estremo limite della coda quasi si toccano, da assumere la vera forma di un C.

ore 12,15 — è al fondo del bacino posato sul lato destro in

forte opistotono. In questa posizione è capace di andare continuamente nuotando.

ore 15 — sta al fondo del bacino con pleurototo a destra, stimolato fa continui movimenti di maneggio verso destra, poi rimane immobile.

ore 17,20 — nuota con maneggio verso destra.

26./8. 1907 — ore 8,30 — appena stimolato tenta di fare movimenti di maneggio verso sinistra, poi ne fa subito molti verso destra. Sta sempre in fondo al bacino con pleurototo a destra.

ore 15,30 — sta sempre nella posizione pleurototonica destra e fa sempre movimenti di maneggio da questo lato, quantunque per iniziare il nuoto faccia dapprima un leggero movimento di maneggio verso sinistra. R. 120.

ore 15 — nuota in linea trasversa sinistra e fa continui movimenti di maneggio verso destra.

ore 17 — prende spesso la forma pleurototonica destra da sembrare un C, oppure molto raramente prende la forma di un S; stimolato fa continui movimenti di maneggio verso destra.

27./8. 1907 — ore 9,15 — sta al fondo del bacino con pleurototo a destra; stimolato si muove facendo continui movimenti di maneggio verso destra.

ore 16,15 — per tutta la giornata è stato quasi sempre fermo con pleurototo a destra, nuotando ha fatto sempre movimenti di maneggio verso destra, oppure nuotava poggiando sul lato sinistro. Ha preso un colore molto chiaro.

28./8. 1907 — ore 9,5 sta in fondo al bacino con pleurototo a destra. Stimolato è molto lento a rispondere, così pure nei movimenti normali. Appena comincia a nuotare fa prima un movimento piccolissimo di maneggio a sinistra poi ne comincia a fare molti verso destra. Messo col ventre in alto prova molta difficoltà a porsi di nuovo in posizione normale. Tenta di andare contro i sassi del fondo del bacino per vedere quasi di rialzarli dal bacino e di nascondervisi. R. 96.

ore 15 — sta col ventre in aria e con pleurototo a sinistra e fa maneggio verso sinistra; toccato ritorna nella posizione normale.

29./8. 1907 — al mattino si ritrova morto con opistotono e leggero pleurototo a sinistra. Alla sezione si riscontra che il

taglio ha separato nettamente fra di loro il Mesencephalon dalla regione posteriore, il Metencephalon, forse a sinistra c'è ancora un piccolo ponte di unione dello spessore di appena 1 mm. La massa cerebrale è abbastanza spappolata, specialmente attorno al taglio praticato, sia anteriormente che posteriormente a questo.

Da questa esperienza si conclude, che interrompendo i rapporti fra Mesencephalon-Hypencephalon e il Metencephalon (rimanendo solo più un piccolo ponte di unione da un lato) si hanno movimenti continui di maneggio verso il lato completamente tagliato, pleurotono fortissimo (da assumere la forma di un C o di una testa di pastorale, oppure di una S diritta o rovesciata). Nuota in linea trasversa, quasi sempre verso il lato dove il cervello è stato completamente separato oppure anche verticalmente, di rado orizzontalmente. Stimolato compie movimenti di maneggio da ambedue i lati, ma prevalentemente verso il lato dove il taglio è stato completo.

Assume spesso una posizione col ventre in alto e ritorna con maggiore o minore difficoltà in posizione normale.

Scyllium canicula, 27./8. 1907 — con un taglio trasverso si separa il Mesencephalon-Hypencephalon dal Metencephalon.

ore 9 — rimane al fondo assolutamente immobile in opistotono non molto forte. Stimolato nuota senza direzione, batte col muso contro il bacino, fa rotazioni verso destra e cade al fondo col ventre in aria. Qualche volta nuota anche in posizione normale, ma poi poco dopo nuota col ventre rivolto verso l'alto, oppure si pone in posizione verticale opistotonica. R. 114.

ore 16,20 — durante tutta la giornata è stato nella posizione verticale poggiando colla coda sul fondo con forte opistotono e leggerissimo pleurotono a destra. Talvolta nuota colla testa in basso e col ventre in alto o lateralmente con pleurotono a sinistra in direzione orizzontale, verticale o obliqua. Il pesce è divenuto di colore più chiaro.

28./8. 1907 — ore 9 — il pesce riposa colla coda sul fondo del bacino volgendo l'apice verso destra e aderendo col ventre ad una delle pareti verticali. R. 30. Stimolato nuota sul lato sinistro e per procedere avanti dà dei colpi di coda verso il lato destro, tanto che sembra un S nuotante facendo larghi giri di maneggio verso destra: sta quasi sempre però poggiato sul lato sinistro. Resiste a nuotare anche per molto tempo e il battere che fa contro le pareti

del bacino dinota, che non ha più la cognizione di luogo, come aveva prima della operazione.

29./8. 1907 — ore 8, è morto. Alla regione si riscontra che il taglio ha separato nettamente il Mesencephalon-Hypencephalon dal Metencephalon.

Non basta dunque allo *Scyllium* per rimanere bene equilibrato l'aver il solo Metencephalon e il Myelencephalon. La mancanza della influenza delle regioni anteriori del cervello, dal Mesencephalon in avanti, è indispensabile quindi a che si abbiano movimenti normali di natazione: mancando queste parti si hanno anche quelle forme anormali (opistotono, pleurototo) che assume spesso lo *Scyllium*.

Scyllium canicula N. 12, 25./7. 1907. — Taglio trasverso del cervello fra l'estremo distale del Metencephalon-Cervelletto e la parte anteriore del Myelencephalon.

ore 9,15 — dopo eseguita l'operazione e posto nel bacino cade al fondo poggiato sul lato destro e va quindi nuotando lungo il fondo sempre poggiato su questo lato.

ore 9,20 — apre fortemente la bocca e sta sempre poggiato sul lato destro ad un angolo del bacino.

ore 9,27 — ha conati di vomito, difatti avvicina prima alla bocca due pesciolini che aveva nello stomaco, poi li inghiotte e finalmente li vomita. Va nuotando piano piano col ventre rivolto in alto.

ore 9,35 — sta sempre disteso sul fondo del bacino poggiato sul lato destro.

ore 9,51 — sta col ventre ora poggiato sul fondo del bacino ed ora rivolto in alto; nel nuotare spontaneo che va facendo, si nota, che il nuoto non è normale, perchè procede a sbalzi sia verso destra come verso sinistra.

ore 12,10 — è morto: sino alla fine ha presentato sempre gli stessi sintomi, già descritti precedentemente. Alla sezione si riscontra che il taglio ha diviso completamente il Myelencephalon dal Metencephalon-Cervelletto.

Da questa esperienza si conclude che separando il Myelencephalon dal Metencephalon lo *Scyllium* è incapace di nuotare in posizione normale e, nel caso nuota, lo fa sempre a scatti e non continuamente (mancanza di equilibrio e di coordinazione nei movimenti natatori). — Il vomito anche si presenta come altro fattore.

Scyllium canicula N. 9, 24./8. 1907. — Taglio trasverso del cervello nella regione mediana del Metencephalon-Cervelletto.

ore 9,40 — appena operato e messo nel bacino si mette subito col ventre in alto, appena stimolato ritorna in posizione normale. R. 5—6—5—8 al 1'.

ore 9,47 — sta sul fondo del bacino poggiato sul lato sinistro od anche col ventre ed in questo caso prende la posizione ad S normale oppure ad S inverso. Ha una discreta emorragia dalla ferita. Stimolato è incapace di nuotare in posizione normale, bensì sempre col ventre in alto o sul lato sinistro.

ore 9,50 — ha cambiato abbastanza di colore, di quando in quando ha apnea completa per molti minuti, batte il muso contro le pietre del fondo del bacino. Quando venga stimolato, comincia a nuotare di nuovo strisciando sul fondo del bacino, però procede a tratti fermandosi di quando in quando: dopo uno o due minuti ritorna col ventre in alto sempre sul fondo del bacino e con pleurotono sinistro.

ore 10,9 — dalla immobilità completa come si trovava, dà una scossa poi fa 5 movimenti ad S normale o ad S in posizione inversa e giace poi sul fondo del bacino con leggero pleurotono sinistro. Le branchie sono completamente aperte, immobili.

ore 10,25 — di quando in quando apnea completa, sente poco gli stimoli; dà per due o tre minuti i soliti scossoni molto forti fissando il muso contro l'angolo dell'acquario.

ore 10,47 — spesso si solleva con scosse molto brusche sia spontaneamente, come quando venga stimolato: sta a bocca aperta in apnea quasi completa, perchè solo ogni 5'—10' fa una profonda inspirazione: la pupilla è sempre completamente chiusa.

ore 11,40 — l'animale è morto. Alla sezione si riscontra che il taglio ha interessato nella regione mediana il Metencephalon-CerVELLETTA, lo ha diviso insomma trasversalmente in due parti completamente eguali. —

Da questa esperienza si conclude, che tagliando trasversalmente il Metencephalon fra il nervo VI e VII lo *Scyllium* perde l'equilibrio ed è incapace di nuotare normalmente, invece nuota di lato o col ventre in alto, non sa bene misurare la distanza, non ha cognizione esatta del nuoto, perchè batte contro le pareti del bacino continuamente. Il dare poi di quando in quando delle scosse molto forti, dinota che è stato abolito il potere regolatore dei centri nervosi anteriori al taglio. Lo *Scyllium* assume anche delle forme anormali e la respirazione viene anche ad essere molto influenzata, perchè diminuisce il numero degli atti respiratori.

Scyllium canicula 25./8. 1907. — Taglio longitudinale dell'intero cervello dal limite estremo dei bulbi olfattori sino al midollo cefalico, in modo che il cervello viene ad essere diviso in due parti uguali.

ore 9,20 — appena messo nel bacino si mette in posizione verticale e va compiendo dei continui movimenti di rotazione intorno all'asse verticale sempre verso destra.

ore 9,30 — sta sempre in posizione verticale facendo continui movimenti di rotazione verso destra e talvolta mettendosi in direzione un po' trasversale va facendo movimenti di traslazione verso destra.

ore 9,50 — ora sta al fondo del bacino col ventre in alto e talvolta anche poggiando leggermente sul lato destro, ed ora si mette in posizione verticale facendo dei continui movimenti di rotazione verso destra.

ore 12,15 — è sempre in posizione verticale facendo continui movimenti di rotazione verso il lato destro: qualche volta va anche al fondo del bacino e appena toccato il fondo ruota anche lì verso destra, poi compie un movimento di maneggio sempre dallo stesso lato, ritorna a galla sempre col ventre rivolto in alto e poi si mette in posizione orizzontale e va nuotando stando sempre continuamente un po' piegato sul lato destro.

ore 15 — va nuotando sempre continuamente in linea orizzontale e contemporaneamente va facendo continui movimenti di rotazione verso destra in modo che ne risulta un movimento elicoidale con direzione a destra. Dopo 10' cade al fondo del bacino prima in opistotono e poi in pleurototo no sul lato destro. Di quando in quando nuota facendo dei movimenti di maneggio e di rotazione verso destra.

ore 16 — sta riposato al fondo del bacino sul lato destro.
R. 82.

ore 17,30 — sta al fondo del bacino rotolandosi sul lato destro, e col ventre in aria con forte pleurototo no a destra, nuota anche in direzione orizzontale e verticale facendo sempre maneggio verso destra.

26./8. 1907. — ore 8,30 — è sempre in posizione verticale e contemporaneamente ruota verso destra: quando è al fondo del bacino sta poggiato sul lato destro. Eseguisce il nuoto in tutti i sensi: orizzontale, verticale e obliquo ruotando sempre verso

destra. Quando vuole iniziare il nuoto alza prima la coda poi fissa il muso al fondo del bacino, fa un movimento di rotazione a destra e poi nuota in tutte le direzioni anzidette.

Si sacrifica lo *Scyllium* e alla sezione si riscontra che il taglio ha separato completamente per metà il Telencephalon, il Diencephalon, da questo punto si è portato leggermente sul lato sinistro in modo che il Mesencephalon e il Metencephalon non sono stati divisi in perfetta metà, ma il taglio è passato leggermente nella metà sinistra di queste regioni cerebrali.

I movimenti di natazione: orizzontale—elicoidale—verticale—obliquo—trasverso, con contemporanee rotazioni verso il lato destro si spiegano appunto da che la metà destra dello *Scyllium* era maggiormente sotto l'influenza dei centri cerebrali della corrispondente sinistra. Lo stesso si dica della posizione pleurotonica destra, del poggiare sul lato destro nel fondo, e del nuotare anche su questo lato. Si è notato però anche opistotono e la posizione col ventre completamente in alto stando poggiato col dorso nel fondo, oppure nuotando anche lungo il bacino in questa posizione. In questo caso la funzionalità delle due metà cerebrali si equivaleva completamente. L'inizio alla natazione era anche resa molto difficile, perchè non bastava il colpo di coda, ma occorreva anche il fissamento sul fondo dell'estremo cefalico, perchè questo potesse avere luogo. E si è iniziato sempre con un movimento di rotazione verso destra per poi proseguire nelle varie posizioni sopra dette. Era la parte insomma più abbondantemente innervata che prima prendeva il comando.

Scyllium canicula 11, 26./8. 1907. — Taglio longitudinale dell'intero cervello.

ore 10,17 — sta in fondo al bacino col ventre in alto ora con opistotono ora con pleurotono a sinistra, di quando in quando fa qualche tentativo di nuoto verso destra sempre ripiegato nella solita maniera, ma di pochi centimetri, perchè ricade al fondo del bacino col ventre in alto.

ore 11,30 — giace sul lato destro al fondo del bacino, di quando in quando si rialza facendo leva col muso, fa un movimento di rotazione verso destra, nuota poi in direzione verticale, orizzontale, od obliqua, poi ricade col ventre in alto, prevalentemente sul lato destro.

ore 15,10 — giace sul lato destro al fondo in opistotono fortissimo; stimolato si muove e va nuotando sempre verso destra nel modo sopra descritto.

ore 17 — sta sempre al fondo del bacino in opistotono fortissimo: quando venga stimolato compie dei movimenti di rotazione o di maneggio verso destra e nuota, sempre poggiando a destra, in direzione orizzontale, verticale od obliqua.

ore 27./8. 1907 — ore 9,15 — giace al fondo del bacino sul lato destro in leggero opistotono, nuota sempre con rotazione a destra nella maniera descritta in direzione verticale, orizzontale od obliqua.

ore 16,25 — durante tutta la giornata è rimasto al fondo del bacino col ventre in aria in opistotono od in leggero pleurototo a sinistra. Quando nuotava in tutti i sensi, orizzontale, verticale, obliquo, lo faceva sempre con rotazione a destra.

28./8. 1907. — ore 9,10 — sta al fondo del bacino colle pinne pettorali abbassate e che quasi si toccano fra di loro, le altre pinne sono tutte normalmente distese. Stimolato nuota sempre nella maniera più volte descritta con maneggio sempre a destra in senso orizzontale, verticale ed obliquo, più specialmente però tenendo sempre la testa in basso al fondo del bacino e il ventre in alto, sempre stando in opistotono.

ore 15 — sta al fondo del bacino in forte opistotono riposato sul lato sinistro e con leggero pleurototo a destra. La pinna pettorale destra è in posizione orizzontale mentre la pettorale sinistra è in posizione leggermente obliqua addossata quasi al ventre. Stimolato, fa continui movimenti di maneggio verso destra, nuota in tutti i sensi, orizzontale, verticale, obliquo, poi ricade subito al fondo del bacino.

29./8. 1907 — ore 9 — sta poggiato sul fondo sul lato sinistro in forte opistotono. Stimolato risponde abbastanza presto con rotazione sempre verso destra e nuotando in linea orizzontale, verticale, obliqua, oppure facendo punto di appoggio colla testa rotando continuamente verso destra, sta quasi sempre riposato sul fondo; stimolato non tarda molto a salire alla superficie. R. 96.

ore 15,25 — sta al fondo del bacino o sul lato sinistro e in forte opistotono, o col ventre e allora prende la forma di un S col capo voltato verso destra. Appena stimolato comincia a nuotare in tutti i sensi.

30./8. 1907 — ore 8,45 — nuota in tutte le direzioni sempre verso destra. Talvolta sta sul fondo del bacino nella maniera

sopra descritta alle ore 15,25, oppure giace sempre sul lato destro in opistotono e leggero pleurotono a destra.

ore 16,45 — è al fondo col ventre in alto nella solita posizione opistotonica e pleurotonica a destra; le pinne pettorali sono completamente divaricate. Stimolato o no nuota sempre in tutte le direzioni con manifesta rotazione verso destra.

31./8. 1907 — sta al fondo poggiato sul lato destro nella solita posizione opisto-pleurotonica destra: così rimane quasi sempre al fondo. però risale anche nuotando in tutte le direzioni e sempre con manifesta rotazione a destra. Nel pomeriggio anche sono stati notati gli stessi fenomeni, anzi forse più pronunciati.

1./9. 1907 — osservato più volte durante la giornata si vede poggiato al fondo nella solita posizione opisto-pleurotonica destra. Normalmente o stimolato nuota in tutte le direzioni con manifesto maneggio verso destra. R. 108.

2./9. 1907 — ore 10,40 — stamane nuotava ancora nel solito modo più volte descritto e al fondo del bacino aveva sempre la stessa posizione. Ora è moribondo conservando al fondo del bacino la solita posizione opisto-pleurotonica destra. Le branchie sembra che vibrino.

ore 10,50 — è morto. Alla sezione si riscontra che il taglio longitudinale condotto sul cervello ha diviso completamente per metà il Bulbus olfactorius ed il Telencephalon, e solo la parte più superficiale della regione del Diencephalon) e della regione del Mesencephalon: il lobo sinistro della regione del Metencephalon è stato tagliato trasversalmente per metà in linea obliqua dall'avanti all'indietro.

Dunque un taglio longitudinale lungo il cervello condotto nella maniera ora indicata dà sicuramente un disturbo nell'equilibrio dello *Scyllium*, perchè giace sul fondo, o col ventre in basso, assumendo una forma di S rivoltato, o col ventre in alto, o sui due lati, specialmente però sul lato destro. Assume poi forme pleurotoniche, destra e sinistra, opistotonica; oppure le due forme combinate fra di loro specialmente verso il lato destro (opisto-pleurotono destro). Le pinne pettorali sono divaricate completamente in posizione orizzontale, spesso la pinna sinistra sta leggermente obliqua addossata alla superficie inferiore dello *Scyllium*. Riguardo alla natazione si avvera spontaneamente o anche quando venga stimolato, iniziando

il nuoto muovendo la coda e facendo leva col muso. Specialmente se venga stimolato, inizia il nuoto con un movimento di rotazione o di maneggio verso il lato destro.

È capace di nuotare in senso orizzontale, verticale od obliquo facendo contemporaneamente dei movimenti di rotazione verso il lato destro. Ed in questa maniera può stare in tutti gli strati del bacino dal basso sino su in alto. La risposta agli stimoli è quasi sempre pronta, talvolta però risponde con un certo ritardo. L'essere sempre prevalente e più valida la metà destra dello *Scyllium* dipende da che essendo stato tagliato trasversalmente quasi per metà il lobo sinistro del Metencephalon, la metà destra dell'animale si trova sotto l'influenza non solo della metà del Metencephalon, ma di parte anche del lobo sinistro. Con ciò si spiegano i movimenti sempre prevalenti di maneggio e rotazione a destra, il pleurotono destro e i movimenti di natazione che si compiono sempre in prevalenza verso il lato destro. Dunque il Cerebellum-Metencephalon ha una grande influenza nell'equilibrio. Se talvolta si equilibrano le due metà cerebrali per ragioni a noi sinora ignote, forse dipende, perchè la metà normale si abbassa funzionalmente sino a uguagliare la metà lesa, allora si ha nuoto normale, le forme opistotoniche, ecc.

Scyllium canicula N. 12, 26./8. 1907 — ore 13,30 — si procede al taglio longitudinale del cervello.

Appena posto nel bacino è in fortissima eccitazione e sta quasi sempre in posizione verticale, poi prende anche la posizione orizzontale e obliqua sempre con maneggio verso sinistra andando in tutte le parti del bacino.

13,54. R. 102 — sta quasi sempre a fior d'acqua colla pinna sinistra e parte del muso fuori con pleurotono a destra. Stimolato compie movimenti di maneggio in ambedue i sensi, va in tutte le direzioni del bacino: in senso orizzontale, verticale e obliquo, poi ritorna alla superficie e rimane nella posizione sopra descritta.

ore 17 — ho osservato di quando in quando l'animale ed ho notato, che è rimasto spesso alla superficie del bacino nella maniera suddescritta, talvolta tende a nuotare normalmente col dorso in alto ma è sempre un pò leggermente piegato sul lato destro, talvolta nuota stando poggiato sul lato sinistro, questo lo fa normalmente, oppure quando venga stimolato: il movimento di maneggio si compie da ambedue i lati; nuota in tutti i sensi: orizzontale, verticale, o anche obliquo. I

movimenti di maneggio sono prevalenti a sinistra più che a destra. R. 90.

27./8. 1907, ore 12,30 — persiste sempre il pleurotono a destra e sta quasi sempre fermo sul fondo, raramente facendo qualche movimento spontaneo. Quando venga stimolato, si muove in tutte le direzioni e lo stesso fa, quando si muove spontaneamente. Muovendosi compie qualche volta movimenti di maneggio verso sinistra. R. 100.

28./8. 1907. — Per quasi tutta la giornata giace colla coda sul fondo e col muso in alto del bacino con pleurotono a destra: nuota sempre verticalmente con movimenti di traslazione verso sinistra, quando si pone orizzontalmente giace sul lato sinistro o destro e nuota sempre verso destra: talvolta però giace orizzontalmente e nuota con rari colpi di coda e tende sempre a piegarsi sul lato sinistro.

29./8. 1907 — ore 9,25 — si trova in riposo al fondo della vasca con pleurotono a destra; nuota spontaneamente, risponde poco agli stimoli, quando risponde, nuota come un animale normale, però batte contro tutti gli ostacoli, che va incontrando.

ore 15,10 — sta al fondo del bacino in posizione normale, forse le pinne pettorali rimangono più accostate al fondo che non in un animale normale. Stimolato è tardo a rispondere, però poi nuota in direzione e posizione normale. R. 102.

30./8. 1907 — ore 8,45 — si ritrova morto con pleurotono a destra non però da molto tempo, perchè non è sopraggiunta ancora la rigidità cadaverica. Alla sezione si riscontra che il cervello, dai bulbi olfattori al midollo cefalico, è stato tagliato per metà longitudinalmente, però del Metencephalon, è stato tagliato longitudinalmente solo il tetto, il Cerebellum. Un grosso coagulo sanguigno occupa specialmente la parte destra del Mesencephalon-Hypencephalon.

Lo *Scyllium* dunque è capace di nuotare spontaneamente senza che venga ad essere stimolato e, sia sponte che dopo lo stimolo, nuota in tutte le direzioni: in senso orizzontale, verticale e obliquo col dorso in alto sempre, oppure poggiato sul lato sinistro o sul lato destro. Compie movimenti di maneggio da ambedue i lati con prevalenza però a sinistra. Presenta pleurotono destro e ciò dipende dal coagulo di sangue, che occupa il Mesencephalon a destra. Riposa completamente sul fondo facendo combaciare del tutto su questo le pinne pettorali, ciò che normalmente non avviene, perchè lo *Scyllium* rimane sempre un pò sollevato su queste pinne dal fondo.

Nuota come un animale quasi normale, però non sa evitare gli ostacoli e batte continuamente contro tutte le pareti del bacino. Dunque, anche con Myelencephalon integro, lo *Scyllium* è incapace assolutamente di eseguire normali movimenti di natazione.

Scyllium spinale.

Passiamo ora a vedere come si comporta lo *Scyllium* spinale. Vari esemplari di *Scyllium catulus* e *Scyllium canicula* furono decapitati a varie altezze del midollo: si osservavano fuori dell'acqua o nell'acqua i movimenti, che andavano facendo. Si eseguivano sul corpo delle eccitazioni meccaniche per mezzo di una pinzetta, ovvero con una bacchetta, oppure anche delle eccitazioni termiche per mezzo di un fiammifero o di una candela. Si notava esattamente sempre il luogo, dove si faceva la stimolazione, sia lungo il corpo o sulle pinne. Per amore di brevità ho riportato qui, senza ripetere sempre continuamente i vari nomi, le numerazioni delle pinne, che vado ripetendo nei protocolli delle esperienze eseguite:

Pinna 1D 1S = Pinna pettorale destra e sinistra.

Pinna 2D 2S = Pinna ventrale destra e sinistra.

Pinna 3 = Pinna dorsale.

Pinna 4 = Pinna anale.

Pinna 5 = Pinna adiposa.

Pinna 6 = Pinna caudale.

Scyllium canicula spinale 12./10. 1907 — ore 9,30 — taglio del midollo spinale a livello delle pinne pettorali. Appena messo nel bacino ricade come morto, poi dopo 1' riprende subito e comincia a respirare quasi normalmente, forse solo un po' affrettato: messo in posizione ventrale tende subito ad entrare in opistotono arcuando anche un po' le pinne pettorali tanto da formare con queste quasi un O. Stimolato sulla coda non risponde affatto allo stimolo, perchè il taglio del midollo produce uno stimolo molto più forte. Gira di quando in quando sul proprio asse in ambedue i sensi.

Si alternano dei periodi di completo riposo, durante i quali l'animale rimane col ventre addossato completamente al bacino, a questo susseguono dei periodi nei quali l'animale entra in forte opistotono.

ore 10,30 — sta poggiato sul lato destro in opistotono e con respirazione molto accelerata, rimesso sul ventre gira la testa in tutti i sensi e quantunque faccia dei conati

di progressione, pure rimane sempre allo stesso punto. Muove di quando in quando pochissimo la coda ed ha anche „Ausspeireflexe“.

ore 10,35 — fa qualche tentativo di progressione e contemporaneamente gira sempre la testa indietro, la metà posteriore del corpo sino alla coda si muove a serpentino, le pinne anteriori servono come di veri e propri arti per la progressione.

ore 11.10 — ha fatto qualche movimento, perchè lo trovo fuori posto. Stimolato da un altro pesce che era nel bacino dà una scossa e fa qualche movimento di progressione indietro o in avanti muovendosi insomma relativamente bene.

ore 14.30 — sta poggiato sul dorso, rimesso sull'addome vi giace tranquillamente, però ricade subito sul dorso.

13./10. 1907 — ore 9 — sta al fondo del bacino col ventre in aria e con pleurotono sinistro; rimesso col ventre sul fondo del bacino rimane sempre in questo stato pleurotonico. Al disotto del taglio è divenuto completamente punteggiato in rosso: tale è lo stato tonico in cui si trova che non si può assolutamente piegare. Sta colla bocca semiaperta, tanto che non si richiude completamente durante gli atti respiratori. La parte anteriore al taglio riposa sulle pinne pettorali, il capo è leggermente voltato a sinistra e la parte inferiore al taglio è piegata ad arco di cerchio, come mostra bene la fotografia annessa (Fig. A¹).

ore 11 — è morto ed ha preso la caratteristica figura di un J. L'animale è lungo 38 cm ed il taglio del midollo è stato fatto a 6 cm dall'estremo limite cefalico.



Fig. A¹.

Dunque questo *Scyllium spinale*:

1. È incapace di conservare la normale posizione di equilibrio. Rimesso in posizione verticale non tarda di mettersi di lato o sul dorso. Assume forme anormali (opistotono).

2. È capace di compiere qualche movimento di progressione aiutandosi specialmente colle pinne pettorali, che fanno ufficio di veri e propri arti e che si muovono scambievolmente. Si muove in avanti e anche in dietro. È capace di girare anche il capo indietro.

3. Stimolato meccanicamente al disotto del taglio praticato risponde con una scossa forte, perchè manca l'influenza moderatrice del cervello.

4. Va assumendo mano mano uno stato tonico fortissimo, tanto che riesce anche impossibile di poterlo piegare, ciò dipende sia dalla mancanza della influenza cerebrale, come pure anche da un forte stato di contrazione nel quale entrano i vari metameri per lo stimolo che va a questi dalla superficie di taglio spinale.

Scyllium canicula spinale 12./10. 1907 — ore 10,30 — taglio il midollo spinale molto al disotto del punto distale di inserzione delle pinne pettorali. Rimesso nel bacino tenta di nuotare, ma poi cade al fondo completamente immobile, muove di quando in quando il capo a destra e a sinistra: stimolato sul dorso a sinistra rivolge da questa parte il capo, poi lo rimette di nuovo in basso in posizione normale.

ore 11 — percosso sul dorso a sinistra rivolge il capo da questo lato, tenta di rialzarsi sulle pinne pettorali, ma non può assolutamente.

ore 11,10 — si alza sulle pinne pettorali e rivolge il capo verso sinistra, la coda è assolutamente immobile ed è incapace di compiere il minimo movimento di progressione.

ore 11,30 — è stato capace di fare qualche piccolo movimento, perchè lo trovo fuori posto: lo sorprendo mentre fa qualche piccolo movimento in avanti aiutandosi colle pinne pettorali.

ore 14,30 — sta poggiato sul lato destro, rimesso sul ventre gira la testa a destra e a sinistra e si aiuta colle pinne pettorali per procedere in avanti.

13./10. 1907 — ore 9 — giace sul lato destro, nel punto dove è stata fatta la lesione si è formata una gobba a causa della ineguale posizione nella quale si trovano i vari metameri. Rimesso sul ventre fa qualche movimento in avanti, poi ricade subito sul lato sinistro.

14./10. 1907 — ore 9 — si ritrova morto. Nel punto dove è stato fatto il taglio del midollo l'animale presenta una gobba e col capo è ripiegato verso sinistra tanto da prendere la forma di un 7.

L'animale è lungo 38 cm ed il taglio è stato fatto a 9 cm dall' estremo cefalico.

Questo *Scyllium* anche con midollo spinale tagliato è capace di fare qualche movimento di progressione, aiutandosi colle pinne pettorali. È incapace di mantenere anche sul fondo del bacino la posizione di equilibrio. La coda rimane assolutamente immobile, perciò è incapace di fare il minimo movimento di natazione.

Scyllium canicula spinale 14./10. 1907 — ore 14,15 — si fa il taglio del midollo spinale a livello dell'inserzione delle pinne pettorali. Appena messo nel bacino, va nuotando, poi si mette subito in posizione verticale ed in leggero opistotono.

ore 14,15 — va nuotando lungo il bacino in posizione verticale e sempre in leggero opistotono, nuota anche col ventre in alto alla superficie del bacino: si mette poi contro una parete del bacino e va continuamente muovendo la coda a serpentino.

ore 16,45 — R. 72. sta col ventre in alto appoggiato col dorso sul fondo: rimesso sul ventre si mette col muso contro la parete e va li continuamente muovendo la coda a serpentino, spesse volte rimane fissato con un lato contro una parete restando assolutamente immobile.

15./10. 1907. — ore 8,30 — R. 70. Durante la notte ha cambiato di posto, sta fisso contro l'angolo del bacino in leggero opistotono, colla bocca semi-aperta e di quando in quando va muovendo continuamente la coda; se sta immobile, appena viene stimolato, comincia subito a muovere la coda.

ore 16,20 — durante tutta la giornata è stato spesso col ventre in alto, ritornato spontaneamente nella posizione normale o rimesso sul ventre comincia a fare un cammino-nuoto aiutandosi colle pinne pettorali come di arti. Appena vada contro una parete o più specialmente contro un angolo del bacino va pigiando sempre contro questo angolo e più pigia e più muove la coda.

16./10. 1907. — ore 8,40 — sta col ventre in alto, rimesso in posizione normale va col muso contro la parete o contro un angolo e li agita e muove continuamente a serpentino la coda, però cade dopo poco sul lato destro e li rimane immobile.

ore 14,45 — si fa la fotografia dell'animale (fig. B¹) mentre

sta col muso contro un angolo del bacino e va continuamente scodinzolando. Riposa come si vede bene sul fondo colla bocca e colle pinne pettorali.

17.10. 1907 — ore 10,30 — sta poggiato sul lato destro ed è capace di procedere in avanti anche stando poggiato su questo lato, fa movimenti di rotazione sul proprio asse verso sinistra.

18.10. 1907. — ore 9 — è stato trovato morto poggiato sul lato sinistro completamente teso: non è ancora in rigidità. Alla



Fig. B¹.

sezione si riscontra che il taglio è stato fatto a 21 mm dal limite anteriore del midollo cefalico (Myelencephalon) al disotto dell' uscita del X.

Dunque questo *Scyllium* col midollo completamente separato dai centri superiori cerebrali è incapace di mantenere la propria posizione di equilibrio, perchè raramente riposa col ventre in basso. Dunque per il mantenimento dell' equilibrio occorrono anche i centri superiori. La forma opistotonica che assume è dovuta secondo me non al taglio del midollo, ma al taglio dei vari miomeri, che, rilasciati così, fanno assumere questa forma caratteristica allo *Scyllium*. È capace però di fare dei tentativi di nuoto, o mantenendosi in posizione orizzontale col ventre in alto oppure in posizione verticale contro una parete (la separazione del midollo non fa scomparire lo stereotropismo che è quindi una funzione del midollo stesso, come del resto lo è di tutto il sistema nervoso centrale preso in toto). È capace anche, stando in posizione normale sul fondo del bacino, di fare un cammino-nuoto aiutandosi colle pinne pettorali come di arti e colla coda. È capace però di strisciare sul fondo anche stando riposato sopra uno dei lati. Contemporaneamente è capace di fare movimenti di rotazione attorno al proprio asse verso sinistra. Io lo ho osservato poco da questo lato, ma credo che sia capace di fare questi movimenti di rotazione da ambedue i lati: mancando il midollo cefalico, è cosa molto facile, che facciano questi movimenti attorno al proprio asse. Caratteristica di questo *Scyllium* si è, che

quando andava contro una parete con un lato ovvero col muso contro un angolo (più specialmente in questo caso) compiva sempre dei movimenti continui colla coda, quasi che volesse passare il bacino. Questa era una funzione stereotropica, dovuta in parte alla mancanza del controllo cerebrale.

Scyllium canicula. 14./10. 1907 — ore 14,17 — taglio del midollo spinale al disotto delle pinne pettorali. Appena messo nel bacino nuota normalmente, poi va al fondo e si serve delle pinne pettorali come di arti e della coda per fare così una specie di movimento di progressione-natazione. Sta in forte opistotono spesso poggiato sul fondo colla metà anteriore del corpo. Cade spesso sul lato destro.

ore 14,45 — sta al fondo del bacino col dorso su questo, messo in posizione ventrale va nuotando facendo continui movimenti serpentinati colla coda, ricade subito sul lato destro tenendo le pinne anteriori accostate a semicerchio.

ore 16,45 — sta col ventre in alto, rimesso in posizione normale e stimolato fa tentativi di natazione, ma poi ricade col dorso sul fondo stando colle pinne pettorali ad arco come volesse abbracciare qualcosa.

15./10. 1907 — ore 8,30 — giace ora sul lato destro ed anche un po' col ventre in alto immobile e colle pinne nella solita posizione. Appena rimesso in posizione normale comincia subito a muoversi servendosi delle pinne pettorali come di arti e muovendo ritmicamente la coda. Nel punto della lesione midollare si è formata come una piccola gobba.

ore 16,20 — la gobba si è resa più pronunziata, sta col ventre in alto e messo sull'addome va col muso contro le pietre del bacino e li comincia a muovere la coda abbastanza ritmicamente ma per breve tempo, perchè cade subito di lato.

16./10. 1907 — ore 8,30 — sta col dorso sul fondo e col ventre completamente ripiegato ad arco di cerchio e colle pinne pettorali che combaciano fra di loro (emprostotono). Rimesso col ventre contro il bacino comincia a nuotare regolarmente, però ricade col dorso contro il suolo dopo un minuto.

ore 14,20 — si fa la fotografia (Fig. C¹) per mostrare la posizione caratteristica del cammino-nuoto per mezzo delle pinne pettorali e per mostrare la gobba fatta nel punto di taglio.

17./10. 1907 — ore 16,30 — quasi per tutta la giornata giace sul lato destro, rimesso sul ventre nuota nella maniera caratteristica

sopra descritta e cade poi sull' uno o sull' altro dei due lati col ventre completamente ricurvo.

18./10. 1907 — ore 9 — è stato trovato morto col ventre completamente ricurvo e colle pinne pettorali che si toccano completamente fra di loro. Alla sezione si riscontra che il taglio è stato fatto a 50 mm dal midollo cefalico (Myelencephalon).

Dunque anche in questo *Scyllium* col midollo spinale separato dal cervello si sono presentati gli stessi sintomi, come negli altri. Difatti ha presentato manifestamente la perdita di equilibrio (si



Fig. C¹.

mette col ventre in alto oppure giace nel fondo sopra uno dei due lati). Tenendo le pinne pettorali più o meno accostate fra di loro per gli estremi liberi, è capace di compiere, coll' aiuto anche dei movimenti serpentini della coda un cammino caratteristico di progressione-natazione. Andando contro qualche angolo o qualche pietra (stereotropismo) col muso è capace di fissarvisi e li comincia a fare continui movimenti colla coda (mancanza della influenza inibitrice cerebrale). La gobba che si è formata nel punto di taglio sul dorso: è dipendente dallo stiramento-raccorciamento e dall' allungamento dei vari miomeri, che si trovano in quel punto.

Piccolo *Scyllium catulus* 8./10. 1907 — ore 14 — ho tagliato trasversalmente il midollo spinale a livello della inserzione posteriore delle pinne pettorali; non fa movimento spontaneo colla coda, rimesso anche nell' acqua, come lo hanno fatto gli altri *Scyllium*: ha perduto molto sangue. Messo nel bacino rimane alla superficie con pleurotono a destra molto forte tanto che a destra la coda ed il muso quasi si toccano. Stimolato lungo il dorso sotto il taglio del midollo risponde fortemente ad ogni stimolo, molto più di quello che non faccia un animale normale quando venga stimolato. Ciò può dipendere o dallo stato anemico in cui si trova il midollo spinale, quindi maggior eccitabilità da parte del midollo per la grave perdita di sangue subita, oppure ciò che è più probabile tolta la influenza cerebrale il midollo spinale rimane completamente isolato e mostra tutta la sintomatologia e

fenomenologia dipendente da questo isolamento: sulla spiegazione di questi fatti ci occuperemo alla fine di questo capitolo più da vicino e partitamente.

ore 15 — sta ancora nuotando alla superficie del bacino nella stessa posizione.

ore 16,30 l'animale è calato al fondo del bacino e sta muovendo la coda poggiando il muso contro una parete. I colpi di coda sono 48 al 1' e partono sempre da sinistra verso destra.

9./10. 1907 — ore 9 — sta immobile al fondo del bacino, stimolato procede in avanti strisciando sulle pinne pettorali, procede abbastanza benino ma per brevissimo tempo; muove la coda al disotto del punto tagliato a serpentino, però non molto forte. Rimane poi al fondo del bacino prendendo la forma di un J rivoltato, ossia colla coda verso destra e colle pinne pettorali completamente divaricate.

10./10. 1907 — ore 9 — sta poggiato sul lato sinistro, va muovendo di quando in quando ritmicamente la coda, ossia questi movimenti ritmici sono alternati da altrettanti periodi di completo riposo. Aiutato a rimettersi in posizione verticale va nuotando abbastanza bene e coordinatamente quantunque rimanga molto vicino al fondo del bacino. Appena si è fermato sul fondo cominciano i soliti movimenti ritmici fortissimi della coda alternati però da periodi di assoluto riposo. È capace di andare nuotando da un punto all'altro del bacino, però quando è fermo va scuotendo continuamente la coda. Lo vedo nuotare; ebbene compie il nuoto in modo assolutamente normale, le pinne pettorali difatti si muovono in modo assolutamente regolare, la coda anche fa dei regolari movimenti serpentine ritmici in modo che procede abbastanza bene in avanti.

ore 11,40 — è morto mentre io stavo tentando di poter scrivere graficamente quei movimenti ritmici della coda. — Dopo 20—30' che era morto reagiva ancora bene agli stimoli, difatti levando alcuni spilli che erano sulla coda, la muove molto fortemente.

12,40 reagisce bene agli stimoli meccanici.

ore 13,40 — È morto completamente, perchè il midollo non reagisce più assolutamente: anche agli stimoli meccanici più forti e agli stimoli termici non si ha risposta motoria alcuna da parte dello *Scyllium*.

Questo *Scyllium*, nelle prime ore dopo eseguito il taglio del midollo, è capace di nuotare, quantunque non in perfetto equilibrio,

alla superficie del bacino, ma dopo poco tempo cade sul fondo e qui, anche non mantenendo mai la posizione di equilibrio col ventre sul fondo, va facendo i soliti movimenti di natazione-deambulazione colla coda e colle pinne pettorali. Secondo me il nuotare che fa nei primi tempi è un ricordo coordinativo, che è rimasto nel midollo spinale. È quasi l'impulso cerebrale che rimane come innicchiato nelle cellule del midollo e che è capace di farlo nuotare, quantunque però non in equilibrio, perchè naturalmente col taglio del midollo vengono a mancare quegli ordigni cerebrali (N. VIII, cervelletto, canali semicircolari) che servono appunto a questo. Però, movimenti di nuoto bruto si possono ugualmente avere. Naturalmente, dopo poco tempo, questa influenza cerebrale che è rimasta si può dire come allo stato latente nel midollo, viene a cessare e lo *Scyllium* cade sul fondo a fare non in equilibrio quei caratteristici movimenti di natazione-strisciamento-deambulazione, così caratteristici e che più volte ho descritto. È una caratteristica del midollo spinale degli *Scyllium* questa di tenere immagazzinata, quasi di ritenere le impressioni degli stimoli, che partono dal cervello per un tempo più o meno lungo. Questo fatto, osservato ora qui nel caso della sezione midollare, rammenta bene i movimenti di maneggio che vanno facendo gli *Scyllium* quando operati p. es. come osservò la prima volta STEINER di taglio omolaterale del Mesencephalon e poi tagliato completamente il midollo spinale proseguono a fare per un tempo più o meno lungo quei movimenti di maneggio che facevano prima a midollo spinale intatto. Io ritengo inoltre, che oltre ad essere una proprietà delle cellule nervose del midollo spinale, è una proprietà anche delle placche nervose, che finiscono nei vari miomeri, anche dei miomeri stessi quella di conservare per un tempo più o meno lungo questa influenza eccitatoria del cervello che è scomparsa. Midollo e nervi midollari e miomeri dunque presi nel loro insieme, sottoposti sempre continuamente a determinati stimoli cerebrali ne rimangono talmente influenzati che, tolto il cervello, sono poi capaci di compiere quegli stimoli stessi che compivano, quando questo era presente. È una caratteristica questa che io ho veduto solamente negli *Scyllium*. Data la loro antichità geologica rispetto a tutti gli altri animali, può essere benissimo, che il midollo spinale di questi animali abbia conservato se non tutte almeno parte delle funzioni del cervello vero e proprio. Io sono convinto, che il nevrasso differenziato in midolla ed encefalo dello *Scyllium* è stato preceduto e si è trovato vici-

nissimo nella filogenesi ad un nevrasse indifferenziato. Questa è l'unica spiegazione plausibile e che rimane in me rafforzata anche da altri fatti e fenomeni osservati nel midollo spinale degli *Scyllium* e dei quali parleremo meglio appresso. Nello *Scyllium* insomma midolla ed encefalo non sono così differenziati come negli altri vertebrati, è rimasto in essi, quantunque naturalmente allo stato molto primitivo ed embrionale, un ricordo più o meno netto del nevrasse indifferenziato. In questo *Scyllium*, sia che stesse in equilibrio sul fondo poggiatovi sopra col ventre, come anche che fosse poggiato di lato, si avevano dei movimenti continui serpentini della coda, alternati con periodi di riposo completo come abbiamo ora visto. Questi movimenti della coda ritmici, sono molto in maggior numero naturalmente, quando sta fermo in queste varie posizioni, di quando va facendo quei movimenti di strisciamento-cammino. Innanzi tutto ho osservato che, perchè negli *Scyllium* avvengano bene quei movimenti ritmici, occorre che sia passato un certo tempo dal taglio del midollo spinale. La genesi di questi movimenti ritmici è dovuta specialmente ad un fenomeno di stereotropismo positivo. Ci rammentano questi *Scyllium* quelle *Nereis* di LOEB, che, tolto l'estremo cefalico, andavano contro un angolo del bacino, facendo continui movimenti serpentini e li morivano alterandosi completamente l'estremo cefalico rimasto. Però anche il cervello vi ha la sua influenza in questo fenomeno: è la mancanza difatti della influenza cerebrale che spinge questi animali a muoversi continuamente sino alla morte, forse anche per sfuggire ad uno stimolo molesto che può essere anche dato dalla superficie di taglio del midollo spinale. Se fosse presente il cervello, lo *Scyllium* si renderebbe esatta cognizione del mondo, che lo circonda, e non farebbe questi movimenti continui e senza scopo (non possono avere scopo perchè manca il controllo superiore cerebrale). L'essere poi avvicendati questi movimenti con altri periodi di assoluto riposo, ciò è assolutamente consono con quanto noi oggi sappiamo sui fenomeni vitali. Sia pure anormale, anche questo è un fenomeno vitale, che si esplica nel midollo spinale e quindi per le leggi che governano tali fenomeni, questi periodi di riposo, debbono sempre susseguire a periodi di attività. Per compiere il nuoto più o meno normale, e più o meno in equilibrio, non occorrono questi fortissimi movimenti, da qui ne sussegue, che anche il solo midollo spinale è capace da sè stesso di controllare bene lo stimolo che deve dare ai vari metameri per compiere un movimento di natazione più o meno normale. Mentre quando non nuota, e non si muove nel

modo caratteristico, i moti della coda sono fortissimi, allora forse lo stereotropismo la vince sopra la funzionalità midollare, e il midollo non può fare più il controllo a questi movimenti. È sicuramente un fenomeno prevalentemente stereotropico, perchè i movimenti serpentine dalla coda divengono fortissimi, quando l'animale si fissa col muso contro un angolo o col dorso contro una parete, contemporaneamente o no. Però il midollo vi avrà sempre un pò di controllo. Io direi, che il nuoto è un fenomeno cosciente o meglio coordinatorio midollare, e questi movimenti ritmici sono di ordine stereotropico-midollare con prevalenza dello stereotropismo.

Come appare bene dal nostro protocollo, il midollo può essere ancora vitale, e l'animale può quindi rispondere agli stimoli portati su di esso, ma essere cessato completamente il fenomeno di questi movimenti ritmici. Da ciò si conclude, che questo fenomeno stereotropico è di ordine infinitamente molto più labile e muore molto prima della eccitabilità midollare. Difatti tutti i tropismi sono labili, perchè la base appunto sopra la quale si fondano (organi di senso specialmente, nel nostro caso senso tattile) è molto labile rispetto al sistema nervoso centrale.

Sarebbe un tropismo di ordine ritmico forse.

Scyllium catulus piccolo 11./10. 1907.

ore 10,40 — taglio del midollo ad 8 cm. dall'estremo cefalico: messo nell'acqua nuota normalmente, poi cade al fondo del bacino poggiato sul lato sinistro, va muovendo il capo ed anche un po' la coda a serpentino.

ore 10,42 — stimolato si alza e comincia a nuotare normalmente.

ore 10,55 — giace sul lato sinistro completamente immobile.

ore 11,10 — appena venga un po' stimolato entra in contrazione tonica al disotto del taglio, prendendo la forma di un S rovesciato; è incapace a compiere il minimo movimento.

ore 11,50 — appena venga toccato, entra in forte contrazione tonica, al disopra del taglio entra in vero e forte opistotono colla testa enormemente sollevata e poggiato colle pinne pettorali sul fondo del bacino.

ore 15,30 — è in completa contrazione tonica al disotto del taglio ed in forte opistotono al disopra: stringendolo colle pinze stimolandolo al disotto del taglio non risponde assolutamente allo stimolo.

ore 16,10 — l'opistotono nella parte anteriore del-

l'animale è talmente forte che l'animale è a bocca aperta, la mascella superiore è talmente stirata in alto che la inferiore non può avvicinarsi. La parte inferiore al taglio è completamente in stato tonico e comincia a prendere quella forma caratteristica di S rovesciato e quella forma caratteristica che è stata già fotografata. Con stimoli anche i più forti è rimasto assolutamente immobile.

ore 17,15 — sta facendo le ultime respirazioni.

12./10. 1907 — l'animale è stato ritrovato morto, misura cm. 37 ed il taglio è stato fatto a 8 cm. dall'estremo cefalico: è rimasto colla testa in linea retta e colla parte inferiore del corpo a forma di S rovesciato: la contrazione tonica di questa parte non è tanto forte come era ieri sera, tanto forte che l'animale non si poteva ripiegare con una mano.

Dunque anche in questo *Scyllium* spinale, nei primi minuti si sono avuti anche dei conati di natazione, più o meno normali, che sono poi andati mano mano svanendo. Non è stato capace di conservare l'equilibrio, anche quando era sul fondo del bacino. Non è stato nemmeno capace di fare quei movimenti ritmici, osservati negli altri *Scyllium* spinali, perchè il taglio è stato fatto molto in basso. Si vede bene, che mano mano che ci avviciniamo dal centro alla periferia il midollo spinale dello *Scyllium* va perdendo quella vera e propria proprietà automatica motoria. Questa dunque sarebbe più una funzione della parte più prossimale del midollo che della distale. È la parte prossimale insomma, che ha conservato di più le proprietà che siamo soliti di ascrivere all'encefalo. Difatti la parte al disotto del taglio non ha risposto affatto anche agli stimoli più forti che si portavano sopra; è rimasta solo in forte contrazione: si può dire senza tema di errare, che questi miomeri caudali non sono in maniera così forte sotto l'influenza del midollo spinale, come lo sono quelli più prossimali. Il midollo di questi miomeri caudali non è insomma così evoluto come quello dei cefalici e dorsali. L'automatismo si va perdendo mano mano dal centro verso la periferia. La deformazione della bocca si spiega colla deformazione, che hanno subito più o meno tutti i miomeri, che sono situati avanti alla superficie del taglio.

Scyllium canicula spinale 6./9. 1907.

Non l'ho decapitato, bensì ho lasciato l'animale nell'acqua separando con un taglio il midollo spinale dai centri superiori. Ebbene quantunque l'animale seguitasse a respirare anche un'ora dopo messo

nel bacino, dopo ore 1,1/2 era completamente morto e non rispondeva più assolutamente agli stimoli meccanici anche i più forti, che gli si facevano sopra.

Scyllium canicula spinale N. 1, ♂ cm. 35 — 29.8. 1907. — T. acqua 25° C.

ore 9,40 — tagliato il midollo a 5 cm. dall'uscita del vago e poi messo nella vasca nuota regolarmente per 1' poi cade al fondo della vasca. Appena decapitato fu posto sul tavolo, lì sopra eseguiva dei movimenti serpentini di nuoto molto forti, come si fosse trovato nell'acqua.

ore 9,45 — si sospende l'animale con un lungo filo dentro l'acqua, va facendo continui movimenti di natazione e spesso assume specialmente una forma di pleurototo a sinistra: si piega specialmente verso la metà questo animale.

ore 9,55 — seguita sempre a nuotare, però non così continuamente come prima.

ore 10 — percosso con una bacchetta si muove molto forte. muove le pinne pettorali anche.

ore 10,19 — stimolato con una bacchetta reagisce sempre, percosso a destra all'apice della coda l'allontana subito a sinistra, percosso alla metà del dorso a destra si ripiega con pleurototo a sinistra: avvicina insomma allo stimolo la parte del corpo stimolata.

ore 10,30 — battendo nello stesso punto sul dorso a destra si avvera lo stesso fatto.

ore 11,10 — dalle ore 10,45 sino ad ora è andato sempre più prendendo la forma uncinata, ossia quella di un J rovesciato verso destra. Indubbiamente si è iniziata la rigidità cadaverica.

Da questa esperienza si conclude, che uno *Scyllium*, che abbia subito il taglio del midollo spinale al disotto dell'uscita del vago è capace di eseguire movimenti normali di natazione. Toccato sulla pelle con uno stimolo meccanico molto forte (quale può essere una percossa) avvicina allo stimolo la parte stimolata. Mantiene la propria eccitabilità per circa ore 1 1/2.

Scyllium canicula spinale, N. 2, ♀, 29./8. 1907 — cm. 30, temp. dell'acqua 25° C.

ore 11,20 — tagliata la testa a livello dell'uscita del vago e rimesso nella vasca nuota per poco tempo, caduto al fondo del bacino vi rimane sospeso colle pinne pettorali che rimangono arcuate.

ore 11,21 — per mezzo di un laccio passato al disotto delle

pinne pettorali si sospende in un bacino, però non nuota più assolutamente: ho fatto dipendere ciò da fenomeni di schock.

ore 11,24 — si mette fuori dell'acqua, sente poco lo stimolo di una bacchetta.

ore 11,25 — si iniziano gli stimoli termici con una candela nelle varie parti del corpo dell'animale:

pinna 5. Si ha per reazione il rialzamento della coda verso sinistra.

pinna 2. destra. piega la coda leggermente verso destra prendendo una forma a C, ossia un pleurototo a destra.

pinna 3. la ritira e l'intero animale si piega facendo pleurototo a sinistra, ossia prende la forma come di un C rivoltato.

pinna 1. destra. la ritira subito e si piega con pleurototo a destra, prendendo la forma di un C.

pinna 4. la ritira e si piega con pleurototo a sinistra. Di quando in quando fa anche qualche movimento spontaneo.

pinna 6. faccia ventrale, l'animale si ritira e si scuote tutto.

pinna 2. sinistra. pleurototo a sinistra.

pinna 2. destra, pleurototo a destra (forma a C).

Testa (faccia inferiore). si ritira in alto e scuote le pinne 1. destra e sinistra.

ore 11,32 — messo nell'acqua si scuote di nuovo tutto e tenta di nuotare. Quando colla coda tocca il fondo del bacino l'animale dà una scossa fortissima.

ore 11,37 — percosso nel mezzo del lato destro tenta di levarsi lo stimolo, ma reagisce tanto forte, che si libera dal filo al quale era sospeso al sostegno, ricade al fondo del bacino e col moncone del capo va contro un angolo di questo e tenta di passarlo; reagisce fortemente agli stimoli meccanici avvicinando sempre a questi le parti stimolate.

ore 12,5 — ogni volta che si tenta di estrarlo dall'acqua, dove è sempre rimasto, comincia a scuotersi in tutti i sensi, molto energicamente. Forse ciò dipende da che viene a mancare quella sensazione caratteristica, che dà sicuramente l'acqua sulla pelle dell'animale e sopraggiunge invece quello dell'aria, stimolo naturalmente molto forte per un animale acquatico difatti rimesso nell'acqua rimane immediatamente immobile.

ore 12,25 — levato di nuovo dall'acqua non fa più quei movi-

menti fortissimi, ma rimane assolutamente tranquillo; si rimette quindi nell'acqua.

ore 12,34 — si ricava dal bacino, messa la candela fra le pinne 3 e 4 a destra fa molto limitatamente pleurototo a destra prendendo la forma di un C, messa la candela sotto il ventre non si ottiene effetto alcuno messa sotto la I a destra, muove prima la I di sinistra poi la I di destra però in un modo molto limitato.

ore 13,25 — non risponde più assolutamente agli stimoli di toccamento, termici, ecc. l'animale è assolutamente morto.

In questo *Scyllium* appena eseguito il taglio del midollo si sono avuti dapprima fenomeni, di shock: ossia per la durata di 5' non ha inteso affatto gli stimoli e non ha nuotato assolutamente. Passato questo periodo ha risposto bene agli stimoli meccanici e termici per la durata di $\frac{1}{4}$ ora. Nella prima mezz'ora che si eseguivano gli stimoli, ha reagito sempre molto fortemente, molto più di quello che non possa fare uno *Scyllium* normale: ciò dipende, da che è stata tolta l'influenza inibitrice cerebrale. Era tanto annullata questa eccitabilità, che bastava levare il torso dall'acqua e metterlo all'aria, perchè si avessero subito dei fortissimi movimenti serpentinei.

Eseguiti gli stimoli termici su varie parti del tronco dello *Scyllium* e sulle pinne, ha avvicinato sempre alla sorgente termica più o meno velocemente la parte stimolata: lo stesso è accaduto adoperando degli stimoli meccanici (percuSSIONE nelle varie parti con una bacchetta di vetro).

Scyllium canicula spinale N. 3.—30./8. 1907. — Temp. 26° C.

ore 10,5 — si decapita l'animale fra l'uscita del IX e X e si lega molto forte al moncone periferico per non fare uscire il sangue. Messo nel bacino non nuota. Levato dopo 5' dal bacino entra subito in pleurototo sinistro.

ore 10,20 — rimesso nel bacino e poi levato di nuovo non si scuote quasi nulla: si cominciano le eccitazioni, però in questo caso si stimola solamente col dito facendo con questo come una specie di vellicamento.

Toccato nella parte destra fra le pinne 3 e 4 avvicina la parte destra toccata allo stimolo poi ritorna in posizione normale.

ore 10,25 — si tocca a destra fra le pinne 1 e 2: prima si ripiega con pleurototo a destra a forma di C, poi si ripiega enormemente verso sinistra in forte pleurototo prendendo la forma di un C rovesciato.

ore 10,26 — si tocca a sinistra fra le pinne 1 e 2: prima avvicina il dorso allo stimolo assumendo la forma di un C, ossia in stato pleurotonico destro, poi si mette in posizione inversa in stato di pleurotono sinistro.

ore 10,27 — si tocca la pinna 2 sinistra, si ripiega subito con pleurotono a sinistra allontanandosi dallo stimolo, poi si mette in stato di pleurotono destro avvicinandosi così allo stimolo con la parte stimolata.

Toccato nelle parti più basse verso la coda con una bacchetta non sente più molto, quindi l'eccitabilità andrebbe diminuendo dalla periferia verso la parte cefalica del midollo spinale.

ore 10,34 — si leva dall'acqua, non si scuote affatto; facendo uno stimolo termico con un fiammifero fra le pinne 1 e 2 a sinistra scuote la sola pinna sinistra pettorale, portata la fiamma a destra fra le pinne 1 e 2 scuote la pinna destra e si mette in pleurotono destro a forma di C.

ore 10,36 — stretto con due dita fra le pinne 1 e 2 si ripiega dal lato ventrale: è insensibile ad ogni stimolo nelle parti inferiori.

ore 11. — È insensibile agli stimoli meccanici anche in più forti e agli stimoli termici. È morto. —

Eseguito il taglio del midollo spinale e messo nel bacino non eseguiva alcun movimento serpentino. Per la prima volta fu adoperato per stimolare l'animale uno stimolo molto debole, quale può essere dato dallo strisciamento di un dito sopra una qualunque parte della pelle: si aveva così una specie di vellicamento, uno stimolo quindi leggerissimo.

Su questo *Scyllium* è stata fatta la osservazione, che stimolato in un dato punto qualunque spesso allontanava subito questa parte dallo stimolo per avvicinarvela di nuovo dopo breve tempo, ma spesso però avvicinava anche all'inizio la parte stimolata allo stimolo per allontanarla poi in seguito. E questo si aveva, non solo quando questi stimoli di vellicamento si portavano sul tronco, ma anche quando cadevano sulle pinne. Stimolata una pinna pari, si allontana o si avvicina allo stimolo termico portato su questa per poi avvicinarsi o allontanarsi, però il movimento è limitato alla sola pinna stimolata. Afferrato nella metà anteriore lateralmente con due dita si ripiega sul lato ventrale in emprostotono. La eccitabilità spinale va diminuendo dalla periferia al centro.

Scyllium canicula spinale N. 30./8. 1907. Temp. acqua 25° C.

ore 13,50 — tagliata la testa al disotto dell'uscita del X e gettato poi nel bacino non nuota affatto.

ore 13,57 — messo fuori acqua non si scuote, toccato sul dorso si scuote subito.

ore 13,59 — toccata la pinna 2 destra fa pleurototono a destra, poi a sinistra avvicinando quindi la parte destra del corpo allo stimolo e poi prende una forma serpentina ad S.

ore 14 — rimesso nell'acqua si scuote un po', ma ciò dipende da che lo stimolo non è dato dall'acqua bensì dalla coda che tocca il fondo del bacino.

ore 14,5 — messo all'aria e dato un colpo secco a sinistra a livello della pinna 2 avvicina la parte sinistra allo stimolo, mettendosi in pleurototono a destra, colpito sul dorso sempre a livello della pinna 2 entra in opistotono.

ore 14,6 — rimesso nel bacino quantunque tocchi il fondo colla coda, tuttavia non si scuote più come prima. Si toglie dall'acqua.

14,10 — dato un colpo a destra fra le pinne 2 e 3 l'animale rivolge la parte stimolata allo stimolo, mettendosi in pleurototono sinistro. Battuto a destra fra le pinne 1 e 2 si rigonfia in quel punto.

14,14 — toccato a livello della pinna dorsale 3 va facendo continui movimenti di natazione, battuto lateralmente si rigonfia sempre nel punto dove è stato percosso, battuto a metà del dorso risponde sempre muovendo la coda verso sinistra.

ore 14,15 — si rimette in acqua, stretto per il moncone cefalico rivolge sempre la coda verso sinistra.

ore 14,24 — cavato fuori dal bacino e battuto a livello della pinna 3 si mette in pleurototono a destra a forma di C.

ore 14,25 — battuto sul dorso a livello della pinna 5 fa pleurototono a destra prendendo la forma di un C.

ore 14,26 — sta tirando energicamente per 3-4 volte il sostegno al quale è attaccato.

ore 14,30 — compresso sull'addome si ritira.

ore 14,40 — va tirando continuamente il sostegno al quale è fissato.

ore 14,42 — stirato fortemente l'animale allora questo risponde subito con tre o quattro scossoni.

ore 14,47 — non risponde assolutamente ad alcuno stimolo tattile o termico, il cuore però seguita ancora a pulsare.

Dunque anche in questo *Scyllium* la eccitabilità spinale, come negli altri, è durata in media un'ora. Si è spenta molto prima la eccitabilità spinale della cardiaca. Ho notato inoltre, che gli animali ai quali si leghi il moncone cefalico dopo la decapitazione non nuotano mai, viceversa degli altri, ai quali non legando questo moncone, nuotano sempre continuamente. Ciò pare dipende, da che lo spago con il quale si lega il moncone periferico, appena l'animale cominci a nuotare è di ostacolo molto forte rispetto a quando lo *Scyllium* è libero senza legatura alcuna; oppure la ipereccitabilità dopo il taglio e senza legatura può essere data dal dissanguamento: l'anemia e talvolta anche l'ischemia insomma sarebbero in questo caso la causa precisa di questa sensibilità molto squisita. Questa è forse la spiegazione vera piuttosto dell'altra. E con questa si spiega anche la ipereccitabilità finale, che ha portato lo *Scyllium* a stirare molte volte lo spago al quale era attaccato. Caratteristico di questi animali spinali, si è il repentino sparire della eccitabilità spinale da un minuto all'altro, si può paragonare ad una vera e propria esplosione: finite repentinamente le riserve dell' O_2 intramolecolare, l'animale è incapace di rispondere più ad uno stimolo alcuno. Il tessuto nervoso da questo lato è molto inferiore al tessuto cardiaco, che può resistere più a lungo tempo. L'eccitabilità spinale varia anche col variare della temperatura: io non ho esperienze in proposito, ma per analogia su quanto è stato osservato da altri ritengo, che se queste esperienze fossero state fatte a temperatura più bassa, nell'inverno, gli *Scyllium* spinali avrebbero conservato più a lungo la loro eccitabilità. All'inizio dell'esperienza è bastato in questo *Scyllium*, che avesse toccato colla coda sul fondo del bacino, perchè avesse risposto con i più energici movimenti di natazione.

Per quanto riguarda il comportarsi del torso ai vari stimoli portati sulla pelle, questo si avvicina sempre allo stimolo meccanico praticato per poi allontanersene, questo per quando vengono stimolati lateralmente. Raramente se ne allontana. Stimolato invece sul dorso, entra in opistotono, oppure entra in pleurototo a destra, si allontana cioè dallo stimolo e risponde sempre con un movimento di coda verso sinistra. Questi movimenti da un lato piuttosto che dall'altro non hanno uno scopo determinato e non rispondono ad uno stimolo determinato: si compiono indifferentemente da una parte e dall'altra. È capace anche colla coda talvolta di fare tentativi

di accostarsi al punto stimolato per levare lo stimolo che è stato fatto lì sopra.

Alla fine delle esperienze non potendo più muoversi si limita a rigonfiarsi nel punto dove viene stimolato (azione sui miomeri).

Scyllium canicula spinale N. 4 — 31./8. 1907.

ore 10,20 — decapitato: il taglio è stato fatto 2 cm. al disotto del limite inferiore del Metencephalon (Cerebellum): messo subito nel bacino non nuota assolutamente: si sospende dentro questo per un filo.

ore 10,30 — messo un fiammifero alla metà del corpo a sinistra si ripiega con pleurotono a sinistra e muove anche le pinne anteriori.

ore 10,32 — messo a destra alla metà del corpo fa leggerissimo pleurotono a destra, rimane così per molto tempo e muove quindi specialmente la pinna pettorale sinistra.

ore 10,36 — stirato fortemente in basso il torso si ritira immediatamente in alto; stimolato con un fiammifero a destra al livello della pinna 3 si ripiega con pleurotono a destra, però molto lieve e colla pinna fa tentativi di levarsi lo stimolo. Messo in acqua fa tentativi di nuoto, però cade presto al fondo del bacino.

ore 11,5 — non risponde più ad alcuno stimolo.

Lasciando dunque integro il Myelencephalon, lo *Scyllium* spinale si allontana sempre dallo stimolo muovendo contemporaneamente anche ambedue le pinne pettorali, oppure la pinna pettorale del lato opposto allo stimolo.

Stirato in basso, ha risposto a questo stimolo molto forte ritirandosi su verso l'alto molto energicamente.

Messo in acqua, fa tentativi di natazione, però naturalmente ricade esanime al fondo: la eccitabilità spinale anche in questo *Scyllium* ha durato in media 1 ora. —

Scyllium canicula spinale N. 1 — 3./8. 1907.

ore 10,55 — si fa la decapitazione ed il taglio è stato fatto 12 mm. sotto il limite inferiore del Metencephalon. Messo nel bacino ha fatto per 5' continui movimenti di natazione, cavato fuori dall'acqua e legato al di sotto delle pinne pettorali entra in forte opistotono.

ore 11,3 — si mette nel bacino e comincia a nuotare in modo del tutto regolare: fa 20 movimenti di ceda al 1'.

ore 11,14 — i movimenti sono andati molto scemando, ne fa solo 6 al 1'.

ore 11,20 — fa 1—2 movimenti al 1'.

ore 11,22 — non compie più assolutamente movimento alcuno.

ore 11,30 — dato un colpo con una punta di coltello nel $\frac{1}{3}$ inferiore a destra piega la coda ad uncino verso il lato sinistro. Quando venga stirato in basso si ritira in alto. Stimolato nel solito punto con un coltello sembra voglia giungervi colla punta della coda per levare lo stimolo, poi ripiega la coda ad uncino verso sinistra.

ore 11,37 — messa una candela a destra a livello della prima pinna dorsale si ripiega con pleurotono a destra, poi comincia a scuotersi a forma serpentina e a scacciare lo stimolo anche colle pinne pettorali.

ore 11,45 — messo fuori dell'acqua, dopo due minuti comincia a scuotersi fortemente. Stimolato però con un fiammifero nelle varie parti del corpo non risponde affatto. Dunque lo stimolo che fa l'aria nella pelle dello *Scyllium* è anche più forte di un così potente stimolo termico.

ore 11,48 — stimolato nella cloaca la richiude e si scuote contemporaneamente tutto.

ore 11,49 — si rimette nell'acqua e, appena rimesso lì, si va scuotendo, fa qualche movimento serpentino di natazione.

ore 11,57 — dà segni di una grande vitalità, si scuote molto forte e continuamente per 5', tanto forte da far uscire l'acqua dal bacino, poi si calma e rimane giù in posizione verticale. Questi movimenti però mi sono accorto, che non sono stati spontanei, ma prodotti dal morso di un *Blennius*, che era nel bacino.

ore 12,13 — quando si tenti di aprire la cloaca non si scuote affatto: stimolato con un fiammifero nel ventre sotto l'ultima pinna dorsale (adiposa) si scuote leggermente, come anche si è scosso leggermente, quando è stato tratto dall'acqua.

ore 12,17 — tenuta la fiamma per 2' lateralmente a destra a livello della prima pinna dorsale si ripiega con leggero pleurotono a destra e così rimane scuotendo leggermente le pinne pettorali.

ore 12,20 — è morso di nuovo dal *Blennius* e si scuote continuamente per 1'—2'.

ore 12,25 — è morso di nuovo da un *Blennius* sul moncone cefalico e non si muove più assolutamente.

ore 12,50 — cavato fuori dell'acqua, stimolato poi anche con un fiammifero su varie parti della pelle non risponde nulla più assolutamente.

Anche la eccitabilità di questo *Scyllium* è durata in media un'ora e si è mantenuta sempre fortissima sino alla fine per poi cadere giù molto rapidamente. Bisogna aumentare sempre più lo stimolo mano mano che si va avanti. I movimenti spontanei di natazione hanno durato circa $\frac{1}{2}$ ora, e da forti sono andati mano mano affievolendosi. Quando venga stimolato meccanicamente o termicamente, tenta spesso di levarsi lo stimolo colla coda non solo, ma anche colle pinne pettorali, se è stato fatto vicino a queste. Gli stimoli meccanici sono più deboli rispetto ai termici, perchè alla fine della esperienza, lo *Scyllium* spinale risponde solo con questi. Stimolato in basso nella coda tenta di alzarsi verso l'alto stirandosi sulla corda alla quale è attaccato. Stimolato lateralmente meccanicamente tenta di levarsi lo stimolo colla coda, che poi ripiega dal lato opposto allo stimolo. Gli stimoli termici lo fanno in genere allontanare dallo stimolo. Uno stimolo termico applicato nella cloaca la fa chiudere (effetto locale) e contemporaneamente si ha un effetto generale, perchè l'animale si scuote tutto. Messo dall'acqua nell'aria va facendo continui movimenti serpentini dopo un certo tempo che è fuori, ciò che dimostra che l'aria è per un animale acquatico, a conferma di quanto è già stato visto, uno stimolo assolutamente eterogeneo e fortissimo.

Ho anche eseguito, per approfondire sempre più lo studio della fisiologia del midollo spinale le seguenti operazioni:

A. Sezione dei cordoni posteriori: aperto lo speco vertebrale per un certo tratto e divaricati i bordi muscolari, con un coltellino molto fino si procedeva al taglio dei cordoni posteriori. Naturalmente termini e limiti netti per questa operazione non vi sono, però dopo aver eseguito molte operazioni si riesce a dividere questi cordoni posteriori con molta precisione.

B. Emisezione spinale. Questa è un'operazione molto più facile della precedente: aperto lo speco vertebrale e stabilita bene la metà del midollo, si affondava in questo un coltellino tagliente e fino, in modo da dividerlo in due metà perfette. Il coltellino poi, dalla posizione parallela al midollo come si trovava, si rivolgeva in senso trasverso al midollo; fatto ciò, si tagliava la metà di questo. In ambedue le operazioni, appena eseguite, si ricucivano con robusti fili i miomeri e quindi la pelle. Uno stratto spesso di collodion proteggeva la ferita dall'influenza dell'acqua.

A. Sezione dei cordoni posteriori.

Scyllium catulus molto grande: lunghezza m. 1,20. — 13./9. 1907.
ore 11—11,30 — si fa la sezione dei cordoni posteriori.

ore 11,30 — messo nel bacino non nuota, però, stando fisso quasi sempre nello stesso punto, muove le pinne pettorali ed abbastanza bene la coda.

ore 11,35 — fa tentativi di alzarsi ma non può assolutamente. — La mancanza dei movimenti di natazione in questi animali quando toccano il terreno è una cosa assolutamente normale e ciò dipende da una influenza inibitoria del cervello determinata dalla sensibilità della pelle. In questo animale operato di cordoni posteriori si ha un moto continuo sia della coda come delle pinne, perchè viene a mancare la sensibilità della pelle e quindi anche la inibizione cerebrale (Ausfall der Hemmung).

ore 12 — va muovendo sempre continuamente la coda verso destra e muove specialmente le pinne pettorali: sollevato con una rete dal fondo del bacino ricade poi sul fondo come corpo morto, appena venga lasciato di nuovo.

ore 12,30 — muove sempre ritmicamente la coda verso il lato destro e così anche di continuo le pinne pettorali. R. 60. Qualche volta, ma molto raramente, smette i movimenti della coda, più spesso quelli delle pinne pettorali. In media muove la coda 24—30 volte al 1', mentre muove molto poco le pinne pettorali.

ore 14,35 — la coda viene mossa nel solito modo però molto raramente ed in modo intermittente. R. 60. Ha cambiato un po' di colore e tenta di fare qualche movimento di progressione strisciando sul fondo del bacino, muovendo le pinne pettorali e trascinando il resto come corpo morto, però molto limitatamente; la coda si rivolge nei suoi movimenti sempre verso destra.

ore 16,35 — stimolato non nuota, anzi la coda, che prima muoveva, sospende ogni movimento per tutto il tempo che dura lo stimolo ed anche per un certo tempo dopo lo stimolo.

ore 17,35 — ha fatto un movimento di locomozione trascinandosi sulle pinne pettorali; quando fa questi tentativi la coda si muove sempre ritmicamente da ambedue i lati. Il movimento ha luogo per mezzo delle pinne pettorali e ventrali che si muovono come piedi, e per mezzo della coda. Questi movimenti di progressione si compiono di quando in quando ritmicamente e, quando non cammina, la coda sta ferma: questi movimenti hanno luogo ogni 3'—5'—10' e così via. Portato alla superficie ricade subito al fondo e va facendo tentativi di progressione aiutandosi sempre colle pinne. Credo però che i movimenti laterali della coda siano quelli che lo facciano muovere a preferenza, molto più di quelli delle pinne. —

ore 20 — durante la notte l'animale ha ripreso il solito movimento vivace, come hanno tutti questi animali durante la notte, muoveva la coda ritmicamente e tentava di fare movimenti di progressione colle pinne pettorali. Era insomma vivacissimo; rimesso a galla non nuotava assolutamente, ma cadeva al fondo del bacino come corpo morto.

14./9. 1907, ore 10 — l'animale ha cambiato di posto, è andato da un punto del bacino all'altro. Il colorito è sempre normale, ciò che indica che anche la eccitabilità è buona. Sta a bocca semi-aperta col capo sollevato e muove continuamente la coda in ambedue i sensi 60 volte al 1'. R. 78. Per muoversi di posto si alza sulle pinne pettorali ed inizia i movimenti di traslazione che vengono poi ad essere proseguiti dai movimenti della coda che si muove da ambedue i lati. Sta in leggero opistotono. Qualche volta muove oltre la coda anche tutta la metà posteriore a serpentino, più spesso però fa solo movimenti laterali coll'ultimo segmento: è capace anche di fare movimenti di rotazione verso destra sul proprio asse.

ore 16,15 — tutta la giornata non ha fatto che muovere continuamente la coda da ambedue i lati, va perdendo grande quantità di sangue dalla ferita: è stato anche capace di cambiare di posto andando da un punto all'altro del bacino: il colorito è sempre abbastanza normale. R. 78.

15.9. 1907. — Durante tutta la giornata è stato in continuo movimento colle pinne e colla coda come è stato più volte descritto, solo però questi movimenti si eseguono più raramente.

16./9. 1907. — Si ritrova morto. Alla sezione si riscontra che è stato fatto nettamente il taglio dei cordoni posteriori, il resto del midollo spinale è rimasto isolato completamente.

Dunque il taglio dei cordoni posteriori nello *Scyllium* (al pari di quanto si osserva negli animali superiori (GOLTZ)) fa sì che l'animale è incapace di compiere un movimento di nuoto coordinato. Mancando quindi la sfera sensitiva, questo importantissimo fattore, anche il movimento si rende presso che impossibile. Buttato nell'acqua, cade al fondo come corpo morto. Compie anche dei movimenti di rotazione sul proprio asse sempre per mancanza del controllo sensitivo: viene lictus al nuoto normale, non potendo compierlo, perchè manca il meccanismo sensitivo, ruota attorno al proprio asse. Si ha solamente un tentativo di progressione-natazione che si esplica col movimento alterno delle pinne pettorali e con movimenti laterali della coda. La mancanza poi del controllo sensitivo

fa sì, che muova continuamente e ritmicamente la coda, anzi mano mano che ci allontaniamo dalla eseguita operazione questi movimenti diventano sempre più forti: forse all'inizio rimane ancora un ricordo di questa influenza sensitiva, questa poi va mano sparendo, non c'è più insomma il controllo sensitivo e lo *Scyllium* va compiendo quei continui movimenti.

Questa operazione sul sistema nervoso non ha impedito che il ritmo di maggiore attività notturna si fosse esplicitato: lo *Scyllium* compiva durante la notte maggiori tentativi di progressione-natazione, così, quando era fermo, i movimenti ritmici della coda erano maggiori di numero di quelli che compiva di giorno.

B. Emisezione del midollo spinale.

Scyllium catulus della lunghezza di m 0,90. 30./9. 1907. —

Emisezione del midollo spinale a sinistra.

ore 10 — si eseguisce l'operazione ed appena messo nel bacino si piega con pleurotono a sinistra, dopo un po' di tempo si è messo col ventre in alto e dopo due minuti è capace di nuotare strisciando sul fondo quasi normalmente e di andare in altra parte del bacino.

ore 10,10 — si serve delle pinne anteriori come di piedi per procedere in avanti.

ore 10,15 — giace sul lato sinistro e fa tentativi di rialzarsi facendo pleurotono a destra. Fa movimenti ritmici della coda. Il movimento ritmico del corpo comincia al disotto del taglio. Rialzato con una pinza fa movimenti di maneggio molto forti verso destra, curva in basso le pinne pettorali in modo che si riuniscono i due estremi, da formare quasi un 0, sopra il quale poggia la parte anteriore dell'animale. Contemporaneamente fa sempre movimenti di maneggio verso destra e muove ritmicamente la coda, ricade sul lato sinistro ed anche in questa posizione compie dei movimenti ritmici: dà 42 colpi di coda al 1'.

ore 10,35 — giace sempre sul lato sinistro e le pinne pettorali sono assolutamente passive. Si rialza con una pinza prendendolo per l'addome, nuota bene e coordinatamente dando 36 colpi di coda al 1'. Dopo fatti due metri cade sul lato sinistro al fondo del bacino. Cammina poi sul fondo aiutandosi colle pinne anteriori, che formano come un cerchio. Il punto di partenza per i movimenti serpentine della coda giace al disotto delle pinne pettorali.

ore 10,45 — dal lato sinistro dove era poggiato si mette sull'addome, le pinne pettorali si toccano fra di loro, sono asso-

lutamente passive e non compiono movimento alcuno, quella di sinistra abbraccia quasi l'addome, talmente è curva, mentre invece quella di destra è più divaricata e solo leggermente ricurva, cammina quasi per 5 m, quando si ferma, incontrando un *Conger* che era nel bacino, si ferma con forte pleurototonno a destra. Le pinne anteriori per il nuoto non servono quasi nulla e vengono trascinate come arti. Il movimento ha il suo punto di partenza al disotto del taglio e da lì poi si propaga a zig-zag sino alla coda: va contro un angolo del bacino e lì rimane come quasi tentando di perforarlo. Dà in media 90 colpi di coda al 1'. Rialzato con una pinza tende sempre a cadere sul lato sinistro. Quando nuota fa 66—72 colpi di coda al 1': dopo 5'—10' di cammino cade sul lato sinistro e lì rimane sempre facendo movimenti ritmici della coda (36—42 colpi di coda al 1'). Stando sul lato sinistro fa R. 66 ed è capace di rialzarsi da sé e di nuotare sulla regione addominale, ma poi ricade subito sul lato sinistro facendo i soliti movimenti.

ore 11,16 — stando sul lato sinistro tenta di rialzarsi facendo pleurototonno a destra, si piega quasi a C, però non vi riesce assolutamente, rimane sempre a giacere sul lato sinistro e fa sempre i soliti movimenti serpentinei.

ore 11,25 — tenta di nuovo di rialzarsi facendo pleurototonno a destra, ma non può assolutamente, rimane lì fermo.

ore 11,27 — lo rialzo con una pinza, è capace di nuotare ed andare contro un angolo del bacino, dove scuote sempre molto fortemente la coda anzi i colpi di coda aumentano quando va contro le pareti del bacino. Si leva dall'angolo e nuota nella solita maniera caratteristica: nel cammino e nel nuoto tenta sempre a fare maneggio a destra: sempre caratteristica è la posizione delle pinne pettorali.

ore 13,10 — R. 60. Giace sul lato sinistro colle pinne divaricate; preso colla pinza e rimesso in posizione ventrale mette le pinne pettorali in basso da potersene servire come piedi, agita continuamente la coda a serpentino e il dorso ha fatto come una gobba. Dopo 3' striscia sul fondo dell'acquario colle pinne pettorali semi-aperte e non più curvate a ciambella, presenta leggero pleurototonno a sinistra e tenta di sollevarsi poggiandosi su questo lato; stando sul lato sinistro fa tentativi di andare nella posizione ventrale, difatti tenta di rialzarsi, ma poi ricade sullo stesso lato sinistro e non vi riesce assolutamente per quanti

tentativi faccia. Stando sul lato sinistro, si vede che la pinna pettorale sinistra è fortemente ricurva ed addossata all'addome mentre la pinna pettorale destra è quasi in posizione normale. Fa movimenti di progressione anche stando poggiato sul lato sinistro. Il lato sinistro dell'animale dove è stato fatto il taglio del midollo talvolta sembra ugualmente sensibile agli stimoli di toccamento come il lato destro, ma non è così però. Talvolta giace anche sul lato destro, anzi, messo in posizione ventrale, comunemente si piega sul lato sinistro, ma può piegarsi anche sul lato destro. Oppure si può piegare completamente sul dorso tenendo il ventre in alto. La parte sinistra è infinitamente più sensibile della destra, difatti, toccato con una spatola lo *Scyllium* a sinistra, si ripiega fortemente sul lato sinistro quasi sentisse un dolore intenso, mentre toccato colla pinza a destra rimane pressochè tranquillo.

ore 17 — giace sul lato sinistro quasi senza movimento, rialzato cammina sull'addome servendosi delle pinne pettorali come di veri e propri piedi: dopo fatto m $1\frac{1}{2}$ ricade sul lato destro e si ripiega verso sinistra per potersi rialzare. Si ripiega quindi sul dorso e fa dei movimenti di retropulsione. Risollevato cammina colla testa in basso poggiato sulla bocca e sulle pinne pettorali e colla coda in alto. R. 60. Riposa sul lato sinistro colla pinna pettorale sinistra più addossata all'addome della destra.

1./10. 1907 — ore 9 — giace sul lato sinistro completamente immobile. Stimolato comincia subito a muoversi ed è capace di mettersi nella posizione ventrale e di procedere in avanti scuotendo la coda a serpentino e servendosi delle pinne pettorali come di due arti: la sinistra è molto ricurva e quasi addossata al corpo dell'animale, mentre invece la destra è piuttosto divaricata. Cammina abbastanza bene ed anche velocemente in linea orizzontale oppure appoggia il muso sul bacino e colla coda sollevata servendosi delle pinne pettorali come di arti procede in avanti.

ore 10,40 — sta col ventre in alto, poggiando col dorso sul fondo del bacino.

ore 11,45 — seguita a stare col ventre in alto e per rialzarsi fa pleurototono a destra, facendo un vero e proprio C.

2./10. 1907 — ore 9,10 — stava col ventre in alto, ma poi si è sollevato di nuovo e sta col ventre sul fondo del bacino: compie

bene le salite e discese che vi sono sul fondo, si serve sempre delle pinne pettorali come di piedi, la sinistra sta sempre addossata al corpo dell'animale. Si mette col muso contro un angolo del bacino e va muovendosi talmente colla coda, che tenta quasi di traversarlo. È divenuto di colore molto più chiaro del normale, perciò lo *Scyllium* non è più in buone condizioni.

3./10. 1907 — ore 11 — ora sta col ventre in aria ed ora poggiato sul lato destro; rialzato colle pinze cammina sul fondo colla testa in basso servendosi delle pinne pettorali come di arti e colla coda in alto.

ore 15 — stava col ventre in alto, ma poi si è rivoltato e va girando pel bacino nella solita maniera caratteristica. Va spesso contro i quattro angoli del bacino e, fissatovisi col muso, scuote continuamente la coda.

4./10. 1907 — ore 9,30 — sta col ventre in aria e stimolato cammina nella maniera caratteristica col muso in basso sul fondo del bacino, servendosi delle pinne pettorali come di arti e la coda in alto, poi va contro un angolo del bacino e, muovendo fortemente la coda, tenta quasi di traversarlo.

ore 16 — giace sul lato destro facendo continui movimenti colla coda.

5./10. 1907 — si ritrova morto. L'animale è lungo cm 90 e il taglio del midollo fu fatto a 11 cm dalla punta del muso. La metà sinistra del midollo è stata completamente tagliata mentre la metà destra è perfettamente legata come da un vero ponte di sostanza nervosa: la parte distale del midollo è tutta spappolata, mentre la prossimale è solo fortemente infiammata ma non spappolata.

La emisezione del midollo spinale a sinistra ha portato:

1. perdita dell'equilibrio dello *Scyllium*, perchè giace sul fondo, quasi mai in posizione normale, ma poggiato o sul dorso ma molto più spesso sui lati, specialmente su quello, dove è stata fatta la emisezione. Giacendo sul lato sinistro fa tentativi di alzarsi facendo pleurotono a destra. Rialzato dal fondo, fa dei movimenti di maneggio verso destra, verso insomma il lato opposto a quello operato, perchè trovandosi innervato normalmente è più valido del lato opposto, al quale è stato tolta in parte se non del tutto la influenza nervosa cerebrale (vie crociate). Talvolta (raramente) però giace sul lato destro e fa tentativi di alzarsi facendo pleurotono a sinistra. Rialzato talvolta dal fondo, e lasciato libero nel bacino, è capace di fare, per breve tempo però, dei movimenti di natazione normali.

2. La posizione delle pinne è tale che quella sinistra (lato operato) abbraccia quasi l'addome, mentre quella destra (del lato sano) sta più o meno in posizione normale. Solo all'inizio, quasi subito dopo l'operazione, sono addossate ugualmente ambedue al torace.

3. I movimenti di traslazione vengono fatti sotto forma di cammino-nuoto, strisciando sul fondo del bacino con le pinne pettorali come veri e propri piedi e servendosi dei movimenti laterali della coda, questi specialmente sono quelli, che determinano il movimento di progressione. Spesso però, quantunque per breve tempo, è capace anche di nuotare come uno *Scyllium* normale. Nell'un caso, come nell'altro, lo *Scyllium* fa sempre movimenti di maneggio verso destra, però è capace anche di andare in linea retta. È capace anche di fare dei movimenti di retropulsione. Qualunque sia il genere di movimento, che va facendo, ricade quasi sempre sul lato destro. Quando nuota normalmente fa in media 36 colpi di coda, ossia se nuota piano; 66—72 se il nuoto è forte, al 1'. Quando giace di lato fa in media 42 colpi di coda al 1'. Quando sta contro un angolo del bacino tentando quasi di perforarlo fa 50 colpi di coda al 1'. Dunque basta anche, che manchi la metà del controllo cerebrale, perchè il movimento sia molto forte.

4. La metà sinistra dello *Scyllium* corrispondente a quella dove è stata fatta l'emisezione è molto più sensibile della metà destra normale.

(Questo fatto rammenta la sindrome di BROWN-SÉQUARD, che si avvera negli animali superiori con emisezione spinale.)

Scyllium catulus 5./10. 1907, ore 10. Emisezione spinale sinistra. Appena fatta l'emisezione nuota alla superficie del bacino, poi va al fondo dopo 5'—6'. Va subito contro un angolo del bacino e lì va scuotendo continuamente la coda, poi passa con facilità da un punto all'altro del bacino: quando sta fermo sul fondo del bacino sta poggiato sulle pinne pettorali e colla testa in alto in leggero opistotono. È capace di risalire sino ad un certo punto sul bacino, poi ricade subito al fondo e va muovendo continuamente a serpentino la coda: fa 114 colpi al 1'.

Tutti i pesci cani hanno questi movimenti ritmici solo quando stanno al fondo del bacino fermi, col muso contro un angolo o contro una parete e solo quando la coda sia libera e non tocchi la sabbia, altrimenti questi movimenti ritmici non vengono compiuti: dunque si vede che la sabbia ha un effetto inibitorio per una azione

da essa esplicata sulle fibre sensitive della pelle. Movimenti ritmici vengono compiuti dalla coda dell'animale, quando nuota però non sono così numerosi, come quando si trova al fondo del bacino.

6./10. 1907 — ore 8,45 — l'animale sta contro un angolo del bacino muovendo continuamente la coda, fa 114 colpi al 1', è capace però di nuotare lungo il bacino, ma per brevissimo tempo, perchè ritorna subito contro un angolo e muove continuamente la coda. Le pinne anteriori quando sta in questa posizione vengono ad essere mosse passivamente. Quando si avvicina un *Conger* che era nello stesso bacino allo stesso angolo, allora muove molto più velocemente la coda. Per tutta la giornata è stato contro gli angoli del bacino scuotendo sempre la coda; è capace però di nuotare coordinatamente lungo il bacino come un animale normale. Solo talvolta, quando si rivolta, tenta quasi sempre di cadere di lato ma non lo fa, perchè si mantiene sempre in equilibrio. Il midollo quindi è capace di espletare una forza ritmica ed è capace anche di fare degli „Abwehrbewegungen“.

7./10. 1907 — ore 9 — sta piegato sul lato destro, poi sta con tutto il dorso contro il bacino: in questa posizione compie dei movimenti colla coda di quando in quando, però non sono tanto forti e tanto frequenti come nei primi giorni. Rialzato nuota normalmente e coordinatamente in tutte le direzioni e in tutte le parti del bacino e poi ricade di lato a sinistra e poi sul dorso.

ore 14,35 — l'animale cade con facilità di lato e sul dorso: fisso col muso contro un angolo del bacino fa 102 colpi di coda al 1'. Questi continui movimenti della coda dipendono da che essendo stata eliminata l'influenza cerebrale col taglio del midollo viene a mancare la funzione inibitoria del cervello. Altra spiegazione mi pare non potrebbe darsi, perchè è sicuramente un fatto di origine midollare e non periferica.

8./10. 1907 — ore 9 — sta sul lato destro ed anche in questa posizione muove continuamente la coda: dà 48 colpi di coda al 1'. Rimesso sull'addome nuota normalmente e coordinatamente, va poi contro un angolo del bacino e lì comincia a battere di nuovo la coda: fa 144 colpi al 1', e ricade però con molta facilità nella posizione dorsale.

ore 14,30 — giace sul lato destro e si scuote fortemente per procedere in avanti, ma è impossibilitato a far ciò, perchè rimane lì fermo. Rimesso col ventre in posizione normale, va col muso contro

un angolo del bacino e va facendo sempre i soliti movimenti ritmici colla coda.

9./10. 1907 — ore 9 — sta poggiato sul lato destro muovendo continuamente la coda: dà 36 colpi al 1'. Aiutato a rialzarsi va subito contro un angolo scuotendo fortemente la coda, però dopo un 1' ritorna subito sul lato destro a rimuoverla come al solito.

ore 15 — toccando leggermente l'animale con una bacchetta, oppure fortemente con una pinza di legno non sospende affatto di fare i soliti movimenti ritmici colla coda, ma procede sempre continuamente avanti.

10./10. 1907 — ore 8,45 — giace sul lato destro perfettamente immobile: si nota che al disotto del taglio è abbastanza molle, anzi completamente. Aiutato a rialzarsi fa qualche movimento di natazione ma molto male, si aiuta colle pinne pettorali come di due arti, il resto del corpo viene trascinato quasi passivamente e non fa che leggerissimi movimenti serpentini. Appena si poggia sul lato destro, ciò che fa quasi subito, comincia a muovere la coda nel solito modo ritmico.

11./10. 1907 — ore 9 — sta al fondo del bacino poggiato sul lato sinistro, rimesso sul ventre fa subito movimenti di natazione strisciando sul fondo colle pinne anteriori come veri arti e così fa circa 3 m. Ricade poi subito sul fondo dal lato destro e lì comincia a fare movimenti ritmici della coda, i quali cominciano da destra verso sinistra a 5 cm sotto il taglio. Messo l'animale a giacere di lato i movimenti ritmici della coda sono molto rari, qualche volta non si hanno, fortissimi sono invece quando si mette sull'addome. Questi movimenti non sono così frequenti come i primi giorni, ma indubbiamente sono in maggior numero di quelli che non si abbiano normalmente.

ore 16,20 — giace sul lato destro, sta però fermo e molto raramente va dando qualche scossa. Messo in posizione ventrale striscia sul fondo del bacino servendosi delle pinne pettorali come di arti, però va quasi sempre contro una parete o contro un angolo e li muove ritmicamente la coda sempre mantenendosi nella posizione ventrale, con facilità poi cade di lato.

12./10. 1907 — ore 9 — giace sul lato sinistro e va facendo qualche movimento ritmico colla coda, non però più tanto forti come i primi giorni. Rimesso in posizione ventrale, va strisciando sul fondo abbastanza bene, aiutandosi colle pinne pettorali quasi di arti e colla coda. Cade però con molta facilità specialmente sul lato destro e li prosegue i movimenti ritmici.

13./10. 1907 — ore 9 — sta poggiato sul lato destro muovendo di quando in quando la coda. Rimesso sull'addome è capace di strisciare nel solito modo sul bacino e quando va contro un angolo lì si ferma colla testa contro, quasi tentando di trasversarlo e muovendo sempre la coda.

14./10. 1907 — ore 9. — Status idem riguardo al cammino sul fondo del bacino e riguardo ai movimenti che fa continuamente colla coda, quando va contro un angolo. Quando cade sul lato destro agita ritmicamente la coda.

15./10. 1907 — ore 8,30 — sta poggiato sul lato sinistro o col ventre in alto, i movimenti della coda sono sempre alternati con periodi di riposo completi. Rimesso sul ventre si serve delle pinne anteriori come arti e va strisciando, non nuotando, muovendo continuamente la coda. Come sempre, quando va contro un angolo del bacino, i movimenti ritmici della coda sono aumentati.

ore 16,45 — si poggia indifferentemente sui due lati, nello strisciare che fa sul fondo del bacino le pinne pettorali rimangono del tutto passive. Quando è poggiato di lato i movimenti ritmici della coda si alternano con periodi di riposo e quando va col muso contro un angolo del bacino fa 120 colpi di coda al 1'.

16./10. 1907 — ore 10 — è poggiato sul lato sinistro muovendo sempre la coda. Rimesso in posizione ventrale striscia, ma poi cade molto facilmente di lato.

17./10. 1907 — ore 9 — sta poggiato sul lato destro e muove sempre la coda. Rimesso in posizione ventrale striscia continuamente e muove la coda, cadendo però molto facilmente di lato.

18./10. 1907 — ore 8,30 — l'animale è in fin di vita, è in leggero opistotono con respirazione lentissima. La bocca è semi-aperta e le pinne pettorali vanno facendo delle contrazioni ritmiche. Alle 9,15 respira ancora e alle 9,30 è morto. Il pesce è lungo 70 cm ed è di colorito normale, il taglio della emisezione sinistra è stato fatto a 15 cm dall'estremo limite del muso. La metà destra del midollo è spappolata.

Dunque concludendo questo *Scyllium* operato di emisezione spinale sinistra presenta i seguenti fenomeni:

1. Può stare nel fondo in posizione ventrale normale, oppure sui due lati (specialmente sul lato destro) oppure sul dorso. Perde facilmente l'equilibrio. Quando venga messo in posizione ventrale, ricade subito di lato.

2. Nuota normalmente rialzandosi dal fondo, oppure fa il

caratteristico movimento — natazione sul fondo. Il nuoto normale spontaneo, quando anche lo faccia, se sollevato sul bacino, dura poco, perchè ricade subito su fondo. I movimenti di natazione però vanno mano mano diminuendo. Se smette di nuotare, cade sul lato destro.

3. Poggiato di lato (destro) dà 36—48 colpi di coda al 1'. Quando invece va contro un angolo, dà 114—120—102—144 colpi 1'. Questi movimenti ritmici della coda si alternano con periodi di riposo completo, toccato mentre sta facendo questi movimenti ritmici, seguita continuamente e non risponde affatto. I movimenti ritmici della coda, talvolta quando è poggiato di lato, non si avverano affatto, sempre sono minori di quando sta sul ventre, allorchè hanno luogo. Questi movimenti ritmici vanno mano mano diminuendo da quando è stata fatta la lesione. — — —

Dai protocolli delle esperienze ora riportati, di quando in quando ho notato, che il dorso dell' animale assumeva delle forme di gobba più o meno pronunziata. Lo stesso fatto ho io potuto anche osservare in *Scyllium canicula* (nei *catulus* non mi è stato mai dato di osservare questo fenomeno) che entravano in rigidità cadaverica. Ritenni allora interessante di studiare più da vicino questo fatto interessante.

BETHE aveva fatto questa osservazione molto importante, sopra *Scyllium* morti in piena rigidità cadaverica, dei quali lui si serviva per ricercare la posizione d'equilibrio di questi animali, per poterne studiare bene il movimento: „gewöhnlich zeigen die todtenstarren Leichen eine anormale concave Krümmung des Rückens, infolge der stark entwickelten dorsalen Musculatur. Diese muss aufgehoben werden, da sie zu falschen Resultaten führt.“

Il BETHE vide, che facendo cadere uno di questi *Scyllium* morti nell' acqua cadeva quasi sempre nella posizione ventrale, „und nur selten (und dann fast immer bei anormaler Rückenkrümmung) zur Rückenlage“.

Io non posso che confermare questi fatti di BETHE, però, per quanto riguarda la interpretazione non posso convenire assolutamente con lui.

Al pari di BETHE ho notato che gli *Scyllium canicula* dopo la morte quando entrano in rigidità cadaverica assumono delle forme molto caratteristiche. Riporto qui le fotografie di due *Scyllium canicula* prese 8—9 ore dopo la morte; uno era lungo cm 37 e l' altro era lungo cm 39 (Fig. D¹—E¹).

Come si vede bene nelle fotografie prese dal lato del dorso come anche in quelle prese di profilo lateralmente, gli animali mostrano dei sollevamenti e degli abbassamenti, delle gobbe e degli incavi tanto che stanno a rappresentarci una vera e propria linea ondulata

coi suoi nodi e coi suoi ventri. Sicuramente ciò è un fatto dipendente dalla rigidità cadaverica e si può spiegare in questa maniera:

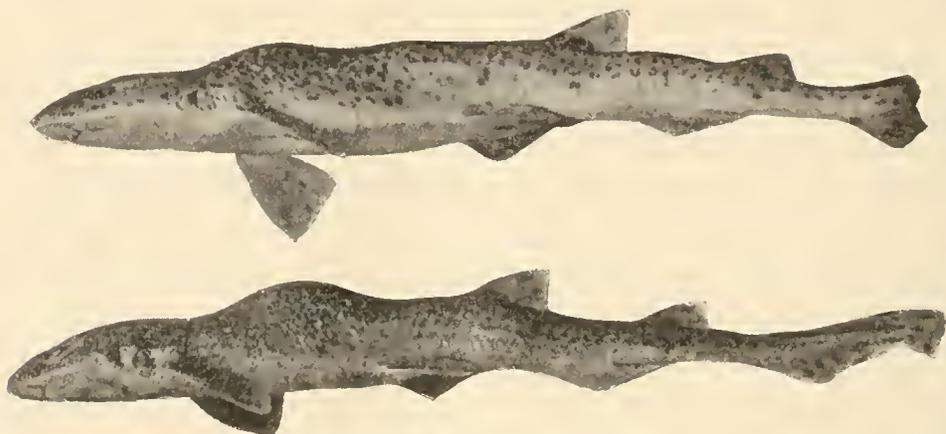


Fig. D¹. Due esemplari di *Scyllium canicula* visti di lato in rigidità cadaverica. (Spiegazione nel testo.)



Fig. E¹. Gli stessi *Scyllium canicula* visti dal lato dorsale. (Spiegazione nel testo.)

Come sappiamo la muscolatura degli *Scyllium* è disposta in modo da rappresentarci ogni singolo gruppo muscolare la lettera greca Σ (sigma). In vita il tono muscolare di questi metameri rimane assolutamente intatto e quindi non si nota alcuna variazione nella linea regolare dell'animale. Appena invece morto e sopraggiunta la rigidità cadaverica questi gruppi muscolari vengono ad essere deformati, non hanno più quella caratteristica figura del sigma, ma tendono tutti a prendere alcuni la forma allungata verticale, altri invece si accorciano e ci stanno a rappresentare un sigma più schiacciato e più basso. Da qui dunque quelle gobbe e quegli avvallamenti che così bene noi vediamo nelle fotografie riportate. Alcune volte poi, come si vede nelle fotografie si ha un vero e proprio incurvamento del ventre, anche questo è un fenomeno di rigidità cada-

verica, perchè in questo caso i muscoli curvatori dell'addome la vincono sugli antagonisti flessori del dorso e da qui quella forma caratteristica come bene ci dimostrano le fotografie riportate.

Ho osservato negli *Scyllium* con midollo spinale completamente tagliato che non presentano (l'ho visto solo 4 volte) quelle posizioni caratteristiche che prendono gli stessi *Scyllium canicula* post mortem a a midollo spinale integro. Come apparisce bene dai miei diari ho notato spesso queste gobbe in quegli *Scyllium* in vitam ai quali aveva fatto la sezione spinale, ma ciò secondo me non dipende da una influenza nervosa, ma da che col taglio vengono ad essere tagliate maggiore o minor numero di questi gruppi muscolari a forma di sigma.

Quando gli *Scyllium* sono presi da asfissia cominciano anche allora a rimanere fortemente tesi e presentano quelle forme caratteristiche già fotografate. Contemporaneamente presentano il ventre ripieno di punti rossi (emorragie puntiformi anche postmortali comuni nei Selaci!).

Per rendersi una spiegazione di questi fatti, basta pensare alla maniera come è costituito il corpo degli *Scyllium*. Come tutti i pesci è costituito di tanti miomeri divisi fra di loro da tanti miosetti. WIRKSTRÖM (1897) e LANGELAAN si sono occupati specialmente di studiare la forma e la disposizione dei miomeri nei selaci. Secondo WIRKSTRÖM nei Selaci il miomero presenta tre estrofflessioni in forma di cono cavo, situate rispettivamente nella parte dorsale, laterale e ventrale (come nei Petromizonti); nei Selaci poi vi si aggiungerebbero a queste tre, altre due estrofflessioni nella regione dorsale e contemporaneamente, per lo sviluppo del cosiddetto setto orizzontale, la porzione dorsale della muscolatura rimane separata da quella ventrale (vedi anche le mie figure riportate anteriormente).

LANGELAAN studiò bene il miomero dell' *Acanthias* disseccando lentamente i miosetti in modo da avere un determinato miotoma. Nell' *Acanthias* è più complicato che nel *Petromyzon*, però vi somiglia molto. In due parti (uno nella linea laterale e uno nella regione ventrale) il miotoma è piegato in due e la direzione della piega è parallela all'asse sagittale del corpo e la piega stessa si rivolge all'indietro. Inoltre esistono nella regione dorsale ancora altri tre punti dove il miotoma è piegato in modo simile, ma con la direzione della piega perpendicolare sull'asse longitudinale del tronco, sicchè la piega stessa è situata in piano. Il miotoma, preso nel suo insieme, è inclinato in direzione caudale. Non dissimile è la conformazione nello *Scyllium catulus* e *canicula*. Basta per convincersene

guardare la figura Z, che ci sta ad indicare in modo schematico la costituzione di questi miomeri.

Vista dunque la grande complicazione della costituzione del miomero, e l'essere questo costituito in modo da avere i vari suoi costituenti in vari piani, si comprende bene, come appena sopraggiunta la rigidità cadaverica, questi costituenti vengano stirati secondo i vari piani. In un muscolo comune con le fibre longitudinali si avrà naturalmente un accorciamento nella rigidità cadaverica. Anche nel miomero dello *Scyllium* si ha un raccorciamento nei vari piani: questo raccorciamento, avvenendo in sensi tanto differenti, porterà a una deformazione del miomero non solo preso isolatamente ma anche unitamente ad altri miomeri; da questi raccorciamenti si avranno quindi dei nodi e dei ventri, che ci faranno vedere lo *Scyllium* nella maniera come si vede bene dalle nostre fotografie. Collo sparire della rigidità cadaverica lo *Scyllium* riacquisterà l'aspetto normale, perchè, come si sa, i muscoli, dallo stato di raccorciamento, come si trovano, ritornano allo stato di lunghezza normale.

Eccitazione elettrica del sistema nervoso centrale dello *Scyllium*. Per mezzo di una corrente interrotta fornita da due pile al bicromato di potassio congiunte con una slitta di DU BOIS-REYMOND feci l'eccitazione elettrica delle varie parti del cervello dello *Scyllium*.

Per quanto riguarda i metodi di ricerca dello studio del sistema nervoso centrale dello *Scyllium*, è stato merito di STEINER quello di avere proposto la eccitazione con la corrente elettrica. Difatti egli così dice (Vol. 4, p. 55): „Ob irgend welch' nachweisbarer Zusammenhang dieses Vorderhirnes mit dem übrigen Centralnervensystem besteht, vermag ich nicht zu sagen, da ich seiner Zeit keine Veranlassung hatte, eine Reizung derselben vorzunehmen. Dieser Versuch wäre noch anzustellen.“

Come si vede bene nella figura annessa che vale meglio di ogni spiegazione io scrivevo sul cilindro affumicato i movimenti della coda e delle pinne pettorali. Per mezzo di uno spillo uncinato conficcato nelle varie parti della coda dell'animale (D'), ed anche in una delle pinne pettorali (D) io era al caso di avere la grafica dei movimenti sia della coda come delle pinne pettorali (quasi sempre quella di destra). Difatti per mezzo di un filo attaccato all'una o all'altra di queste spille, filo che passava poi per una piccola ruota e da qui ad una ruota di rimpiccolimento ($F F'$) e da qui infine ad una leva scrivente ($G G'$) che strisciava su di un cilindro affumicato a

carta continua (*H*), si potevano vedere benissimo i movimenti della coda e delle pinne dell'animale (Fig. *F*¹).

L'apparecchio di fissazione dell'animale era quello stesso che si servì FRANÇOIS FRANCK per le sue esperienze sui pesci. L'unica

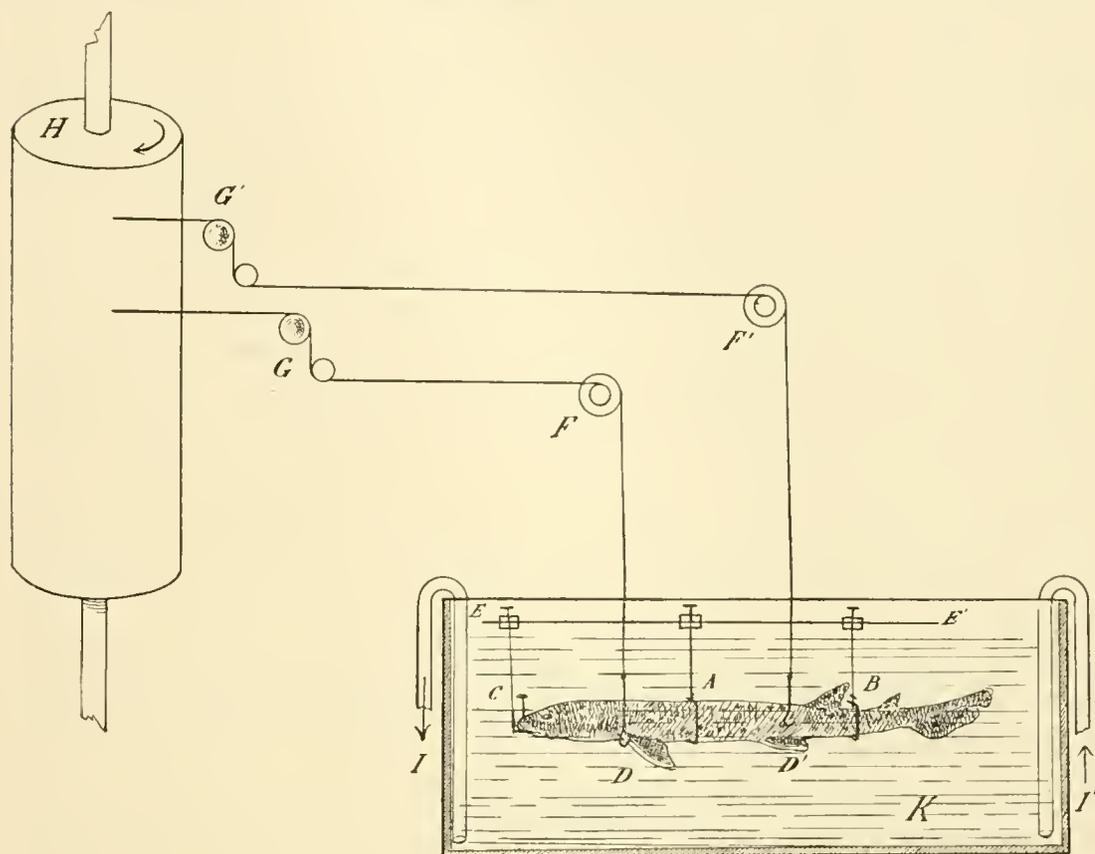


Fig. *F*¹.

Fig. *F*¹. Apparecchio di FRANÇOIS FRANCK modificato per la contenzione dello *Scyllium (catulus)* [piccoli esemplari] e *canicula*) e per la iserizione dei movimenti del corpo (coda e pinne pettorali). La descrizione è nel testo.

Fig. *G*¹. Fotografia (grandezza $\frac{1}{2}$ del naturale) dell'apparecchio di fissazione del muso dello *Scyllium*.

modificazione fu da me portata all'apparecchio di fissamento del muso (*C*), difatti per fare in modo che l'animale non scapasse dalla pinza di contenzione del muso feci in modo che la placca inferiore di questa che guardava la volta palatina portasse un piccolo dente metallico in modo che, quando si stringeva la vite, il naso rimaneva stretto in maniera tale che lo *Scyllium* non si poteva assolutamente liberare dall'apparecchio (Fig. *G*¹).



Fig. *G*¹.

La coda era fissata con una pinza (*B*), le branche della quale erano ricoperte di sughero, e la parte mediana e talvolta anche la anteriore dell'animale erano fissate con cinghie di cuoio (*A*). Il fissamento avveniva però in modo, che i movimenti della parte posteriore dell'animale avvenivano abbastanza ampiamente e liberamente. Tutto l'apparecchio, collo *Scyllium* fissato sopra una sbarra di ferro (*E E'*) tenuta ferma con appositi sostegni, era immerso in un bacino (*K*), dove correva continuamente acqua di mare (*I I'*) ad una temperatura di 12°, 15°, 18°, 20° C. Per mezzo di segnali elettrici che strisciavano sulla carta affumicata si conosceva il tempo (segnato con un orologio di JAQUET) che durava l'eccitazione elettrica fatta con una corrente interrotta (slitta di DU BOIS REYMOND animata da due pile al bicromato di potassio) delle varie regioni cerebrali (per mezzo di elettrodi a punte di platino smussate). Lo *Scyllium* era immerso nell'acqua, in modo però che questa non veniva a contatto col cervello e ciò per evitare non solamente influenze perturbatrici che potevano essere prodotte dall'acqua di mare sul sistema nervoso centrale, ma anche per non avere trasporto di corrente per mezzo di questa, quando si faceva l'eccitazione elettrica.

Nel fare le eccitazioni bisogna essere accorti, che l'animale sia molto resistente e che soprattutto non abbia avuto emorragia, quando si fa il taglio della pelle e della capsula cartilaginea cerebrale, perchè altrimenti si esaurisce immediatamente.

Nelle esperienze preliminari fatte senza l'ausilio della grafica dal 30./8. 1907 al 26./9. 1907 sono potuto giungere a queste conclusioni:

Eccitazioni delle capsule nasali, del Bulbus olfactorius, del Telen-cephalon portano sempre a movimenti serpentini dell'animale.

Lo stimolo del Diencephalon porta a movimenti degli occhi e molto irregolari serpentini di tutto il corpo dell'animale.

Lo stimolo del Mesencephalon porta a movimento delle due pinne pettorali e delle due anali, contemporaneamente anche movimenti di torsione omolaterali del corpo e della coda e si hanno anche dei movimenti generali del corpo dell'animale piuttosto forti.

Stimolando il Myelencephalon si ha movimento delle branchie molto forti ed anche generali di tutto l'animale.

Debbo notare inoltre che stimolando il cervello sono molto maggiori i movimenti omolaterali di quelli controlaterali, da che si conclude che l'azione del cervello negli *Scyllium* si esplica più omolateralmente che controlateralmente.

Un fatto anche molto interessante è stato questo, che cioè uno

Scyllium il quale per una causa qualunque non nuota assolutamente, anche quando si vadano a portare sul suo cervello gli stimoli meccanici od elettrici anche più forti non compie il minimo movimento nè col corpo nè colle pinne, in questi casi solo andando ad eccitare il midollo cefalico, allora si ottiene un movimento non solamente delle branchie, ma anche relativamente forte delle pinne e del corpo. Il Myelencephalon è realmente il vero ultimum moriens: ci spieghiamo questo pensando che appunto da questa parte del cervello partono i nervi per le funzioni più importanti della vita vegetativa.

Una cosa interessante in questi pesci si è che la eccitazione di qualunque parte del cervello porta sempre a movimenti degli occhi. Ciò è da mettere in rapporto con quanto è stato visto nel piccione, dove come ha visto FERRIER e come ho potuto confermare anche io l'unico punto eccitabile nel cervello è quello che presiede ai movimenti degli occhi. E i movimenti degli occhi nello *Scyllium* durante la eccitazione vengono compiuti in tutte le direzioni. Questo è un fatto molto interessante, perchè andando ad eccitare il cervello in animali così lontani nella scala zoologica abbiamo sempre per risultante un movimento degli occhi.

Esperienza A. *Scyllium canicula* cm 50 — 25./9. 1907. T. 20° C.

In questa esperienza è stata voluta studiare la influenza degli stimoli meccanici (pinzettamento) fatti nelle diverse parti del corpo sopra i movimenti sia della coda come della pinna pettorale destra.

Stimolazione del muso.

11. ore 14,16 — pinzettamento del muso per tre secondi: da parte della coda (della quale si prendeva il tracciato in due punti) si è avuto un gruppo di spiccati movimenti periodici (2), molto caratteristici. In questo caso il pinzettamento avrebbe portato ad un effetto dinamogenico dei movimenti di tutto il corpo dell'animale, meno che delle pinne dove ha avuto uno spiccato effetto inibitorio, perchè non si sono assolutamente mosse (Tav. 10 Fig. 1). (NB. Le curve di tutte le esperienze sono state ridotte con i mezzi fotomeccanici a circa $\frac{1}{5}$ del naturale.)

12. ore 14,21 — il pinzettamento del muso ha avuto per effetto un energico movimento dalla parte più prossimale della coda, mentre la distale è rimasta quasi immobile, la pinna pettorale destra ha dato una curva di contrazione dell'altezza di 6 mm e della durata di appena circa 2". In questo caso il corpo dell'animale ha risposto energicamente allo stimolo, però molto di più la coda della pinna (Tav. 10 Fig. 2).

15. ore 14,34 — pinzettato il muso, la pinna pettorale destra ha dato una contrazione di nemmeno 1 mm di altezza, la coda invece due contrazioni energiche dell'altezza ciascuna di 52 mm e della durata rispettiva di 20"—10".

16. ore 14,37 — pinzettato il muso, la pinna pettorale destra ha dato una curva che si è elevata di 1 mm appena e della durata nemmeno di 1", mentre invece la coda (naturalmente più la parte prossimale che la distale) ha dato due gruppi di energiche contrazioni: questa curva rassomiglia molto a quella ottenuta nella esperienza 11, perchè ambedue sono a tipo periodico. Da questa esperienza si conclude come lo stimolo meccanico del muso, come sopra ho accennato, abbia una grande influenza sopra i movimenti della coda dell'animale, mentre l'effetto è quasi nullo sui movimenti delle pinne. Dunque il movimento dell'animale ha la sua maggiore esplicazione da parte della coda e quasi nulla da parte delle pinne. Difatti si sa, che il tipo del movimento dello *Scyllium* è serpentino; si esplica precipuamente per la coda, mentre le pinne rimangono pressochè immobili.

Stimolazione delle palpebre e della cornea.

9. ore 14,10 — stimolazione meccanica della cornea: le pinne sono rimaste assolutamente immobili, invece la parte prossimale della coda ha dato una curva dell'altezza di 56 mm e della durata di 21" e la parte distale una curva dell'altezza di 71 mm e della durata di 20" (Tav. 10 Fig. 3).

13. ore 14,27 — stimolazione meccanica della palpebra superiore dell'occhio destro. La pinna pettorale destra ha dato un accenno di contrazione dell'altezza nemmeno di $\frac{1}{2}$ mm, mentre la parte prossimale della coda ha dato una curva di 55 mm e della durata di 36" la parte più distale una curva di 56 mm e della durata di 18".

14. ore 14,32 — si stimola meccanicamente colla solita pinzetta la palpebra inferiore dell'occhio destro. Le pinne rimangono assolutamente immobili, mentre la coda ha fatto dei movimenti molto energici, più nella parte prossimale che nella distale, difatti la curva prossimale è dell'altezza di mm 48 e della durata di più che 41", mentre la curva distale è dell'altezza di mm 16 e della durata di 10".

Da queste esperienze si conclude, che lo stimolo dell'occhio e suoi annessi porta sempre a movimenti molto energici della coda, mentre non ha effetto alcuno o almeno molto limitato e passeggero sulle pinne pettorali, ciò che significa che i movimenti di difesa dell'animale si esplicano colla fuga e a questa prende parte la sola

coda, mentre le pinne rimangono assolutamente o quasi assenti a questo movimento.

Stimolazione delle pinne pettorali.

3—4. ore 13,36—13,37 — si stimola la pinna pettorale destra nella sua parte periferica, questa è rimasta assolutamente immobile, mentre la coda ha risposto ambedue le volte con movimenti molto energici sia nella parte più prossimale che distale ed ambedue le volte con curve della stessa altezza; curve prossimali mm 42; curve distali mm 33.

8. ore — 14,5 — si pinzetta la base della pinna pettorale destra: questa ha risposto con una curva di contrazione nemmeno della durata di 1" e dell'altezza di mm 7, mentre i movimenti della coda sono stati molto energici: la curva prossimale è dell'altezza di mm 55 e della durata di 21" e la curva distale è dell'altezza di mm 16 e della durata di 5" (Tav. 10 Fig. 4).

Da queste esperienze si conclude che anche dopo la stimolazione delle pinne pettorali la reazione motoria di queste è molto piccola, talvolta nulla, mentre fortissima è quella della coda: dunque è anche in questo caso sempre la coda quella che risponde più energicamente agli stimoli. I movimenti di fuga dello *Scyllium* vengono fatti quasi esclusivamente dalla coda, mentre le pinne pettorali rimangono pressochè inerti in questo tipo di movimento.

Esperienza 1. *Scyllium canicula* cm 42 — 12./10. 1907.

1. ore 13 — slitta 9 — stimolazione del Telencephalon: (avvertendo che in questa esperienza sono stati scritti solamente i movimenti della coda) il Telencephalon è stato stimolato per la durata di 5". La coda ha risposto dopo 1" che era stato iniziato lo stimolo con una curva dell'altezza di 44 mm e della durata di 6".

2. ore 13,3 — slitte 9 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 6". La coda ha dato una curva di contrazione dell'altezza di 22 mm e della durata di 4".

3. ore 13,5 — slitta 9 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 4": la coda ha dato una curva di contrazione dell'altezza di 40 mm e della durata di 3".

4. ore 13,8 — slitte 9 — stimolazione del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 6". Si sono avute due curve di contrazione l'una dell'altezza di 33 mm l'altra di 9, susseguentesi immediatamente l'una all'altra e della durata di circa 4".

Da questa esperienza si conclude che il Diencefalo ha una influenza inibitoria sul Telencefalo.

5. ore 13,12 — slitta 3 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 5". La coda si è immediatamente contratta dando una curva che si è elevata subito a 20 mm, è discesa subito a 5 e si è contratta mano mano quindi a 26 per raggiungere lo 0 dopo 13" dall' inizio della eccitazione (Tav. 10 Fig. 5).

6. ore 13,14 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 9": la coda si è elevata dando delle rapide scosse sino ad un' altezza di 86 ed è discesa anche molto rapidamente allo 0 dopo aver durato 30" (Tav. 10 Fig. 6).

7. ore 13,20 — slitta 3 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 7": si è avuta una caratteristica curva di contrazione, che ha durato complessivamente 11", che si è elevata prima a 9 mm, poi dopo un lieve abbassamento si è elevata a 22 mm, dopo un nuovo abbassamento sino a 42 mm e quindi è caduta definitivamente allo 0 (Tav. 10 Fig. 7).

8. ore 13,22 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 11": dopo 2" che gli elettrodi erano su queste parti del cervello si è avuta subito una rapidissima scossa che è arrivata, dopo aver fatto un piccolo dente, all' altezza di 8 cm ed è ridiscesa rapidamente allo 0 dopo aver durato 6"; è rimasta quasi immobile per 11", è risalita quindi di nuovo ad un' altezza di 55 mm ed è ritornata allo 0, dopo essere rimasta a quest' altezza per circa 47" (Tav. 10 Fig. 8).

9. ore 13,24 — slitta 3 — si stimola il Telencephalon per la durata di 12": appena applicati gli elettrodi, la coda ha risposto con una scossa dell' altezza di 41 mm, dopo 1" è ridiscesa allo 0 per risalire gradatamente a 15 mm, è rimasta quasi allo 0 per circa 15" è risalita quindi a 60 mm e dopo essere rimasta 18" a quest' altezza è ridiscesa allo 0 (Tav. 10 Fig. 9).

10. ore 13,26 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 11": la coda ha risposto immediatamente con una scossa dell' altezza di 23 mm e della durata di 2" è succeduta una nuova scossa dell' altezza di 56 mm e della durata di 5", dopo 2" di riposo completo si è avuta una nuova scossa dell' altezza di 35 mm e della durata di 6", è rimasta allo 0 per 10" e poi è risalita a 10 mm dove è rimasta per la durata di 10" prima di ritornare allo 0. Da questa esperienza appare manifesto, come il Diencephalon ha una influenza altamente dinamogena sulla funzionalità del Telencephalon (Tav. 10 Fig. 10).

(Nelle figure la linea superiore dinota il segnale per la stimolazione del Diencephalon, la linea inferiore il segnale per la stimolazione del Telencephalon.)

Esperienza 2. — *Scyllium canicula* cm 44 — 15./10. 1907 — (in questa esperienza si fanno scrivere solo le contrazioni laterali della coda).

1. ore 10,7 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 10": dopo che gli elettrodi erano da due secondi su questa parte del cervello si è avuta una discreta elevazione della curva di contrazione della coda, che mano mano è salita ad un'altezza di 23 mm, è andata poi discendendo lentamente e si è mantenuta in uno stato tonico all'altezza di 7 mm sino alla fine dell'esperienza.

2. ore 10,11 — slitte 6 — stimolazione del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 7". La coda ha risposto subito con una scossa dell'altezza di 20 mm, è rapidamente discesa a 15 mm e poi allo 0, dove è rimasta facendo qualche piccola contrazione per lo spazio di circa 4", quindi è risalita di nuovo sino all'altezza di 1 cm ed è poi andata mano mano degradando sino allo 0.

3. ore 10,15 — slitta 6 — stimolazione del Telencephalon: si è avuto solo un piccolo accenno di contrazione appena messi gli elettrodi su questa parte del cervello, poi la linea ritorna allo 0 e si eleva di poi all'altezza di circa 4 mm per ridiscendere poi quasi subito e rimanere costantemente allo 0.

Da questa esperienza si conclude, che l'azione inibitoria del Diencephalon sul Telencephalon è molto limitata, forse in questo caso l'azione non è stata così netta, perchè l'animale si è andato rapidamente esaurendo, difatti per riportarlo alla eccitabilità iniziale nelle esperienze successive è stata dovuto portare la slitta sino a 0.

7. ore 10,23 — slitta 0 — si stimola il Telencephalon per la durata di 7": la coda ha dato subito una curva di contrazione che si è elevata all'altezza di 34 mm, è andata poi gradatamente scendendo e si è mantenuta all'altezza di 4 mm sino alla fine dell'esperienza (Tav. 10 Fig. 11).

8. ore 10,25 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 12". La curva di contrazione della coda si è innalzata di 43 mm poi è andata gradatamente discendendo ed è rimasta all'altezza di 8 mm sino alla fine della esperienza (Tav. 10 Fig. 12).

9. ore 10,27 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per

la durata di 5": la curva di contrazione della coda non è stata molto forte, difatti si è elevata sino a 19 mm e poi si è andata rapidamente abbassando ed è rimasta costantemente all'altezza di 1 mm (Tav. 10 Fig. 13).

11. ore 10,31 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 7". La curva di contrazione della coda si è elevata sino a 27 mm, è andata poi abbastanza rapidamente decrescendo per mantenersi costante a 14 mm per la durata di 13", durante il qual tempo è stata seguita (Tav. 10 Fig. 14).

12. ore 10,33 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 12": durante tutto il tempo che è stata fatta la eccitazione la coda è rimasta pressochè immobile, se si toglie una leggera punta che è un vero accenno di contrazione. Anche prima che finisse la eccitazione la curva si è andata elevando all'altezza di 5 mm e lì è rimasta per lo spazio di 17", poi da questo punto il livello è cresciuto di nuovo all'altezza di 9 mm è rimasta in questo stato 7": da questo livello si è elevata di nuovo facendo due piccoli denti poi è ridiscesa leggermente per elevarsi ancora di nuovo per qualche mm e per rimanere poi costantemente in tono ad una distanza dalla ascissa di 18 mm (vero stato di contrazione tonica) (Tav. 10 Fig. 15).

13. ore 10,36 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 16": solo dopo 6" che era stato iniziato lo stimolo si è avuto un accenno di contrazione (la coda si trovava già in forte stato tonico), anche prima che finisse l'eccitazione si è avuta una rapida discesa della linea di contrazione che è rimasta allo 0 (Tav. 10 Fig. 16).

Da questa esperienza si conclude che:

1. Il Diencephalon (7, 8, 9) ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Telencephalon (Fig. 11—13).

2. Il Diencephalon (11, 12, 13) ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Telencephalon (Fig. 14—16).

(Nelle figure la linea superiore dinota il segnale per la stimolazione del Diencephalon, la linea inferiore il segnale per la stimolazione del Telencephalon.)

Esperienza 2 A. — *Scyllium canicula* cm 42 — 15./10. 1907 — (in questa esperienza si scrivono le sole contrazioni laterali della coda).

1. ore 15,9 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per lo spazio di 9": si è avuta una curva di contrazione della coda del-

l'altezza di circa 9 mm e che ha durato per tutto il periodo di tempo che è stata fatta l'eccitazione.

2. ore 15,11 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Telencephalon per la durata di 7": la coda ha risposto con una curva di contrazione dell'altezza di 11 mm e della durata di 2". Per altri 2" si è avuto poi un riposo completo e quindi una piccola curva di contrazione dell'altezza di 2 mm e della durata di circa 2", dopo di che è rimasto assolutamente immobile.

3. ore 15,13 — slitta 5 — si stimola il Telencephalon per la durata di 6"; si ha una curva dell'altezza massima di 6 mm e che è durata per tutto il tempo che è stata fatta l'eccitazione. Da questa esperienza si conclude che in questo caso l'influenza del Diencephalon sul Telencephalon è stata quasi nulla (Tav. 10 Fig. 17).

4. ore 15,14 — slitta 1 — si stimola il Telencephalon per lo spazio di 5": la curva di contrazione è salita rapidamente ed ha toccato il suo massimo (mm 52) appena finita l'eccitazione e poi è andata mano mano decrescendo ed è rimasta costantemente all'altezza di 15 mm per tutta la durata dell'esperienza.

5. ore 15,16 — slitte 1 — stimolazione contemporanea del Mesencephalon e del Telencephalon per la durata di 6". Applicati gli stimoli sul cervello si è avuta una scossa dell'altezza di 13 mm, che poi ha subito un leggero decrescimento di qualche mm, poi si è innalzata di nuovo sino a raggiungere l'altezza di 18 mm, è andata poi molto decrescendo per tutta la durata dell'esperienza mantenendosi però quasi sempre ad un'altezza di 9 mm.

6. ore 15,18 — slitta 1 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 10": si è avuta una rapida scossa dell'altezza di 11 mm, poi la curva è andata mano mano diminuendo per raggiungere poi un massimo di 12 mm quasi alla fine dell'eccitazione, è andata poi rapidamente decrescendo. Da questa esperienza si conclude che il Mesencephalon non ha influenza quasi alcuna sulla funzionalità del Telencephalon e viceversa (Tav. 10 Fig. 18).

7. ore 15,20 — slitta 0 — si stimola il Telencephalon per la durata di 8": si è avuta dapprima una scossa che ha raggiunto l'altezza di 7 mm, è andata poi rapidamente diminuendo per poi rialzarsi di nuovo e raggiungere il massimo di 1 cm quasi alla fine della eccitazione, mano mano poi va raggiungendo lo 0.

8. ore 15,22 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 8". Appena iniziato lo stimolo si sono avute due rapidissime scosse dell'altezza di

13 mm. poi la curva di contrazione è andata diminuendo per raggiungere di nuovo un massimo di 9 mm quasi circa la metà che si faceva lo stimolo, ridiscendere poi e mantenersi allo 0 per tutta la durata dell'esperienza.

9. ore 15,24 — slitta 0 — si stimola il Telencephalon per la durata di 7"; la coda, appena è stato applicato lo stimolo, ha dato una rapida scossa dell'altezza di 39 mm, è andata poi rapidamente diminuendo sino a raggiungere quasi lo 0 pochi secondi dopo che era cessato lo stimolo. Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza inibitoria spiccatissima sopra la funzionalità del Telencephalon (Tav. 10 Fig. 19).

Esperienza 3. — *Scyllium canicula* cm 40 — 17./10. 1907.

3. ore 10,2 — slitta 0 — dopo avere molto provato, finalmente si riesce ad avere una piccola curva di contrazione della coda dell'altezza massima di 13 mm, che è durata 7", ossia per tutto il tempo che è stata fatta l'eccitazione del Telencephalon (Tav. 10 Fig. 20).

4. ore 10,3 — slitte 0 — stimolazione contemporanea per circa 7" del Diencephalon e del Telencephalon: come risultato motorio si è avuto una piccola curva di contrazione della coda che ha raggiunto l'altezza massima di mm $1\frac{1}{2}$, e che è durata appena 2" (Tav. 10 Fig. 21).

5. ore 10,5 — slitta 0 — stimolazione del solo Telencephalon per la durata di 9". Come risultato motorio si è avuto un innalzamento della curva di contrazione della coda di mm 7 e che è incominciata 2" dopo iniziata l'eccitazione ed è cessato 2" dopo che era finita (Tav. 10 Fig. 22).

Da questa esperienza si conclude che, come si vede bene nelle figure annesse, il Diencephalon ha una netta influenza inibitoria sul Telencephalon (Tav. 10 Fig. 20—22).

Esperienza 4. — *Scyllium canicula* cm 37 — 17./10. 1907.

1—5. dalle ore 13,54 alle ore 14,7 stimolando le varie parti del cervello (Telencephalon e Metencephalon) non si è ottenuto effetto motorio alcuno.

6. ore 14,9 — slitta 0 — stimolando per 6" il Metencephalon dopo 1" che era iniziato lo stimolo si è avuto un manifesto effetto motorio da parte della coda; guardando la curva di contrazione si vede, che si è rapidamente innalzata e per la durata di 25" conservandosi ad una altezza quasi sempre di 20 mm, dopo di che è an-

data rapidamente cadendo. Prima di raggiungere l'altezza massima detta, la curva per circa 6" si è mantenuta ad una altezza di mm 13 (Tav. 10 Fig. 22).

7. ore 14,10 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Metencephalon per la durata di 7". Dopo 1" che era stata fatta la stimolazione la curva di contrazione si è andata mano mano elevando, veramente si sono avute 4 curve di contrazione che sono andate aumentando a forma di scala, l'ultima delle quali è andata rapidamente decrescendo: la prima ha una altezza di mm 11 ed ha avuto una durata di circa 5", la seconda ha avuto una altezza di mm 15 ed ha durato circa 5", la terza è alta mm 20 ed ha avuto la durata di 8", la quarta infine è alta mm 18 ed ha avuto la durata di circa 10" (Tav. 10 Fig. 24).

8. ore 14,12 — slitta 0 — stimolazione per la durata di 15" del Metencephalon; dopo 8" che si faceva l'eccitazione la curva di contrazione della coda si è andata rapidamente innalzando per raggiungere poi l'altezza massima di 26 mm, ed a quest'altezza è rimasta per la durata di 10", per il tempo insomma che è stata seguita l'esperienza (Tav. 10 Fig. 25).

Da questa esperienza si conclude che la eccitazione del Diencephalon ha una influenza manifesta dinamogenica sopra il Metencephalon (Tav. 10 Fig. 23—25).

Esperienza 5. — *Scyllium canicula* cm 39 — 18./10. 1907.

2. ore 15,56 — slitta 4 — dopo varî tentativi, durante i quali si è innalzata mano mano l'intensità della corrente, finalmente si è ottenuta una curva di contrazione molto netta da parte della coda, dopo avere stimolato per 8" il Telencephalon. Osservando attentamente la curva si vede come, dopo circa 1" da che è stata iniziata la stimolazione del cervello, questa si va rapidamente innalzando formando all'apice come una specie di dente e raggiunge il culmine dell'altezza di mm 29 dopo circa trascorsi 5" di eccitazione, dopo di che va rapidamente abbassandosi per tornare allo 0 quasi contemporaneamente alla fine della eccitazione (Tav. 11, Fig. 26).

3. ore 15,59 — slitte 4 — si stimolano contemporaneamente per la durata di 7" e con la stessa intensità di corrente il Telencephalon e il Diencephalon: per tutta la durata di 7", ossia per tutto il tempo che è durata l'eccitazione, non si è avuto il minimo movimento da parte della coda, anche 1" dopo che è finita l'eccitazione, se si toglie un piccolo dente dell'altezza di circa 1 mm che si è avuto fra il

5⁰⁰—6⁰⁰ della eccitazione. La curva si è andata poi rapidamente innalzando tanto da raggiungere un'altezza massima di mm 29, è andata poi però rapidamente decrescendo (Tav. 11 Fig. 27).

4. ore 16,1 — slitta 4 — si stimola il cervello anteriore (Telencephalon) per la durata di 17": si è avuta solamente una piccola contrazione dell'altezza di circa 5 mm e della durata di 3" quasi alla fine della eccitazione. Però, appena finita questa, si è avuta una curva di contrazione molto forte della coda che ha raggiunto l'altezza di 33 mm ed entro lo spazio di 45" è ritornata allo 0 (Tav. 11 Fig. 28).

5. ore 16,4 — slitta 4 — per lo spazio di 15" si stimola il Metencephalon. Appena applicati gli elettrodi su questa parte del cervello si è avuta una rapida contrazione della coda della durata di 2" e dell'altezza di 21 mm, poi per 2" si è avuto il riposo completo e quindi la curva si è rapidamente innalzata sino a toccare l'altezza di 40 mm, raggiunta la quale è andata rapidamente diminuendo a scala per ritornare allo 0 dopo 27" (Tav. 11 Fig. 29).

6. ore 16,7 — slitta 4 — per la durata di circa 12" si stimola contemporaneamente il Diencephalon e il Metencephalon. Non si è avuto alcun movimento della coda per la durata di 7" della eccitazione, dopo di che la curva si è rapidamente innalzata quasi verticalmente, ha raggiunto l'altezza di 26 mm, nella quale si è conservata per 11", dopo di che si è innalzata ancora di nuovo ed ha raggiunto l'altezza di 35 mm, ma gradatamente poi è andata declinando sino a raggiungere lo 0 dopo 2' dall'eseguita eccitazione (Tav. 11 Fig. 30).

Da queste esperienze si conclude:

1. (2, 3, 4) che il Diencephalon ha avuto una influenza spiccatamente inibitoria sopra l'azione il Telencephalon durante il tempo che è stata fatta l'eccitazione (Tav. 11 Fig. 26—28).

2. (4, 5, 6) Il Diencephalon ha una influenza inibitoria anche sul Metencephalon (Tav. 11 Fig. 28—30).

Esperienza 6. — *Scyllium canicula* cm 35 — 19./10. 1907. Si fanno scrivere sul cilindro affumicato le contrazioni della pinna pettorale destra e della coda.

1. ore 15,2 — slitta 5 — si stimola per la durata di 5" il Telencephalon. La pinna pettorale di destra, dopo 1" di eccitazione latente ha risposto con una energica curva di contrazione della durata di 11" e dell'altezza di 21 mm. La coda invece ha risposto con una contrazione appena applicato lo stimolo su questa parte del

cervello, la curva si è elevata immediatamente di 19 mm, è rimasta a quest'altezza per la durata di 2", poi è ridiscesa di 8 mm e si è innalzata gradatamente di nuovo sino a raggiungere un'altezza di 23 mm, alla quale è rimasta per circa 6" ed è andata poi gradatamente diminuendo sino a raggiungere lo 0 dopo 1' da che si era iniziata la contrazione.

2. ore 15,5 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 18". Dopo 2" da che era stato iniziato lo stimolo, la pinna pettorale destra ha risposto con tale energia, che la leva scrivente è uscita dalla carta affumicata e non si è ottenuto alcun tracciato netto. La coda invece ha risposto immediatamente allo stimolo e la curva di contrazione si è elevata verticalmente di 1 cm poi dopo 5" è ritornata allo 0, da dove si è elevata di nuovo sino ad un'altezza di 14 mm ed è discesa poi gradatamente sino a toccare lo 0, quando è stato finito lo stimolo.

3. ore 15,10 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 12"; dopo 2" da che si faceva lo stimolo la curva di contrazione della pinna pettorale destra si è elevata rapidamente sino all'altezza di 5 cm, e al momento che è stato finito lo stimolo è ridiscesa ad un'altezza di 22 mm, si è poi conservata all'altezza di 20 mm sino a che è stata seguita l'esperienza, cioè per la durata di 15". La coda, durante il tempo che è stato fatto lo stimolo ha risposto con due piccole curve di contrazione, di cui la prima della durata di circa 3" ha raggiunto un'altezza massima di 2 mm e la seconda della durata di 4" ha raggiunto un'altezza massima di 5 mm.

Da questa esperienza si conclude:

1. Che il tempo di eccitazione latente delle pinne pettorali è molto maggiore che non quello della coda. Ciò è razionale, perchè è difatti la coda che nei movimenti di fuga deve prima mettersi in moto e molto energicamente per sfuggire allo stimolo, al pericolo. Secondariamente si muovono poi le pinne pettorali. — Quindi il periodo di eccitazione latente deve essere minore, come difatti è, per la coda che per le pinne.

2. Che il Telencephalon ha un'azione motoria maggiore sulle pinne pettorali che sulla coda.

3. Che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sul movimento delle pinne pettorali ed inibitoria su quello della coda.

9. ore 15,40 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del

Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 15": la coda non ha avuta alcuna risposta motoria, mentre invece la pinna pettorale di destra, dopo 1" da che era stato iniziato lo stimolo, ha risposto con una energica curva di contrazione della durata di 3" e dell' altezza di 4 cm, è ridiscesa allo 0, però dopo 1" si è innalzata subito di nuovo ad un' altezza di 25 mm, levato un piccolo abbassamento si è conservata a quest' altezza per circa 6" ed è ritornata allo 0 appena cessato lo stimolo.

10. ore 15,42 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 5". Dopo 1" la curva di contrazione della pettorale destra si è elevata di 4 cm è rimasta e quest' altezza per circa 8", dopo il qual tempo è ritornata allo 0. La coda non ha risposto con alcuno effetto motorio.

Esperienza 7. — *Scyllium canicula* cm 36 — 21./10. 1907.

1. ore 9,55 — slitta 5 — si stimola per 11" il Telencephalon. La pinna pettorale destra ha subito risposto con una curva di contrazione della durata di 10" e dell' altezza di 3 cm, è rimasta allo 0 per 2" e si è innalzata quindi di nuovo sino a 18 mm ed è ritornata allo 0 dopo 6", salendo rapidamente nella ascesa e facendo un piccolo dente nella discesa. La coda ha dato una scossa rapidissima, appena applicato lo stimolo sul cervello della durata nemmeno di 1" e dell' altezza di 3 mm, poi durante tutto il periodo della stimolazione non ha dato risposta alcuna, finita questa è rimasta in leggera contrazione tonica (altezza 3 mm) per un tempo di 15", durante il quale è stata osservata.

2. ore 10 — slitta 5 — eccitazione del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 17". La coda non ha compiuto alcun movimento durante tutto il tempo della eccitazione, finita questa ha dato una piccola curva di contrazione della durata di 3" e dell' altezza di 3 mm. La coda ha risposto con una curva di contrazione fortissima 2" dopo che era stato iniziato lo stimolo, dell' altezza di 5 cm ed ha raggiunto lo 0 dopo 3".

3. ore 10,5 — slitta 5 — si stimola per la durata di 8" il Telencephalon: la coda non ha dato alcuna risposta motoria mentre la pinna pettorale di destra ha dato subito una curva che si è elevata all' altezza di 18 cm ed è ritornata allo 0 dopo 22", facendo nella discesa una curva irregolare e dentata.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon esplica una influenza dinamogenica sul Telencephalon, specialmente per

quanto riguarda i movimenti delle pinne pettorali, mentre invece rimane quasi senza effetto sopra i movimenti della coda.

4. ore 10,7 — slitta 5 — si stimola per 9" il Metencephalon: La coda ha subito risposto con una piccola curva di contrazione della durata di 2" e dell'altezza di 2 mm, la pinna pettorale destra invece ha dato subito una scossa rapidissima della durata di 1" e dell'altezza di 1 cm, dopo 1" di pausa la curva si è elevata sino a 4 cm ed a quest'altezza è rimasta per tutta la durata dello stimolo, dopo di che è discesa allo 0.

5. ore 10,11 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Metencephalon per la durata di 11": la coda ha risposto prima con una piccola curva di contrazione della durata di 2" e dell'altezza di 4 mm, dopo che è cessato lo stimolo è ritornata allo 0, e qui è rimasta per la durata di 8", quindi si è avuta una nuova curva di contrazione della durata di 5" con un'altezza di 7 mm. Per quanto riguarda la contrazione della pinna pettorale destra, appena applicato lo stimolo sul cervello, si è avuta una curva dell'altezza di 32 mm e della durata di circa 2", dopo 1" di pausa si è ottenuta un'altra curva della durata di circa 3" e dell'altezza di 13 mm, quindi si è avuto un periodo di riposo completo per la durata di 14", la curva quindi si è innalzata di nuovo ad un'altezza di 3 cm, è ridiscesa quindi per breve tempo, si è innalzata quindi sino a 5 cm ed è discesa allo 0 solo dopo 2'.

6. ore 10,19 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 8". Appena applicato lo stimolo sul cervello, sia la coda come la pinna pettorale destra sono entrate in movimento, la coda con una curva di contrazione della durata di circa 2" e dell'altezza di 3 mm, la pinna pettorale destra con una curva che prima si è elevata rapidamente a 26 mm, da qui è andata rapidamente crescendo sino a toccare i 4 cm ed a quest'altezza è rimasta per la durata di 6", dopo di che è discesa rapidamente.

7. ore 10,22 — slitte 5 — stimolazione contemporanea per la durata di 14" del Diencephalon e del Metencephalon. La pinna pettorale destra ha dato una curva di contrazione, che rapidamente si è elevata a 4 cm ed è poi ridiscesa allo 0 dopo circa 7"; dopo 3" di riposo si è avuta una piccola curva dell'altezza di 3 mm e della durata di 3", dopo 7" di riposo si ha un'altra curva dell'altezza di 5 mm e della durata di 5". La coda ha dato solo una piccola contrazione della durata di appena 1" e dell'altezza di 2 mm.

8. ore 10,26 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per

la durata di 6". La coda non ha dato risposta motoria alcuna mentre invece la pinna pettorale destra, dopo 2" che era stato iniziato lo stimolo, ha dato una curva che è andata lentamente aumentando a 27 mm poi lentamente decrescendo sino a ritornare di nuovo allo 0 dopo 21".

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica spiccatissima sulla funzionalità del Metencephalon.

Esperienza 8. — *Scyllium canicula* cm 32 — 21./10. 1907.

1. ore 15,37 — slitta 5 — si è eccitato per 10" il Telencephalon. Dopo 3" circa che si tenevano gli elettrodi sopra questa parte del cervello la pinna pettorale destra ha dato 3 curve di contrazione gradatamente ascendenti (mm 6, 21, 22), si è avuta poi una pausa di 5" dopo di che la curva si è innalzata a 24 mm ed è ritornata allo 0 dopo aver fatto un piccolo dente di circa 2 mm di altezza. Le 5 curve hanno avuto la massima durata di 2" ognuna, quindi sono state delle curve molto rapide. Per quanto riguarda la curva dei movimenti della coda, dopo 3" dall' inizio della eccitazione si è andata innalzando a scala facendo 3 denti il primo di 5 mm il 2° di 29 mm sinchè ha raggiunto un' altezza massima di 32 mm per ricadere poi allo 0, per ricrescere poi con una piccola curva dell' altezza di 3 mm per non rialzarsi poi più.

2. ore 15,41 — slitta 5 — si stimola contemporaneamente il Telencephalon e il Diencephalon per la durata di 10". Come risultato motorio si è avuto, per quanto riguarda la pinna pettorale di destra, una contrazione rapidissima della durata di 1" dell' altezza di 30 mm, si è avuto il riposo completo per 1" e per 8", poi la curva di contrazione si è innalzata di tanto che la leva non ha potuto scrivere neanche sulla carta affumicata. Appena finita l' eccitazione la curva è ritornata di nuovo allo 0. La curva di contrazione della coda si è iniziata dopo circa 1", che era stata cominciata l' eccitazione, si è innalzata rapidamente facendo un piccolo dente e raggiungendo l' altezza massima di 23 mm ed ha durato solo 5".

3. ore 15,46 — slitta 5 — si è fatta l' eccitazione del cervello anteriore (Telencephalon) per la durata di 13". La curva di contrazione delle pinne, iniziata dopo 2" dal cominciamento dell' eccitazione, ha raggiunto un' altezza massima di 39 mm ed ha durato solo 8". Minima è stata la curva di contrazione della coda, perchè quantunque abbia durato 6", pur tuttavia non si è elevata al disopra

dei 3 mm. Insomma ambedue le curve sono ritornate allo 0 anche prima che finisse la eccitazione elettrica.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon esplica un'influenza dinamogenica sopra la funzionalità del Telencephalon.

9. ore 16,10 — slitta 0 — si stimola per la durata di 12" il Telencephalon: la pinna pettorale destra ha risposto con una curva di contrazione dell'altezza di 1 cm e della durata di 2", mentre invece la coda non ha dato alcun effetto motorio.

10. ore 16,12 — slitta 0 — stimolazione del Metencephalon della durata di 5": la pinna pettorale destra ha dato una curva di contrazione dell'altezza di 4 cm e della durata di 3", iniziandosi, appena è stato posto l'elettrodo sopra questa parte del cervello. La coda invece ha dato una curva di contrazione dell'altezza massima di 1 cm, si è avuta dopo 3" dall'inizio dell'eccitazione e si è prolungata per un secondo circa dopo che questa era finita.

Da queste due esperienze si conclude che il Telencephalon esplica una influenza motoria specialmente sopra le pinne e quasi nulla sopra il resto del corpo, mentre il Metencephalon esplica la sua funzione sopra i movimenti del corpo e delle pinne.

11. ore 16,15 — slitte 0 — si stimolano contemporaneamente per 13" il Metencephalon e il Diencephalon. Dopo 2" che gli elettrodi erano sulle due differenti parti del cervello, si è avuta una energica contrazione della pinna pettorale di destra, tanto energica che la penna è uscita fuori della carta e nulla si è potuto scrivere. Il corpo invece ha risposto con 3 contrazioni abbastanza rapide, che hanno avuto luogo durante l'eccitazione, della durata ognuna di 1", 2", 3", dell'altezza rispettiva di cm 1 mm 19 mm 12. Dopo 9" che era finita l'eccitazione, si è avuta una nuova curva di contrazione della coda della durata di 4" e dell'altezza massima di 1 cm (Tav. 11 Fig. 33).

12. ore 16,17 — slitta 0 — si eccita il Metencephalon per la durata di 6". Appena messo lo stimolo sul cervello si è avuta una rapida contrazione della pinna pettorale destra, che ha raggiunto l'altezza massima di 4 cm ed è durata circa 3" (Tav. 11 Fig. 34).

Da questa esperienza si conclude (9—12) che il Telencephalon esplica una funzione prevalentemente motoria sopra le pinne pettorali ed al contrario il Metencephalon invece sulle pinne pettorali e sulla coda: il Diencephalon poi esplica una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Metencephalon: alcune volte il Metencephalon

esplica una influenza motoria sopra le sole pinne pettorali (Tav. 11 Fig. 31—34).

Esperienza 9 — *Scyllium canicula* cm 29 — 22./10. 1907.

1. ore 10,42 — slitta 5 — si fa la stimolazione per 7" del Telencephalon. Dopo 1" che gli elettrodi erano su questa parte del cervello, si è avuto uno spiccato effetto motorio da parte sia delle pinne come della coda, che ha durato, anche dopo che è cessato lo stimolo. La curva di contrazione della pinna è durata 17" e si è elevata così rapidamente in alto che la leva scrivente è uscita al di fuori del cilindro affumicato e si vede solo il tracciato perfettamente verticale della ascesa e discesa della curva. La coda ha risposto con un movimento tale che si è esplicito sotto forma di due curve, la prima più piccola della durata di 3" e dell'altezza di 12 mm, la seconda della durata di 10" e dell'altezza di 13 mm.

2. ore 10,44 — slitta 5 — si stimola di nuovo il Telencephalon per la durata di 7", dopo 1" che era stato applicato lo stimolo, si è avuta una rapida ascesa della curva di contrazione della pinna pettorale destra, si è elevata però di tanto, che la leva è uscita fuori del cilindro scrivente ed è stata della durata di 8": la curva di contrazione della coda si è elevata di 6 mm ed è stata della durata di 3".

3. ore 10,49 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Telencephalon per la durata di 8". Dopo 2" che era stato applicato lo stimolo, la curva di contrazione della pinna si è elevata immediatamente e per la durata di 27" ha dato una curva di contrazione di carattere molto anfrattuosso con salite e discese continue: l'altezza massima della curva è stata di 5 cm. Mentre invece la curva di contrazione della coda si è avuta solamente dopo 6" che si faceva la stimolazione, si è elevata ad un'altezza massima di 33 mm subito, a quest'altezza è rimasta per 6" e poi è andata decrescendo a scala sino a raggiungere lo 0.

4. ore 10,52 — slitta 5 — si stimola per la durata di 7" il Telencephalon. Appena applicato lo stimolo su questa parte di cervello, la pinna pettorale destra ha dato subito una curva di contrazione dell'altezza di 5 cm e della durata di 14". La coda ha risposto subito con una piccola elevazione dell'altezza massima di 3 mm e della durata di 2", si è avuta poi una pausa di 3" e la curva è salita subito ad un'altezza di 18 mm, è discesa poi rapidamente e regolarmente facendo solo un piccolo dente, è stata della durata di 19" questa seconda curva prima che toccasse lo 0.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Telencephalon.

5. ore 10,57 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 16": la pinna pettorale destra ha risposto con una curva di contrazione della durata di circa 4" e dell'altezza di 9 mm solo dopo 12" che era stato iniziato lo stimolo, mentre invece la coda ha risposto allo stimolo dopo 6" che era stato iniziato e con una curva di contrazione che è andata gradatamente salendo sino a raggiungere l'altezza di 32 mm ed è stata della durata di 22" prima di raggiungere lo 0 (Tav. 11 Fig. 35).

6. ore 11 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon della durata di 8". Dopo circa 2" che gli elettrodi erano su queste parti del cervello, sia la pinna pettorale destra come la coda hanno risposto con due curve di contrazione, la pinna con una dell'altezza massima di 27 mm e della durata complessiva di 17"; la coda con una curva dell'altezza massima di mm 20 e che si è successivamente mantenuta poi ad un'altezza massima di mm 14 per tutta la durata dell'esperienza che è stata seguita per 35" (Tav. 11 Fig. 36).

7. ore 11,3 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 9". Dopo 2" che era stato iniziato lo stimolo la pinna pettorale destra ha dato una curva regolarissima di contrazione dell'altezza di 28 mm e della durata di 10". La coda invece, che era già in forte contrazione tonica dalla esperienza antecedente, ha elevata la sua curva solo di 2 mm e poi si è abbassata rapidamente allo 0, che era 1 cm al disotto dell'apice di questa curva, la quale ha durato complessivamente 5" (Tav. 11 Fig. 37).

8. ore 11,6 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 9". Appena messi gli elettrodi su queste parti del cervello, sia la pinna pettorale destra come la coda hanno risposto con due curve energiche di contrazione, che si sono elevate sino ad una altezza massima di 58 mm, ed ambedue sono rimaste in contrazione tonica fortissima, quella della pinna quasi sempre ad un'altezza di 4 cm e quella della coda ad una di 3 cm, hanno raggiunto poi lo 0 dopo circa 50", il tempo insomma durante il quale sono state seguite (Tav. 11 Fig. 38).

Da questa esperienza (Tav. 11 Fig. 35—38) si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sopra la funzionalità del Metencephalon.

Esperienza 10. — *Scyllium canicula* cm 25 — 23/10. 1907.

1. ore 14,10 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 8" : la pinna ha dato subito una contrazione rapidissima dopo 2" che si faceva l'eccitazione e che si è elevata subito a 45 mm ed è ridiscesa allo 0, dopo 2" da che era stata finita l'eccitazione. La coda invece ha risposto immediatamente allo stimolo, ha dato una curva che si è elevata rapidamente di 26 mm, si è abbassata rapidamente di circa 8 mm ed ha raggiunto lo 0 contemporaneamente alla curva della pinna.

Da questa esperienza si conclude che la stimolazione del Telencephalon porta ad un movimento delle pinne pettorali e della coda, però il movimento della coda avviene molto prima di quello delle pinne: questo fatto ci conduce a ritenere che quando uno *Scyllium* deve iniziare un movimento di natazione muove prima la coda e poi le pinne, difatti è colla coda che l'animale fugge e compie il suo nuoto, mentre le pinne pettorali servono solamente a dare la direzione del nuoto all'animale come è stato già visto.

2. ore 14,14 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 9". Appena posti gli elettrodi su queste parti del cervello la coda ha risposto subito con una curva di contrazione dell'altezza di 51 mm, dopo 2" è ritornata quasi allo 0 per elevarsi quasi subito di nuovo a 41 mm, è discesa quindi di nuovo di 22 mm per risalire consecutivamente a 18 mm e scendere poi gradatamente allo 0: la durata totale della curva è stata di 16". La pinna pettorale destra ha dato una rapidissima scossa appena applicati gli elettrodi sul cervello, scossa fulminea, dell'altezza di 1 mm, poi è ritornata allo 0, è rimasta in questo stato 4", poi si è elevata all'altezza di 50 mm per discendere allo 0 dopo 32".

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Telencephalon.

3. ore 14,16 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 6"; la pinna ha risposto con una rapidissima scossa dell'altezza di 11 mm è rimasta poi allo 0 per 4" e si è innalzata quindi di nuovo a 50 mm per rimanere poi stazionaria a 30 mm. La coda ha dato una rapidissima contrazione dell'altezza di 44 mm che è andata mano mano poi discendendo sino allo 0 dopo 28".

4. ore 14,26 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Myelencephalon e del Diencephalon per la durata di 11": applicati gli elettrodi sul cervello la coda ha dato 3—4 scosse rapidissime,

la curva si è poi elevata all' altezza di 42 mm per rimanere stazionaria a 30 mm per tutta la durata dell' esperienza. La pinna ha risposto subito con una scossa fortissima, poi è ritornata allo 0, dopo 3" si è rapidamente elevata a 38 mm, è ridiscesa a 2 mm per risalire poi a 50 e ridiscendere poi allo 0, alla fine della eccitazione è ritornata allo 0.

5. ore 14,32 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 5": la coda ha dato una curva che si è elevata subito a 27 mm, è rimasta stazionaria in questo stato per 3" è ridiscesa poi di 13 mm rimanendo altri 3" in questo stato ed è rimasta poi stazionaria ad un' altezza di 30 mm. La pinna pettorale destra si è elevata dando una curva di 50 mm e finita l' eccitazione è ridiscesa allo 0, è risalita di nuovo immediatamente a 50 mm e lì è rimasta.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una leggera influenza inibitoria sul Myelencephalon.

6. ore 14,36 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Myelencephalon e del Diencephalon per la durata di 11": la pinna ha dato subito una curva che si è elevata rapida a 50 mm e lì è rimasta per tutta la durata dell' esperienza, la curva della coda invece si è elevata rapidamente a 23 mm, dopo 4" aveva raggiunto i 26 mm, si è abbassata gradamente allo 0 per risalire di nuovo a 31 mm quasi alla fine della eccitazione, e rimanere poi stazionaria a 29 mm per tutta la durata dell' esperienza.

Da questa esperienza anche si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sul Myelencephalon.

7. ore 14,41 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 9": la coda ha dato una curva di contrazione che si è elevata di 7 mm e che è discesa poi mano mano allo 0, la pinna invece ha dato subito una curva dell' altezza di 50 mm che alla fine della eccitazione era discesa a 21 mm e da qui poi mano mano è andata allo 0.

8. ore 14,45 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 5": dopo 2" da che era stata iniziata la stimolazione, la coda ha dato una curva di contrazione che si è elevata a 8 mm e che è andata poi mano mano discendendo allo 0, la pinna invece ha dato una scossa dell' altezza di 25 mm, ridiscesa di 1 mm si è elevata a 50 mm, a tale punto è rimasta durante tutta la durata della osservazione. Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sul Telencephalon.

9. ore 14,50 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 5": la pinna pettorale destra ha dato subito una scossa dell'altezza di 25 mm, discesa quindi di 1 mm e risalita quindi rapidamente a 50 mm e qui è rimasta per tutta la durata dell'esperienza. La coda invece ha dato una curva di contrazione che si è rapidamente innalzata a 16 mm ed è andata poi gradatamente scendendo sino allo 0 dopo 17" dall'inizio della contrazione (Tav. 11 Fig. 39).

10. ore 14,52 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Telencephalon per la durata di 8": la pinna pettorale destra ha dato una scossa dell'altezza di 40 mm, si è abbassata quindi di nuovo per elevarsi in seguito a 50 mm, si è andata quindi successivamente abbassando e sollevando per ritornare allo 0 dopo 35". La coda ha dato una curva di 30 mm e a questo punto è rimasta per tutta la durata dell'esperienza (Tav. 11 Fig. 40).

11. ore 14,55 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 9": sia la pinna come la coda hanno risposto subito alla stimolazione, la pinna con una curva di 45 mm e che è andata abbassandosi poi allo 0 dopo 21", la coda invece ha dato una rapidissima scossa che si è elevata a 19 mm e poi è andata mano mano degradando sino a raggiungere lo 0 dopo 25" (Tav. 11 Fig. 41).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sul Myelencephalon (Tav. 11 Fig. 39—41).

Esperienza 11. — *Scyllium canicula* cm 30 — 24./10. 1907.

1. ore 9,56 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 10"; la pinna ha risposto con due bellissime curve di contrazione dell'altezza di 24 mm e che hanno durato tutto il tempo della eccitazione, l'altra dell'altezza di 20 mm e che è durato 2" e che si è iniziata quando è finita l'eccitazione. La coda, 2" prima che finisse l'eccitazione, ha dato una curva dell'altezza di 3 mm e della durata di 5" (Tav. 11 Fig. 42).

2. ore 10,2 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 7". La pinna pettorale destra ha risposto con due curve di contrazione: la prima molto piccola della durata di 2" e dell'altezza di 5 mm, la seconda dell'altezza di 8 mm e della durata di 5". La curva della coda è andata elevandosi a scala mano mano sino all'altezza di 16 mm: raggiunto quest'apice è rapidamente discesa (Tav. 11 Fig. 43).

3. ore 10,5 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per

la durata di 8": la pinna pettorale destra ha dato una curva che non si è innalzata nemmeno di 1 mm e non ha durato nemmeno 1". La coda ha dato una curva che si è innalzata prima all'altezza di 8 mm, poi si è abbassata di nuovo per risalire a 5 mm e rimanere costantemente ad un'altezza di 4 mm (Tav. 11 Fig. 44).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sul Telencephalon (Tav. 11 Fig. 42—44).

4. ore 10,8 — slitta 3 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 9": la pinna pettorale ha risposto con una curva della durata di 4" e dell'altezza di 28 mm, la coda con due curve di contrazione di cui la prima è stata una vera e propria scossa dell'altezza di 8 mm, poi si è avuta una curva di contrazione dell'altezza di 8 mm e della durata di circa 4" (Tav. 11 Fig. 45).

5. ore 10,15 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 8". La coda ha risposto subito con due scosse dell'altezza di 5 mm, poi la curva di contrazione è andata rapidamente aumentando sino a raggiungere l'altezza di 24 mm, è poi ridiscesa per innalzarsi di nuovo a 13 mm, discesa quindi allo 0 si è elevata a 8 mm sino a toccare lo 0 dopo 36", fine della contrazione. La pinna ha risposto allo stimolo solo alla fine di questo, ha dato una curva che si è elevata rapidamente a 32 mm ed è ritornata allo 0 dopo la complessiva durata di 15". (Tav. 11 Fig. 46).

6. ore 10,20 — slitta 3 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 8". Sia la coda come la pinna pettorale destra hanno dato una prontissima risposta motoria. La pinna ha dato un gruppo di contrazioni molto grandi, di cui la più alta è di 21 mm ed è rimasta poi in stato tonico all'altezza di 6 mm per tutta la durata dell'esperienza ritornando nel frattempo alla ascissa. La coda ha dato due scosse fortissime, appena iniziata l'eccitazione, della distanza di 4" l'una dall'altra e dell'altezza rispettivamente di 13—11 mm, è rimasta poi allo 0 sino alla fine della eccitazione, dopo di che ha dato una curva che si è innalzata sino a 17 mm per 2 volte, si è riabbassata quindi allo 0, si è innalzata di nuovo ad 1 cm ed è ritornata mano mano allo 0 dopo 43" dall'inizio della eccitazione (Tav. 11 Fig. 47).

7. ore 10,26 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 10": la pinna, se si toglie la leggera scossa di circa 1 mm di altezza e nemmeno della durata di 1", avuta all'inizio della eccitazione, è rimasta asso-

lutamente immobile per tutta la durata di questa, poi la curva di contrazione si è andata mano mano sollevando per raggiungere l'altezza di 15 mm, dopo 10" dall'inizio della curva è ritornata allo 0 dove è rimasta per 6", ha dato poi una curva della durata di 25" la cui altezza massima è stata di 11 mm, dopo questo tempo è ritornata allo 0. La coda invece ha risposto subito dopo 2" dall'eccitazione con una scossa dell'altezza di 1 cm, si è avuta quindi una curva dopo 1" di pausa con due punte, di cui una dell'altezza di 19 mm e l'altra di 22; finita l'eccitazione è rimasta allo 0 per 10" poi si è innalzata di nuovo a 12 mm, si è riabbassata a 5, è risalita a 15 mm, poi si è abbassata di nuovo leggermente per risalire a 17 mm per decrescere e rimanere costantemente all'altezza di un cm per tutta la durata della osservazione (Tav. 11 Fig. 48).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Metencephalon specialmente per quanto riguarda i movimenti della coda, perchè per quanto riguarda le pinne talvolta durante la eccitazione si ha un vero e proprio fenomeno di inibizione (Tav. 11 Fig. 45—48).

8. ore 10,33 — slitta 3 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 12": la pinna ha risposto subito con una contrazione della durata di 2" e dell'altezza di 2 mm, dopo di che è rimasta assolutamente immobile, la coda invece ha dato subito una scossa dell'altezza di 1 cm, è rimasta allo 0 per 4", poi ha dato una curva di 5 mm, dopo 2" di pausa un'altra di 14 mm di altezza e della durata rispettiva di 2—3", dopo di che è ritornata allo stato di riposo per innalzarsi di nuovo alla fine della contrazione e dare una curva tortuosa dell'altezza media di circa 7 mm e della durata di 10", dopo di che è rimasta costantemente ad una altezza di 5 mm per tutta la durata dell'esperienza (Tav. 12 Fig. 49).

Esperienza 12. — *Scyllium canicula* cm 40 — 25./10. 1907.

1. ore 10,5 — slitta 5 — si stimola per la durata di 6" il Telencephalon, dopo 2" che era stata fatta la stimolazione si ottiene una curva di contrazione di 4 mm e della durata di 2": questo per quanto riguarda la coda, perchè le pinne sono rimaste completamente immobili.

2. ore 10,8 — slitta 5 — si stimola per la durata di 6" il Myelencephalon: le pinne non hanno risposto affatto allo stimolo, mentre invece la coda ha avuto una contrazione di 5 mm e della durata di circa 2".

3. ore 10,11 — slitta 5 — si stimola per la durata di 6" il Telencephalon, la coda ha risposto con una minima contrazione dell'altezza nemmeno di 1 mm e nemmeno della durata di 1"; invece la pinna pettorale destra ha dato una curva di contrazione che si è subito innalzata a 4 cm ed è andata allo 0 solo dopo 29", da che era stata iniziata la stimolazione.

4. ore 10,13 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 8": la coda non ha risposto affatto allo stimolo, mentre invece la pinna pettorale destra ha dato una scossa che si è elevata di 3 cm e che è andata successivamente diminuendo sino a divenire nulla dopo 26" dall' inizio della stimolazione.

5. ore 10,15 — slitta 5 — si stimola il Telencephalon per la durata di 6". La coda non ha dato alcuna risposta, mentre invece la pinna pettorale destra ha dato una scossa che si è rapidamente elevata a 3 cm ed è andata poi mano mano diminuendo sino a rimanere all'altezza di 1 cm anche dopo passati 30" dallo stimolo.

6. ore 10,18 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 5": la coda è rimasta immobile, la pinna pettorale ha dato una scossa che si è elevata a 3 cm ed anche dopo 20" dall' inizio della stimolazione è rimasta ad una altezza di 2 cm.

Da queste esperienze si conclude che il Diencephalon non ha avuto influenza alcuna sulla funzionalità del Telencephalon. Si vede inoltre, che sia stimolando il Telencephalon solamente come anche talvolta insieme al Diencephalon, mentre le pinne pettorali possono muoversi, la coda può rimanere anche immobile.

7. ore 10,24 — slitta 5 — si stimola per 10" il Telencephalon: la coda ha risposto immediatamente, prima con una curva dell'altezza di 4 mm e della durata di 1", poi, dopo 2" di pausa, con un'altra curva dell'altezza di 5 mm e della durata di 2", poi si è avuto il riposo completo. La pinna pettorale di destra ha risposto allo stimolo con una scossa di 12 mm; è rimasta a quest'altezza per lo spazio di circa 3", poi si è abbassata di nuovo, però solo per circa 2", per innalzarsi quindi ad un'altezza di 27 mm ed andare poi rapidamente decrescendo sino a mantenersi all'altezza di 4 mm dopo 35" dall'inizio della stimolazione.

8. ore 10,26 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Telencephalon per la durata di 7". 1" dopo che gli elettrodi erano su queste parti del cervello sia la pinna pettorale

destra come la coda hanno risposto con movimenti abbastanza energici. La pinna ha dato una curva di 13 mm di altezza e che ha avuto la durata della eccitazione, la coda invece ha dato una curva di 17 mm e della durata di 5" (Tav. 12 Fig. 50).

9. ore 10,30 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di circa 8". La pinna pettorale destra ha dato 3 piccole curve, che sono andate gradatamente aumentando di altezza e di durata: sono rispettivamente alte mm 2, 4, 5 ed hanno avuto la durata di 1" 2" 2½". La coda ha dato subito una curva di contrazione che si è elevata a 5 mm e, dopo un leggero abbassamento sino a 6 mm, complessivamente è stata della durata di 3", si è avuta poi una pausa di altri 3" e finalmente si è avuta una curva dell'altezza di 4 mm e della durata di 1" (Tav. 12 Fig. 51).

10. ore 10,34 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon della durata di circa 7": la pinna ha risposto prima con una curva dell'altezza di 6 mm e della durata di circa 3", immediatamente però si è avuta una curva dell'altezza di 8 mm e della durata di circa 5". La coda invece ha dato una curva dell'altezza di 5 mm e della durata di circa 2" (Tav. 12 Fig. 52).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza dinamogena sulla funzionalità del Telencephalon (Tav. 12 Fig. 50—52).

11. ore 10,36 — slitta 5 — si stimola il Myelencephalon per la durata di 6": la pinna non ha dato alcuna risposta motoria, mentre invece la coda ha dato prima una curva dell'altezza di 12 mm e della durata di circa 3" e, dopo 1" di pausa, un'altra curva dell'altezza di 4 mm e che ha durato lo stesso tempo.

12. ore 10,39 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Myelencephalon per la durata di 5": la pinna pettorale destra ha dato una curva dell'altezza massima di 18 mm e che è ritornata allo 0 dopo 54". La coda, appena applicato lo stimolo, ha dato una rapidissima scossa, poi la curva di contrazione è andata mano mano salendo sino a raggiungere un'altezza massima di 29 mm e che è stata della durata di 11" (Tav. 12 Fig. 53).

13. ore 10,41 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 10". La coda ha dato una minima contrazione dell'altezza di 5 mm e della durata di 2", mentre invece la pinna ha dato una curva di contrazione che si è elevata sino a 44 mm e che è ritornata allo 0 dopo 39" (Tav. 12 Fig. 54).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una leggera influenza inibitoria sul Myelencephalon (Tav. 12 Fig. 53, 54).

14. ore 10,49 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 6": la pinna ha dato una curva che è andata gradatamente salendo sino a 3 cm ed è stata della durata di 18", la coda invece ha dato una scossa rapidissima alta 26 mm, è rimasta solo 2" a quest' altezza e poi è andata rapidamente decrescendo in modo che la curva non ha durato nemmeno 8".

15. ore 10,54 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon per la durata di 7". Appena cominciata l'eccitazione si è avuta una curva dell' altezza di 5 mm e della durata di circa 3", curva che si è elevata sino a 26 mm ed è ritornata allo 0 dopo 32". La coda invece ha risposto solo quasi alla fine della eccitazione con una curva dell' altezza di 8 mm e della durata di circa 3", si è avuta poi una pausa di circa 4" e quindi una nuova piccola curva dell' altezza di circa 2 mm e della durata di circa 3".

16. ore 10,58 — slitta 0 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 11". La coda solo all' inizio della contrazione ha dato una curva dell' altezza nemmeno di 1 mm e nemmeno della durata di 1". La pinna al contrario ha dato subito una curva dell' altezza di 31 mm, che poi è risalita a 32 mm per poi ridiscendere gradatamente allo 0: ha avuto una durata totale di 25".

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza inibitoria sulla funzionalità del Telencephalon, più sulla motilità delle pinne pettorali che su quella della coda.

17. ore 11,4 — slitta 0 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 5": la pinna pettorale ha dato una curva di contrazione gradatamente ascendente dell' altezza massima di 45 mm e della durata di 47". La coda invece ha dato una rapidissima scossa che ha raggiunto l' altezza di 13 mm e che non ha durato nemmeno 1", si è avuta poi una pausa di 4", dopo di che una nuova curva dell' altezza di 8 mm e della durata di 2".

18. ore 11,7 — slitte 0 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Myelencephalon per la durata di 6". La pinna pettorale destra ha dato subito una rapida scossa dell' altezza di 5 cm e che si è andata poi elevando sino a 6 cm ed è poi ritornata ascendere sino a rimanere ad una altezza di 1 cm: il tracciato della curva è seguito per circa 3'. La coda invece ha dato una piccola contrazione dell' altezza di 1 mm e della durata di circa 1", appena iniziata la stimolazione, poi si è avuta una pausa di circa 3" e

quindi una nuova curva dell'altezza di 14 mm e della durata di circa 3".

19. ore 11,11 slitta 0 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 7": la coda non ha dato nessuna risposta, mentre invece la pinna pettorale destra ha dato una curva che si è elevata ad un'altezza di 39 mm, è andata poi decrescendo sino a rimanere dopo 35" ad un'altezza di 3 cm.

Da questa esperienza si conclude, come il Diencephalon ha una influenza dinamogenica sulla funzionalità del Myelencephalon.

Esperienza 13. — *Scyllium canicula* cm 42 — 26./10. 1907.

1. ore 10,28 — dopo avere stabilito la corrente massima per ottenere un effetto motorio, andando a stimolare il Telencephalon, si stimola questo tenendo a 5 l'apparecchio d'induzione. Si ottiene immediatamente un effetto motorio molto netto a carico della coda, la curva di contrazione si eleva di cm 1,9 (Tav. 12 Fig. 55).

2. ore 10,31 — tenendo ambedue le slitte a 5 si fa la eccitazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon. Si è avuto immediatamente un movimento della coda, però questo non è stato molto energico, difatti la curva di contrazione si è innalzata solo di cm 0,8, questa curva grande era stata preceduta da una più piccola dell'altezza di circa 1 mm (Tav. 12 Fig. 56).

3. ore 10,35 — tenendo sempre la slitta a 5 si fa di nuovo l'eccitazione del Telencephalon, si ottengono due curve nette di contrazione della coda la prima di mm 11 e la seconda di mm 10 (Tav. 12 Fig. 57).

4—5. ore 10,38—10,40 — slitta 5 — si fanno due eccitazioni consecutive del Metencephalon: nella prima si è ottenuto un manifesto movimento della coda (mm 16), una curva che si innalza rapidamente e poi va degradando a forma di scala, mentre le pinne si sono mosse appena di 1 mm; al contrario invece, nella seconda eccitazione fatta, la coda ha dato una curva dell'altezza di appena 1 mm e le pinne una di 24 mm (Tav. 12 Fig. 58).

6. ore 10,42 — slitte 5 — si fa la stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Metencephalon: la curva delle pinne si è innalzata di 4 cm e quella della coda di quattro mm.

7. ore 10,47 — slitte 5 — si ripete di nuovo l'eccitazione delle stesse parti del cervello; sia da parte delle pinne come da parte della coda si è avuto un gruppo di curve, la più alta di quella delle pinne è stata di mm 6 e di quella della coda di mm 7, però si deve

notare che non coincidevano perfettamente fra di loro, difatti quando la curva della coda era più alta, quella delle pinne era più bassa e viceversa (Tav. 12 Fig. 59).

8. ore 10,52 — slitta 5 — stimolando di nuovo il Metencephalon non si è avuto effetto motorio alcuno. Ciò deve essere sicuramente dipeso dalla stanchezza dell' animale, difatti aumentando l'intensità della corrente indotta si ha di nuovo un manifesto effetto motorio.

9. ore 10,55 — slitta 0 — stimolazione del Metencephalon: si è avuto immediatamente un innalzamento della curva delle pinne di mm 13 e della curva della coda di mm 8 (Tav. 12 Fig. 60).

10. ore 10,57 — slitte 0 — si fa la stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Metencephalon: la curva di contrazione delle pinne si è innalzata di mm 28 e quella della coda di mm 3.

11. ore 11 — slitta 0 — stimolato il Metencephalon si hanno due curve di differente altezza e di differente forma: quella delle pinne si va gradatamente sollevando raggiungendo un' altezza massima di cm 2 per ricadere poi repentinamente, quella della coda invece si solleva leggermente per circa 4 mm e rimane a quest'altezza per 10", poi si innalza repentinamente per raggiungere un' altezza massima di mm 13, repentinamente poi ricade (Tav. 12 Fig. 61).

12. ore 11,4 — slitte 0 — si fa di nuovo la stimolazione del Diencephalon e del Metencephalon. La curva delle pinne si innalza pochissimo, appena di mm 4, mentre quella della coda si innalza di mm 15: la curva delle pinne è divisa in due bene distinte curve, mentre quella della coda in 3 curve gradatamente decrescenti (Tav. 12 Fig. 62).

13. ore 11,6 — slitta 0 — l'animale non si trova più in buone condizioni, si fa ancora una volta la stimolazione del Metencephalon: le curve che si ottengono dalla coda e dalle pinne raggiungono appena l'altezza di mm 4.

Conclusione. Da questa esperienza si conclude (1—3) (Tav. 12 Fig. 55—57), che il cervello intermedio (Diencephalon) ha un' azione fortemente inibitoria sulle funzioni esplicate dal cervello anteriore (Telencephalon) e che il Diencephalon ha un' azione inibitoria sul Metencephalon (5—7—9—11—12) (Tav. 12 Fig. 58—62): sembra che questa influenza inibitoria si manifesti più sui movimenti delle pinne pettorali che della coda.

Esperienza 14. — *Scyllium canicula* cm 33 — 26./10. 1907. Si finisce di fissare sull'apparecchio alle ore 15,25.

1. ore 15,31 — slitta 5 — appena si mettono gli elettrodi sul

cervello anteriore (Telencephalon) si ha immediatamente, a forma di scala, un innalzamento di mm 31 della curva di contrazione della coda, che rimane consecutivamente quasi sempre alla stessa altezza in contrazione tonica. Le pinne non hanno risposto affatto allo stimolo.

2. 3. ore 15,35—15,41 — slitte 5 — stimolato contemporaneamente il cervello anteriore (Telencephalon) ed intermedio (Diencephalon) si ha un leggero abbassamento della curva di contrazione della coda (mm 28 — mm 14), che però rimane per un lungo tempo in contrazione tonica.

4. 5. ore 15,44—15,47 — slitta 5 — stimolato il cervello anteriore (Telencephalon) si è di nuovo avuto un innalzamento della curva di contrazione della coda (mm 22—33) im modo che ha raggiunto il valore che aveva all' inizio dell' esperienza, anzi lo ha anche sorpassato.

7.—9. ore 15,54—15,62 — slitta 5 — si comincia collo stimolare il Metencephalon; sia le pinne pettorali come anche la coda non danno una curva di contrazione molto forte. Appena invece si vada a stimolare contemporaneamente il Metencephalon e il Diencephalon, si ha un aumento molto forte in altezza in ambedue le curve, che però non sono così grandi come quella che si ottiene in ultimo sia da parte delle pinne pettorali che della coda stimolando il solo cervello anteriore.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una spiccata azione inibitoria sulla funzionalità del Metencephalon. Talvolta, per cause che ci sono ignote, questa influenza inibitoria non è molto netta, forse dipenderà ciò da stanchezza ed esaurimento dei centri nervosi.

Esperienza 15. — *Scyllium canicula* cm 35 — 30./10. 1907.

Si fanno vari tentativi di stimolazione di varie parti del cervello, e non si ottiene alcun evidente risultato motorio.

1. ore 14,9 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon: l'animale dà una contrazione molto breve e di appena 2 mm di altezza della coda, mentre dà una contrazione abbastanza forte della pinna pettorale destra (altezza massima mm 26), ma relativamente molto breve, perchè è finita, appena terminata l'eccitazione, che è durata 8".

2. ore 14,13 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Telencephalon e del Diencephalon. L'eccitazione, durata da ambo i lati 10", ha avuto per risultato, per quanto riguarda la curva di contrazione della coda, prima un forte abbassamento poi un leggero sollevamento di circa 6 mm al disopra della ascissa e lì è rimasta per

tutto il tempo che è stata seguita (circa 1'); la curva della pinna pettorale destra si è elevata, appena portato lo stimolo sul cervello, prima come una punta, una scossa di 33 mm e dopo essersi abbassata di 7 mm si è sollevata di nuovo sino all'altezza di 36 mm per ritornare poi allo 0 dopo 59" dalla elevazione iniziale.

3. ore 14,16 — slitta 5 — stimolazione per 13" del Telen-cephalon: si è avuta subito una contrazione delle pinne (altezza della curva 31 mm) e della coda dell'animale (14 mm), questa curva poi ci denota che la coda dell'animale è rimasta, almeno per tutto il tempo che è stato osservato, in contrazione tonica piuttosto forte, mentre le pinne dopo pochi secondi si sono immediatamente rilasciate.

4. ore 14,20 — slitta 5 — è stato stimolato per la durata di 14" il Myelencephalon: la pinna pettorale destra ha risposto con una contrazione di 21 mm, che sia nella ascesa come nella discesa presenta molti denti. La curva di contrazione della coda si è elevata di mm 23 ed è rimasta in contrazione tonica molto forte (circa 1 cm dalla ascissa).

5. ore 14,23 — slitte 5 — stimolazione contemporanea per 10" del Diencephalon e del Myelencephalon. Immediatamente, sia la pinna pettorale destra come anche la coda, hanno risposto con fortissime contrazioni, anzi le prime due della pinna sono state così violente che la penna scrivente è uscita dalla carta affumicata e non si è potuto seguirne il decorso. A queste due grandi curve è successo un periodo di pausa completa, dopo di che si è avuta una curva dell'altezza di 9 mm. La curva di contrazione della coda si è elevata ad una altezza massima di 36 mm, ha un aspetto molto anfrattoso e irregolare, è rimasta infine ad una altezza di 22 mm dalla ascissa.

6. ore 14,31 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon per 11". Dopo 1" che era stata iniziata la stimolazione, la pinna pettorale destra si è contratta arrivando ad un'altezza massima di mm 29: la caratteristica di questa curva è stata che sia nella ascesa come nella discesa è tutta completamente seghettata, mentre invece la curva, che ci sta a dinotare la contrazione della coda si è innalzata abbastanza regolarmente ad una altezza di 35 mm e a questa altezza è rimasta per circa 2', durante cioè tutto il periodo di tempo che è stata seguita.

7. ore 14,35 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Myelencephalon per 10". La pinna pettorale di destra ha risposto con 3 contrazioni che sono andate mano mano aumentando di altezza e che sono di carattere differente una dal-

l'altra. La prima è data da due piccole contrazioni, di cui la più alta è di 33 mm e la più bassa che precede questa è alta appena 1 mm. La seconda raggiunge una altezza massima di 37 mm ed è della durata di circa 8" ed al suo apice presenta una specie di piano. Sussegue la terza che si eleva ad una altezza di 43 mm e lì rimane per la durata di 19" che è stata seguita. La curva di contrazione della coda è molto anfrattuosa, ha durato 34" e si può considerare come il complesso di più curve gradatamente salienti e discendenti.

8. ore 14,38 — slitta 5 — stimolazione per circa 10" del Myelencephalon. Dopo 1" che era stata iniziata l'eccitazione si sono contratte sia la pinna pettorale come anche la coda. La curva della pinna, rapidamente saliente, ha raggiunto l'altezza di 24 mm poi è andata gradatamente discendendo e dopo 18" di questa discesa a scala è ritornata allo 0. Mentre invece la curva di contrazione dalla coda si è dapprima elevata all'altezza di circa 9 mm, poi è ridiscesa rapidamente e dopo 3"—4", senza ritornare allo 0, si è elevata di 38 mm, è ridiscesa quasi subito ed è rimasta stazionaria all'altezza di 15 mm.

Da questa esperienza si conclude:

1. (1, 2, 3.) Il Diencephalon esplica una doppia azione sul Telencephalon: ha una azione leggermente inibitoria sui movimenti della coda mentre invece sembra, che abbia una funzione dinamogenica sui movimenti delle pinne.

2. (6, 7, 8.) Il Diencephalon esplica una funzione dinamogenica sul Myelencephalon.

Esperienza 16 — *Scyllium canicula* cm 38 — 31./10. 1907.

1. ore 15,30 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon, però la stimolazione rimane senza effetto, si prosegue poi successivamente a stimolare (2, 3, 4, 5) il Telencephalon solamente e talvolta contemporaneamente anche il Diencephalon, però tutte le eccitazioni riescono senza effetto date le tristi condizioni dell'animale: si sospendono quindi le esperienze.

Esperienza 17 — *Scyllium canicula* cm 44 — 2./11. 1907.

1.—2. ore 13,36—13,38 — si fanno due eccitazioni con slitta 5 sul cervello anteriore (Telencephalon), ma rimangono senza effetto.

3. ore 13,41 — slitta 3 — si stimola per un periodo di 7" il Telencephalon: le pinne sono rimaste assolutamente immobili e la coda si è contratta in modo da darci una curva che lentamente ha

raggiunto l'altezza di 18 mm e lì è rimasta stazionaria, almeno per due minuti che è stata seguita.

4. ore 13,46 — slitte 3 — stimolazione contemporanea per 19" del Telencephalon e del Diencephalon. La pinna pettorale destra ha dato una curva che si è elevata di appena 1—2 mm, mentre si sono avute 3 belle contrazioni, gradatamente diminuenti della coda, la prima alta 33 mm, la seconda 23 mm e la terza 10 mm, poi si è andata gradatamente innalzando per rimanere stazionaria a mm 22.

5. ore 13,51 — slitta 3 — eccitazione del cervello anteriore (Telencephalon) per la durata di 11". Le pinne rimangono assolutamente immobili; la coda, che si trovava in leggero stato di contrazione tonica dalle esperienze antecedenti, ha dato una curva, che si è abbastanza abbassata (mm 7), poi è risalita rapidamente di nuovo per poi ridiscendere a guisa di scala dopo aver raggiunto un' altezza massima di 28 mm.

Da questa esperienza si conclude che il cervello intermedio (Diencephalon) esplica una leggera funzione dinamogenica sulla funzionalità del cervello anteriore (Telencephalon).

6. ore 13,54 — slitta 3 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 13". Come conseguenza si è avuto, che le pinne sono rimaste quasi completamente immobili, si è avuto un accenno di contrazione di appena $\frac{1}{2}$ mm, mentre invece l'effetto motorio della coda è stato molto forte e netto: si è osservata dapprima una curva dell'altezza di 9 mm, poi è andata decrescendo sino ad innalzarsi di nuovo a 43 mm, va diminuendo poi lentamente e rimane stazionaria a 13 mm, almeno per la durata di circa 1' $\frac{1}{2}$ che è stato preso il tracciato di queste curve.

7. ore 13,56 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Myelencephalon e del Diencephalon per la durata di 13'. Le pinne non si sono sollevate nemmeno di $\frac{1}{2}$ mm: si è avuto appena appena un accenno di contrazione. Mentre invece la coda ha dato 6 curve di contrazione molto nette, la più alta delle quali è stata di 24 mm e tutte, come si vede bene dal tracciato, sono state completamente differenti l'una dall'altra. Finita l'eccitazione l'ultima curva è andata gradatamente decrescendo per ritornare allo 0 dopo 5".

8. ore 13,59 — slitta 3 — stimolazione del Myelencephalon per la durata di 11". Dopo 3" che si eseguiva la stimolazione si è avuta una risposta motoria da parte della coda, che ha dato una curva coll'altezza massima di 6 mm, appena però cessata la stimo-

lazione si è avuto un innalzamento della curva che ha raggiunto l'altezza di 34 mm ed è ritornata allo 0 solo dopo 1' e 20" circa.

Da questa esperienza si conclude, ed il risultato è stato nettissimo, che il Diencephalon ha una spiccata influenza inibitoria sopra il Myelencephalon.

Esperienza 19. *Scyllium canicula* cm 42.

1. ore 15,5 — slitta 5 — si fa l'eccitazione del cervello anteriore (Telencephalon) e per effetto motorio si ottiene subito un movimento delle pinne pettorali e della coda, ma più specialmente delle pinne, perchè la curva di contrazione di queste si solleva tanto che non può scriversi sulla carta affumicata (Tav. 12 Fig. 63).

2. ore 15,10 — slitta 5 — applicati i due elettrodi l'uno sul cervello anteriore (Telencephalon) e l'altro sul cervello intermedio (Diencephalon) le pinne rimangono assolutamente immobili, mentre la coda compie dei movimenti, se non molto forti, certo molto frequenti. La coda dà una curva di contrazione, appena si applica lo stimolo elettrico, molto breve, finito questo dà un gruppo di 8 contrazioni che si susseguono l'una all'altra (Tav. 12 Fig. 64).

3. ore 15,16 — slitta 5 — stimolazione del cervello anteriore (Telencephalon). L'effetto della stimolazione è stato quasi nullo sia a carico della coda, sia a carico delle pinne pettorali. Sicuramente rimane ancora, l'influenza delle eccitazioni antecedenti (Tav. 12 Fig. 65).

5. ore 15,22 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon: si è avuto un effetto motorio molto lento a carico della coda, mentre le pinne non hanno risposto molto. Altezza massima delle curve di contrazione: Curva della coda cm 5. Curva della pinna mm 9.

6. ore 15,26 — slitta 5 — si stimolano contemporaneamente il Myelencephalon e il Diencephalon; le pinne rispondono con un minimo sollevamento, mentre la coda dà un colpo violento, appena applicati gli elettrodi sul cervello, poi viene un periodo di pausa, alla quale sussegue un periodo di contrazione (curva mm 24, molto netta) della durata di 6".

7. ore 15,40 — slitta 5 — stimolazione del Myelencephalon. Le pinne sono rimaste immobili, mentre la coda ha dato una bellissima contrazione, perchè è durata anche dopo che è stato levato lo stimolo (altezza massima della curva mm 19, durata 31") (Tav. 13 Fig. 66).

8. ore 15,45 — slitta 5 — stimolazione del Diencephalon e del Myelencephalon. Le pinne sono rimaste assolutamente immobili e si è avuto un minimo accenno della contrazione della coda (Tav. 13 Fig. 67).

9. ore 15,46 — slitta 5 — stimolato il Myelencephalon, le pinne pettorali non hanno risposto affatto allo stimolo, mentre la curva di contrazione della coda si è andata mano mano sollevando sino a raggiungere l'altezza di 17 mm, dopo di che è rimasta continuamente in contrazione tonica, almeno per la durata di 29", dopo il qual tempo è stata sospesa l'esperienza (Tav. 13 Fig. 68).

Da questa esperienza si conclude che:

1. Il Diencephalon ha una funzione inibitoria sul Telencephalon, almeno per quanto riguarda la funzionalità delle pinne, non molto netta è stata la funzione inibitoria per quanto riguarda i movimenti della coda, anzi in questo caso si sarebbe ottenuto un bel gruppo di movimenti ritmici di questa (1, 2, 3 Tav. 12 Fig. 63—65).

2. Il Diencephalon ha una azione inibitoria sul (7, 8, 9) Myelencephalon (Tav. 13 Fig. 66—68).

3. Il cervello anteriore (Telencephalon) ha un'azione motoria solo sul tronco dell'animale e quasi nulla sulle pinne. Il comando al movimento parte dal midollo.

Da quanto sopra abbiamo visto si conclude che il Diencephalon esplica la sua funzione soprattutto con effetti inibitori.

Esperienza 20. *Scyllium canicula* cm 54 — 5./11. 1907.

1. Stimolato il Telencephalon con slitta 5 alle ore 14, 23 non si è ottenuto alcun effetto motorio da parte dell'animale; forse lo stimolo è troppo debole, si pensa quindi ad aumentare la corrente.

2—3. ore 14,25 — slitta 3 — stimolato il cervello anteriore (Telencephalon) le pinne sono rimaste immobili, mentre la coda ha dato una discreta curva di contrazione (altezza mm 24).

4. ore 14,45 — slitte 3 — si applicano i due elettrodi sul cervello anteriore (Telencephalon) e l'intermedio (Diencephalon); come risultato si ha mancanza assoluta completa del movimento non solo a carico delle pinne, ma anche del resto del corpo; la curva che registra i movimenti della coda dà appena una elevazione di 1 mm.

5. ore 14,50 — slitta 3 — stimolato il Telencephalon si ha subito una rapida elevazione della curva, che ci indica i movimenti della coda e che si eleva sino all'altezza di 57 mm per poi andare mano mano gradatamente diminuendo nello spazio di due minuti. La curva che dinota i movimenti delle pinne si è elevata solo di 2—3 mm.

Da queste esperienze si conclude, che il cervello intermedio (Diencephalon) ha una spiccata azione inibitoria sul cervello anteriore (Telencephalon).

6. ore 14,59 — slitta 3 — eccitazione del Metencephalon: si è avuta una curva molto pronunziata (mm 25) della contrazione delle pinne pettorali, che però è rapidamente caduta, seguita da una piccola curva dell'altezza di 4 mm, anche essa di brevissima durata. Molto grande invece (mm 62) è stata la curva data dalle contrazioni della coda, anzi la caratteristica di questa curva è stata che nella ascesa ha mostrato come un dente (una scossa rapidissima), quindi innalzata si è andata poi lentamente diminuendo.

7. ore 15,2 — slitte 3 — stimolo contemporaneo del Metencephalon e del Diencephalon: ambedue gli elettrodi sono stati abbastanza affondati nella sostanza cerebrale, in modo che contemporaneamente ad uno stimolo elettrico si è avuto anche un forte stimolo meccanico, difatti l'animale ha sospeso per un certo tempo di respirare. La reazione motoria sia da parte delle pinne pettorali che della coda è stata molto forte ed anche molto prolungata (l'altezza massima delle curve delle pinne è stata di 32 mm e della coda di 8 cm), la caratteristica di ambedue le curve, specialmente di quella della coda, è stata di mantenersi per un tempo molto lungo con tono molto elevato.

8. ore 15,5 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Metencephalon. Appena fatta la eccitazione, l'animale sospende subito di respirare (azione sul X). La reazione motoria da parte delle pinne pettorali e della coda, se non è stata forte come nell'esperienza antecedente, pur tuttavia è stata molto pronunciata e di lunga durata.

9. ore 15,10 — slitta 3 — stimolazione del Metencephalon. La risposta motoria delle pinne pettorali è stata molto leggera, la curva ha toccato un massimo di 1 mm $\frac{1}{2}$; la curva di contrazione della coda è stata molto caratteristica, appena fatto lo stimolo si è avuta una elevazione molto brusca a guisa di dente (scossa), poi si è abbassata repentinamente per rialzarsi di nuovo e ricadere poi allo 0 dopo 36". L'altezza massima raggiunta da questa curva è stata di 33 mm (Tav. 13 Fig. 69).

10. ore 15,12 — con un taglio si separa il Diencephalon dal Metencephalon tagliando quasi nel mezzo il Mesencephalon. La perdita di sangue è stata minima e andando a stimolare con slitta 3 il Metencephalon non si ha alcuna risposta motoria da parte sia delle pinne pettorali che della coda. Si vede che il taglio è stato capace di produrre una fortissima inibizione.

Da questo gruppo di esperienze si conclude, che in questo caso il Diencephalon ha avuto un'azione dinamogenica. Caratteristica

assai è stata la curva di contrazione della coda della esperienza 9 e che rammenta una vera e propria contrazione muscolare tetanica, come appare bene dalla figura (Tav. 13 Fig. 69).

Esperienza 21. *Scyllium canicula* cm 29 — 15./11. 1907. —

2. ore 15,5 — slitta 5 — si stimola il Telencephalon per la durata di 9": solo alla fine della eccitazione si è avuta una piccola curva di contrazione della durata di circa 2" e dell'altezza di circa 2 mm, questo per quanto riguarda la coda, perchè la pinna pettorale è rimasta assolutamente immobile.

3. ore 15,8 — slitte 5 — si stimola contemporaneamente il Telencephalon e il Diencephalon per la durata di 20". La pinna pettorale di destra ha dato delle lievissime contrazioni, che non si innalzano nemmeno di $\frac{1}{2}$ mm, mentre invece molto energiche sono state quelle da parte della coda. Difatti dopo 2" la curva di questa si è elevata sino a 13 mm, dopo 14" era ritornata allo 0, ed all'altezza di 13 mm era ritornata quasi alla fine della eccitazione; si è conservata quindi per circa 5" all'altezza di 9 mm, è ridiscesa allo 0, dove è rimasta per circa 2"; è risalita quindi ad un'altezza di 6 mm e dopo 4" si è fermata allo 0.

4. ore 15,10 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 19": quasi appena iniziata l'eccitazione la curva di contrazione della coda si è andata innalzando per raggiungere i 14 mm alla fine della eccitazione e dopo circa 12" è rimasta allo 0. La pinna pettorale destra è rimasta assolutamente immobile.

Da questa esperienza si conclude che non sempre colla stimolazione sia del Telencephalon come del Diencephalon si ottiene un movimento delle pinne pettorali. Secondo questa ricerca poi il Diencephalon avrebbe una leggera influenza dinamogenica sulla funzionalità del Telencephalon.

ore 15,12 — con un taglio si separa il Telencephalon dal Diencephalon.

5. ore 15,13 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 11". La risposta da parte della pinna pettorale destra è stata quasi nulla, nel suo massimo di contrazione ha raggiunto appena $\frac{1}{2}$ mm. Invece la coda ha risposto con una curva che si è elevata all'altezza di 13 mm, 2" dopo l'inizio della eccitazione è ritornata poi allo 0, 12" dopo finita l'eccitazione, la curva è andata scendendo a scala.

6. ore 15,16 — slitte 5 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 11". La pinna

pettorale destra si può dire che non abbia dato contrazione, mentre la coda ha dato una scossa fortissima, appena iniziata l'eccitazione, dell'altezza di 4 mm e della durata di 2", è ridiscesa quindi allo 0, dove è rimasta per circa 3", si è elevata quindi all'altezza di 4 mm e dopo 6" dalla fine della eccitazione aveva raggiunto lo 0.

7. ore 15,26 — slitta 5 — si eccita il Metencephalon per la durata di circa 15". La curva della pinna pettorale destra si è elevata appena di 1 mm, quella invece della coda ha raggiunto i 3—4 mm ed alla fine della eccitazione ha raggiunto i 6 mm per ridiscendere allo 0 dopo circa 5". Durante il tempo che si faceva l'eccitazione l'animale ha sospeso di respirare, finita questa ha ripreso di nuovo.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una leggera influenza inibitoria sulla funzionalità del Metencephalon. Nelle esperienze successive (8—10) si è tentato di ripetere lo stesso gruppo di esperienze, però l'animale andava rapidamente esaurendosi e non è stato tenuto conto alcuno di queste.

Esperienza 22. *Scyllium canicula* cm 40 — 16./11. 1907. —

1. ore 14,20 — slitta 3 — si stimola il Metencephalon per la durata di 12". La pinna pettorale destra ha risposto subito con una curva, che si è andata mano mano elevando all'altezza di 5 mm, poi è andata rapidamente decrescendo ed anche prima della fine della eccitazione era ridotta già allo 0. La coda, dopo 2" che era stata iniziata l'eccitazione, ha dato una piccola curva della altezza di 2 mm e della durata di 1", è ritornata poi allo 0 e si è poi elevata a mm 4, ha durato circa 2", si è elevata di nuovo all'altezza di 5 mm e dopo 15" dall'inizio della eccitazione è ritornata allo 0 (Tav. 13 Fig. 70).

2. ore 14,24 — slitte 3 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 9": la pinna ha risposto con una piccola curva di contrazione che non si è elevata nemmeno di 1 mm, mentre la coda ha risposto con una curva, solo 3" dopo che era stata iniziata la stimolazione, curva che si è elevata all'altezza di circa 4 mm ed è ritornata allo 0 dopo circa 10" (Tav. 13 Fig. 71).

3. ore 14,27 — slitta 3 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 13". La curva della pinna si è elevata all'altezza di 1 mm $\frac{1}{2}$ ed ha durato circa 5". La coda ha risposto subito con una piccola contrazione della durata di circa 3", è ritornata quindi quasi allo 0, per un periodo di 4", si è quindi elevata a 5 mm, è

ridiscesa di nuovo leggermente per elevarsi a 4 mm, ed è ritornata allo 0 solo 2" dopo che era finita l'eccitazione (Tav. 13 Fig. 72).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza inibitoria sul Metencephalon.

ore 14,30 — si separa con un taglio il Telencephalon dal Diencephalon.

4. ore 14,32 — slitta 3 — si stimola per 13" il Metencephalon: la coda ha dato una piccola curva di contrazione dell'altezza massima di 1 mm ed ha durato per tutto il tempo che è stata eseguita l'eccitazione. La coda, dopo circa 2" che si faceva l'eccitazione, ha dato una curva che si è elevata all'altezza di 3 mm ed ha durato circa 3", si è avuta poi una pausa di circa 7" ed alla fine dell'eccitazione ha dato una nuova curva che ha raggiunto i 5 mm e che è durata circa 15" (Tav. 13 Fig. 73).

5. ore 14,36 — slitta 3 — stimolazione contemporanea del Metencephalon e del Diencephalon per la durata di 13": sia la pinna pettorale destra come la coda hanno risposto con delle piccole contrazioni, che non si sono elevate nemmeno di 1 mm (Tav. 13 Fig. 74).

6. ore 14,38 — slitta 3 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 17": la pinna ha dato una contrazione dell'altezza di appena 1 mm e la coda, 3" dopo che era stata iniziata l'eccitazione, una curva dell'altezza di circa 4 mm e che è ritornata allo 0, appena finita l'eccitazione (Tav. 13 Fig. 75).

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una influenza inibitoria sul Metencephalon e che la separazione del Telencephalon dal Diencephalon rimane senza influenza alcuna sulla funzionalità di questo (Tav. 13 Fig. 70—75).

Esperienza 23. *Scyllium canicula* cm 34 — 17./11. 1907.

1. ore 10,36 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 4": la pinna ha dato una piccolissima curva di contrazione, che non ha raggiunto nemmeno 1 mm; per quanto riguarda la coda invece, dopo 2" che era stata iniziata l'eccitazione, la sua curva di contrazione si è elevata ad un'altezza di 16 mm, si è abbassata poi a 13 mm e lì è rimasta per tutta la durata dell'esperienza.

2. ore 10,42 — slitta 5 — stimolazione contemporanea del Diencephalon e del Telencephalon per la durata di 10": la pinna è rimasta immobile, mentre invece la coda, dopo 2" dall'inizio della eccitazione, è andata mano mano contraendosi dando una curva di contrazione che ha raggiunto i mm 30 e che è ridiscesa poi rimanendo stazionaria a mm 22.

3. ore 10,46 — slitta 5 — stimolazione del Telencephalon per la durata di 11": la pinna pettorale di destra ha risposto con una bella curva che si è andata elevando a scala sino a raggiungere l'altezza di 26 mm, è andata poi gradatamente discendendo e si è arrestata all'altezza di 13 mm per tutta la durata dell'esperienza.

Da questa esperienza si conclude che il Diencephalon ha una leggera influenza dinamogenica sul Telencephalon.

4.—5. ore 10,50—10,52 — slitta 5 — si stimola ambedue le volte il Metencephalon per la durata di 10": ambedue le volte la pinna pettorale destra ha risposto con una curva dell'altezza massima di 1 mm, la coda invece ha dato due belle curve di contrazione, la prima di 28 mm di altezza, la seconda di 26 della durata ambedue di circa 15", la prima è rimasta ad un'altezza di 2 mm, la seconda ad una di 5 (Tav. 13 Fig. 76—77).

ore 10,55 — si separa con un taglio il Telencephalon dal Metencephalon, in modo che il Metencephalon rimane staccato da tutto il resto del cervello.

6. ore 11 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 8": la pinna ha risposto con una contrazione dell'altezza di 30 mm, la coda con una dell'altezza di 23 mm, la prima è rimasta stazionaria a 3 mm e la seconda a 10 mm (Tav. 13 Fig. 78).

7. ore 11,5 — slitte 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 5" con due elettrodi l'uno messo nella regione mediana del Metencephalon e l'altro nella superficie del taglio: la pinna si è contratta rapidamente dando una curva dell'altezza di 50 mm e che è rimasta poi stazionaria a 13 mm quella della coda invece un'altezza massima di 19 mm e che è rimasta stazionaria a 13 mm (Tav. 13 Fig. 79).

8. ore 11,9 — slitta 5 — stimolazione del Metencephalon per la durata di 5": la pinna ha dato una curva dell'altezza massima di 17 mm e della durata di 26", mentre invece la coda ha dato una curva dell'altezza massima di 8 mm che alla fine della eccitazione è rapidamente discesa e che è poi rimasta stazionaria all'altezza di 4 mm.

Da questa esperienza si conclude, come la funzionalità motoria del Metencephalon si espliciti specialmente sulla coda e che la stimolazione contemporanea di questo in due punti abbia per effetto null'altro che la sommazione dello stimolo, da qui una curva maggiore di contrazione sia da parte della coda come della pinna (Tav. 13 Fig. 76—79).

Non solo si tratta di sommazione, ma anche la mancanza della influenza inibitoria, che esplicano le regioni anteriori cerebrali, è quella

che porta a questo enorme aumento motorio, sia da parte delle pinne pettorali, come anche della coda. Le pinne che prima del taglio separatorio del Metencephalon non si muovevano, ora hanno dato una forte curva di contrazione.

* * *

Vediamo ora di riassumere brevemente i risultati da noi ottenuti sulla fisiologia dell'asse cerebro-spinale dello *Scyllium catulus* e *canicula* mettendoli in rapporto con quanto è stato visto dagli altri autori non solo in questi stessi animali ma anche in altri vertebrati per vedere di individualizzarlo il più esattamente che sia possibile dal punto di vista fisiologico.

Per far ciò però, si terrà anche molto conto della costituzione fine anatomica delle varie regioni cerebrali, e per questa mi riporterò esclusivamente a quando si trova nel libro dello STERZI sulla anatomia dei Selaci, dove anche si trova raccolta tutta la letteratura dell'argomento. Anzi farò precedere sempre la discussione sulla fisiologia delle varie regioni cerebrali da un breve riassunto sopra l'anatomia microscopica e macroscopica di queste varie parti.

Ha ragione BURCKHARDT quando dice (1907, p. 274), che il valore dei fatti microscopici vale „inwiefern sie sich in Zusammenhänge physiologischer Art, und zwar sowohl der funktionellen des Organs selbst als auch seiner biomechanisch denkbaren Entwicklung, oder in Zusammenhänge phylogenetischer Art zu bringen sind. Alles andere ist Ballast“.

1. Telencephalon. La costituzione anatomica di questo ci aiuterà a renderci ragione dei fatti fisiologici (Fig. H¹, I¹, K¹).

Dal libro dello STERZI rilevo quelle cognizioni anatomiche che attualmente individualizzano il telencefalo dei selacoidei lasciando di lato le vecchie idee che vigevano in proposito. STERZI, basandosi sulle ricerche di JOHNSTON e di EDINGER e sulle proprie, stabili che il telencefalo dei petromizonti e dei ciclostomi in genere è formato da una parte mediana impari (telencefalo propriamente detto) alle quali sono appese due masse laterali costituite dai bulbi olfattori, dai tratti olfattori e dai lobi olfattori, sotto alle quali parti si trovano i corpi striati. Il ventricolo telencefalico impari è coperto dalla lamina sopraneuroporica, viene limitato in avanti e in basso da un'altra lamina epiteliale (lamina terminale od infraneuroporica) e, nel luogo dove le due lamine si incontrano, trovasi la traccia del neuroporo anteriore dei primi stadi embrionali; infine la lamina sopraneuroporica si continua col sacco dorsale del diencefalo per mezzo di una

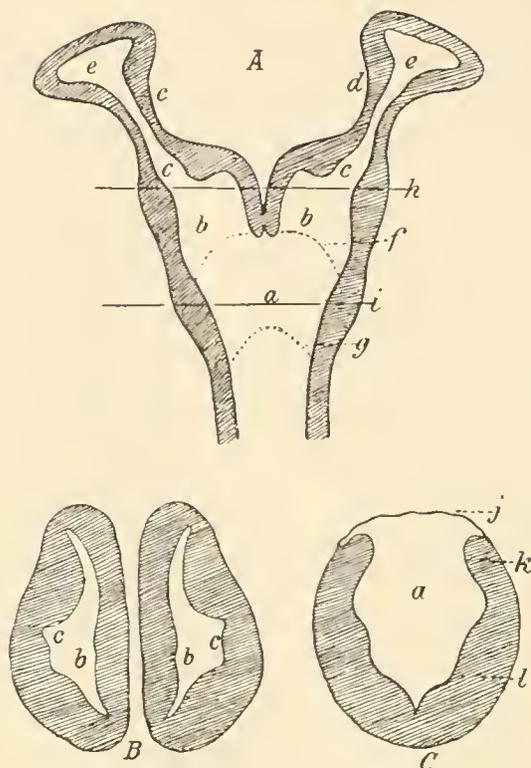


Fig. H¹ (da STERZI l. c., p. 695, fig. 286).

Schema per indicare la conformazione tipica dell'encefalo selachiano. *A* sezione orizzontale; *B* sezione trasversale fatta in corrispondenza della linea *h*; *C* sezione trasversale fatta in corrispondenza della linea *i*.

a telencefalo propriamente detto. *b, b* ventricoli laterali primitivi. *c, c* cavità dei lobi olfattori. *d, d* peduncoli olfattori. *e, e* bulbi olfattori. *f* limite posteriore dei ventricoli laterali primitivi. *g* linea diencefalo-telencefalica (inserzione del velo trasverso). *j* lamina sopraneuroporica. *k* parete laterale del telencefalo propriamente detto. *l* corpo striato.

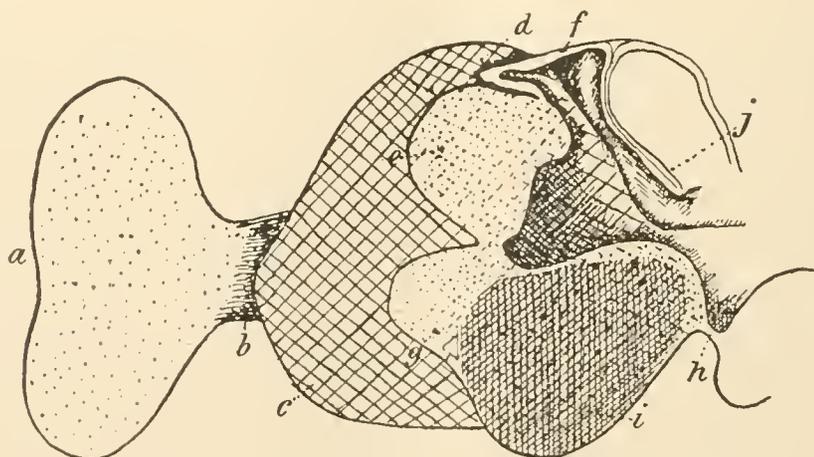


Fig. J¹ (da STERZI l. c., p. 700, fig. 287).

Schema per dimostrare la costituzione del telencefalo nei selacoidei, in una sezione sagittale mediana veduta dall'interno.

a bulbo olfattorio. *b* peduncolo olfattorio. *c* tubercolo ventrale. *d* tubercolo dorsale del paleopallio. *e* lamina sopraneuroporica divenuta solida. *f* arco parafisale. *g* lamina terminale ingrossata. *h* lamina precottica. *i* massa terminale in cui si vede per trasparenza il corpo striato. *j* velo trasverso.

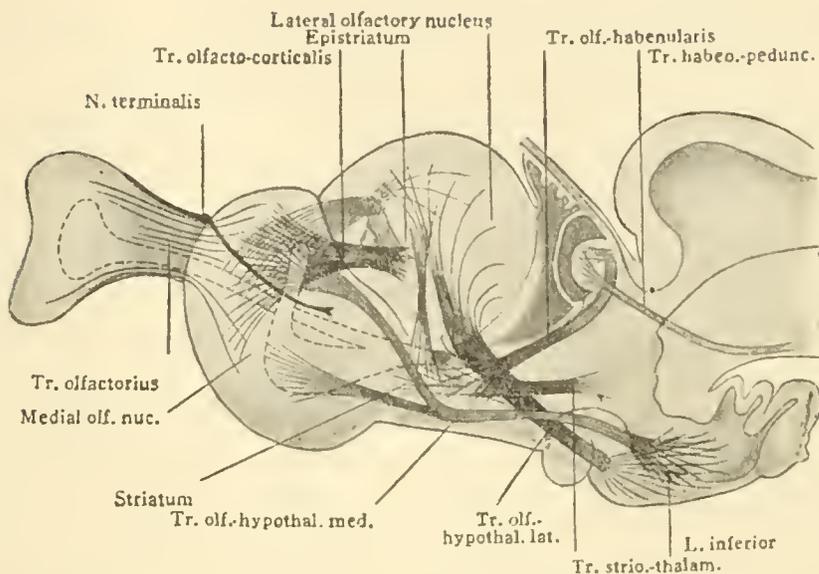


Fig. K¹ (da JOHNSTON l. c., 1906, p. 299, fig. 147).

Diagramma del decorso delle fibre nel telencefalo di un selacio. È disegnata la faccia mediana della metà destra del cervello di *Squalus acanthias* e sopra vi sono state proiettate le fibre. Il decorso delle fibre è fatto principalmente in base alla descrizione di KAPPERS, ma è stato tenuto conto anche dei lavori di CATOIS, EDINGER, HOUSER, LOCY e altri.

piega o velo trasverso, che è l'espressione ventricolare del solco diencefalo-telencefalico. Partendo appunto dall'encefalo dei petromizonti è cosa molto facile l'interpretazione del telencefalo dei selaci. Il telencefalo nei selaci è costituito fondamentalmente dal telencefalo impari e dagli emisferi primitivi: questi in generale coprono il primo invadendone la volta e la base, in modo che (trasformate in grosse lamine nervose) non è più possibile separare in modo preciso il telencefalo impari dagli emisferi. Il telencefalo ha la forma di un corpo impari, che rappresenta la primitiva vescicola telencefalica dell'embrione e che si chiamerà come nei ciclostomi telencefalo propriamente detto, il suo ventricolo si chiama quindi ventricolo telencefalico comune. Questo ventricolo è coperto dorsalmente da una sottile lamina epiteliale o lamina sopraneuroporica, inferiormente è limitato da un'altra lamina sottile, la lamina terminale o infraneuroporica: nel punto, dove le due lamine si uniscono frontalmente, trovasi il recesso neuroporico, ossia il residuo del neuroporo anteriore dei primi stadi embrionali. Le pareti laterali del ventricolo comune sono formate inferiormente da un grosso nucleo, il corpo striato, e superiormente da una grossa lamina nervosa, la quale si continua con la volta degli emisferi cerebrali primitivi, dati appunto dalle due masse pari e simmetriche nelle quali si divide in avanti questo

corpo impari, e dalle quali si partono i peduncoli olfattori, che le congiungono ai bulbi olfattori. Negli asterospondili fra i selacoidei, ma specialmente nei batoidei, le masse pari o emisferi primitivi sono tanto grosse da coprire la porzione impari, la quale rimane nascosta al fondo della fessura meso-prosencefalica; allora il telencefalo appare costituito al suo esterno da due masse pari, che lo fanno rassomigliare a prima vista a quello dei cranioti superiori. Rostralmente dunque il telencefalo impari invia due estroflessioni che sporgono ai lati e al davanti del recesso neuroporico e sono formate da una parete nervosa molto grossa, si chiamano emisferi cerebrali primitivi e le loro cavità ventricoli laterali primitivi. Gli emisferi cerebrali primitivi devono essere chiamati tali, perchè costituiscono la terminazione delle vie olfattorio provenienti dai bulbi olfattori: funzionano quindi come una corteccia cerebrale primordiale e corrispondono ai lobi olfattori dei ciclostomi e devono essere riguardati come un allargamento di questi lobi. Perciò la corteccia di questi emisferi si chiama paleopallio (ARIËNS KAPPERS, THEUNISSEN 1908); salendo nella serie dei cranioti, essa si differenzia in una corteccia più complicata nella quale terminano fibre olfattorie di terzo ordine (questo è l'archipallio); al quale archipallio nei cranioti superiori si aggiunge una nuova corteccia, che nei mammiferi forma la massima parte del mantello cerebrale e che si chiama neopallio. Il paleopallio costituisce gli emisferi primitivi dei selaci; esso presenta parecchie estroflessioni, una tra le quali è sempre molto accentuata e può chiamarsi lobo olfattorio, perchè si continua col peduncolo olfattorio, il quale termina nel bulbo olfattorio, in cui giungono i nervi olfattori provenienti dalla mucosa nasale.

I ventricoli laterali primitivi inviano nei lobi olfattori due recessi olfattori, e questi si continuano coi condotti olfattori che si allargano nei rinoceli. Dunque gli emisferi primitivi dei selaci servono quasi esclusivamente di terminazione a vie olfattorie e quindi sono un rinencefalo, come i lobi olfattori dei ciclostomi; insieme ai peduncoli ed ai bulbi olfattori essi rappresentano la parte primitiva e basale degli emisferi definitivi dei mammiferi; rappresentano insomma l'iposferio nel senso di EDINGER; si deve però escludere quanto ritiene questo autore, che cioè nei selaci compaia già il neopallio o episferio. Il telencefalo dei selaci ha fundamentalmente la stessa conformazione in tutte le specie, però esistono delle differenze e queste dipendono specialmente dalle dimensioni del paleopallio, il quale è poco sviluppato nei diplospondili e nei ciclospndili

fra i selacoidei, mentre lo è molto nelle altre tribù di questo sottordine, come pure i tutti i batoidei. Crescendo notevolmente (Fig J¹) invade la lamina sopraneuroporica (*e*) e la lamina infraneuropica (*g*), facendole divenire molto grosse e tra esse rimane il recesso neuroporico. Però anche nei casi nei quali questa invasione è molto pronunciata, nel tratto più caudale, le due lamine, o almeno la dorsale, conservano la struttura epiteliale tipica; chiameremo arco parafisale (*f*) il tratto sottile della lamina sopraneuroporica e lamina sopraottica (*h*) quello della lamina infraneuroporica. Dobbiamo infine aggiungere che nel telencefalo dei selaci ha termine il Nervus terminalis, la cui funzione vera è tuttora ignota, ed una ipotesi è stata già da noi anteriormente emessa. Il limite tra telencefalo e diencefalo in alto è indicato dalla linea diencefalo-telencefalica e in basso dal punto più profondo del recesso preottico. Naturalmente questi limiti variano da specie a specie. Rostralmente il telencefalo giunge per mezzo dei bulbi olfattori sino alla parte rostrale del cranio; questi bulbi possono venire congiunti ai propri lobi per mezzo di un peduncolo più o meno lungo. Nello sviluppo, il telencefalo si porta caudalmente, e i bulbi olfattori rimangono nelle corrispondenti fossette della cavità cranica, perchè l'encefalo, appunto col crescere dell'animale, subisce uno spostamento rostro-caudale e i peduncoli olfattori naturalmente vengono ad essere più o meno allungati.

Abbiamo visto sopra, che sia col metodo degli alcaloidi, come anche col metodo del taglio, gli *Scyllium* che hanno subito una lesione nel Telencephalon o nei lobi olfattori non presentano differenza alcuna per quanto riguarda il movimento da altri *Scyllium* normali. Quindi ben a ragione il BETHE sosteneva, che anche dopo l'ablazione completa di tutto il telencefalo non diminuiscono affatto i movimenti spontanei nello *Scyllium*. Naturalmente occorre esaminare gli *Scyllium* nelle varie ore della giornata (giorno e notte) per potersi rendere bene conto e ragione di ciò. Come sopra abbiamo accennato, gli *Scyllium* sono animali, che esplicano la loro attività motoria specialmente durante la notte. E secondo me l'errore nel quale è caduto lo STEINER nella osservazione dei suoi *Scyllium* operati di ablazione completa di telencefalo è di averli osservati solo durante le ore del giorno: in questi periodi gli animali da lui operati stavano sempre fermi. Ma omette però di dire, come si comportavano nelle ore notturne; e pensare, che lui fa delle osservazioni molto interessanti sopra i periodi di maggiore attività durante la notte, e poi dimentica

di osservare durante queste ore gli animali da lui operati di telencefalo!

E dallo stesso errore di osservazione degli animali dipende anche il fatto, che lui assevera della assenza completa cioè della presa dell'alimento da parte di *Scyllium* che avevano subito l'ablazione completa del telencefalo compresi i bulbi olfattori. Io eseguendo questa stessa operazione, come anche sopra ho accennato, su animali ai quali vuotava prima con una sonda completamente lo stomaco dai residui alimentari, ho osservato, che durante la notte erano in periodo di grande attività e si cibavano delle sardine, che erano nel bacino, mentre di giorno rimanevano più o meno fermi e si conservavano spesso del tutto astinenti. Anche la ablazione omolaterale del telencefalo, con o senza il bulbo olfattorio dello stesso lato, portò alle stesse conclusioni, per quanto riguardava la presa del nutrimento. Del resto, dati i risultati ottenuti con la ablazione completa del telencefalo e dei bulbi olfattori, ciò era facilmente prevedibile. Questo concorda, con quanto era stato anche osservato dallo STEINER.

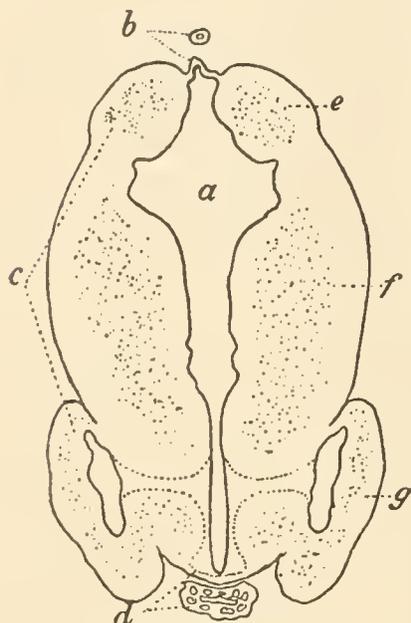
Colla ablazione omolaterale del telencefalo non ho mai potuto osservare nello *Scyllium*, che subì una tale operazione, movimenti di maneggio e di rotazione ma si comportò in modo del tutto normale. Ciò si comprende bene pensando alla costituzione anatomica del telencefalo, che deve essere ritenuto specialmente come un centro olfattorio e come un centro per la percezione della pressione ambiente. Negli *Scyllium* operati di ablazione completa del telencefalo con ablazione contemporanea o no dei lobi e dei bulbi olfattori ho osservato però una anomalia per quanto riguarda il loro modo di natazione. Osservati, quando raramente andavano muovendosi di giorno lungo il bacino, ma più specialmente nella notte, quando c'è il grande loro periodo di attività, battono con molta facilità, e sicuramente molto più di uno *Scyllium* normale, col muso contro le pareti del bacino. E ciò dipende secondo me da che colla ablazione del telencefalo viene anche ad essere abolito ed asportato il nervo terminale coi suoi centri. Questo fatto è una conferma diretta della ipotesi da me emessa, che cioè il nervo terminale debba paragonarsi e sia un omologo dei nervi della linea laterale, i quali, come dimostrerò in altro mio lavoro, in parte a conferma di quanto è stato visto già da altri osservatori, serve esclusivamente a portare ai centri le sensazioni di pressione. Levato questo nervo coi suoi centri, la parte anteriore dell'animale, il muso, non percepisce più bene l'avvicinarsi p. es. di una parete del bacino, un ostacolo qualunque che

possa esservi in questo, e vi batte contro. Questo è stato un fatto costante da me osservato negli *Scyllium* operati di ablazione completa di telencefalo. Naturalmente fu cosa molto difficile l'arrivare a scoprire un tale difetto natatorio ma la cosa, come ho detto, è manifesta osservando gli animali specialmente di notte. Il nervo terminale deve avere una funzione talmente importante per portare ai centri le sensazioni di pressione, che nemmeno il trigemino è capace di soppiantare la funzionalità di questo nervo e di supplirlo. Per quanto riguarda la eccitazione del telencefalo colla corrente elettrica sia omolateralmente che bilateralmente si ha sempre quale conseguenza, come appare bene dai nostri protocolli, un movimento contemporaneo sia dalla estremità posteriore caudale come anche delle pinne pettorali.

Parleremo appresso delle eccitazioni combinate e contemporanee del telencefalo con le altre parti che costituiscono il cervello selachiano, quando cioè dovremo occuparci dello studio della fisiologia di queste altre parti del cervello, e conosceremo quindi bene non solo la loro costituzione anatomica, ma anche la loro funzionalità.

2. *Diencephalon*. Non ha limiti netti, in avanti si continua col telencefalo e indietro col mesencefalo: come limite frontale è un piano, che passa per la linea diencefalo-telencefalica e per il punto più profondo del recesso (fossetta) preottico, e come limite caudale un altro piano, che passa in alto nella fessura meso-prosencefalica subito dietro alla commessura posteriore ed in basso nella fessura rombo-infundibulare, subito al davanti dell'origine apparente del n. oculomotore. Così STERZI per il primo delimita e individualizza il diencefalo molto nettamente, mentre gli altri autori erano rimasti molto incerti. Il diencefalo ha la forma di una pera con la parte sottile rivolta in alto, ovvero somiglia ad un cuneo col margine sottile volto dorsalmente. La base diencefalica è molto più sporgente che quella del telencefalo e del mesencefalo, a questa parte si dà il nome di regione infundibulare o ipencefalo. L'ipencefalo, trovandosi il diencefalo in un piano molto obliquo dall'alto al basso e dall'avanti all'indietro, si trova sotto il mesencefalo in modo che fra questo e l'ipencefalo si produce la fessura rombo-infundibulare. L'ipencefalo è fisso coll'ipofisi, che è unita all'endocranio (sella turcica) per mezzo di abbondante connettivo. Il diencefalo contiene una cavità o ventricolo diencefalico, la quale comunica caudalmente col ventricolo mesencefalico e rostralmente col ventricolo telencefalico. Le pareti di tale cavità sono molto spesse lateralmente

sottili invece (Fig. L¹) e membranose dorsalmente e ventralmente. Nelle pareti laterali si distinguono tre porzioni che si hanno anche nei cranio superiori, ossia un gruppo di nuclei mediani che formano la regione talamica: una porzione superiore od epitalamo, formata di due nuclei di sostanza grigia o gangli abenulari tra i quali è tesa

Fig. L¹.

(da STERZI l. c., p. 518, fig. 193).

Costituzione del diencefalo; sezione trasversale semischematica di un cervello di *Acanthias vulgaris*, lungo 40 cm, fatta obliquamente dall'alto in basso e dall'avanti all'indietro (20:1).

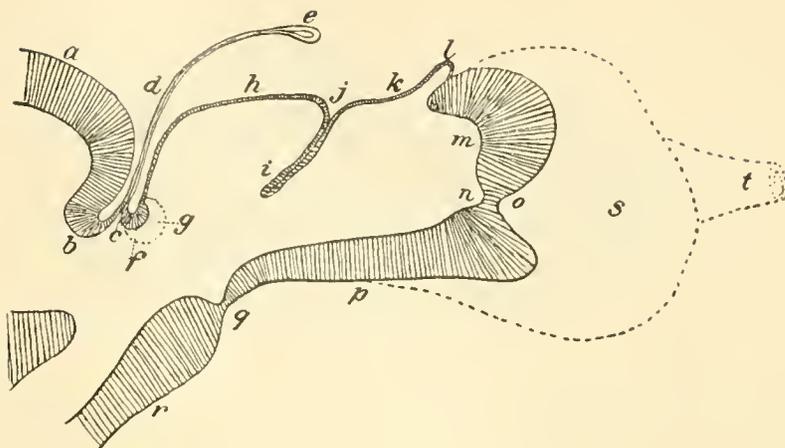
a ventricolo diencefalico. *b* volta diencefalica. *c* pareti laterali. *d* base. *e* epitalamo. *f* talamo. *g* ipotalamo.

la volta diencefalica ed una porzione inferiore o ipotalamo. L'ipotalamo comprende molti lobi ed estroflessioni, sporge molto sotto il mesencefalo e contribuisce a fare lo ipencefalo. L'ipotalamo di un lato è riunito a quello del lato opposto per mezzo di una lamina midollare, che forma la base diencefalica sotto la quale si trova la glandola ipofisaria.

Volta diencefalica (Fig. M¹).

La volta diencefalica è compresa fra la sporgenza trasversale *b* e la piega *i*; la prima è una commessura del diencefalo *a* ed ha il nome di commessura posteriore, l'altra è una lamina tesa trasversale ed è chiamata velo trasverso. La volta diencefalica è fatta di diverse porzioni e segmenti posti l'uno dietro l'altro. Davanti alla commessura posteriore (*b*) è una sottile e stretta lamina nervosa, la parte intercalare, che verso il ventricolo mostra il recesso pineale (*c*) a cui esternamente corrisponde una lunga estroflessione, il peduncolo pineale (*d*) che termina con un corpicciolo, l'organo pineale (*e*) allogato in una escavazione della volta del cranio.

Davanti la parte intercalare si trova un breve e grosso cordone trasversale, la commessura abenulare (*f*) che serve a congiungere due grossi gangli sporgenti nel ventricolo come corpo semisferici, i

Fig. M¹ (da STERZI, l. c., p. 520, fig. 197).

Segmenti della volta diencefalica e telencefalica. Sezione sagittale mediana del prosencefalo di un *Heptanchus cinereus*; semischematica.

a lobi ottici. *b* commessura posteriore. *c* recesso pineale. *d* peduncolo pineale. *e* organo pineale. *f* commessura abenulare. *g* gangli abenulari. *h* sacco dorsale. *i* velo trasverso. *j* fessura diencefalo-telencefalica. *k* arco parafisale. *l* recesso parafisale. *m* lamina sopranthroporica. *n* recesso neuroporico interno. *o* recesso neuroporico esterno. *p* lamina terminale. *q* lamina preottica. *r* base diencefalica. *s* emisfero cerebrale. *t* peduncolo olfattorio.

gangli delle abenule (*g*). Anteriormente alla commessura ed ai gangli è una lamina sottile, ma ampia, che forma una grossa cupola, il sacco dorsale o cuscino pineale (*h*) che in avanti si riflette sul velo trasverso (*i*).

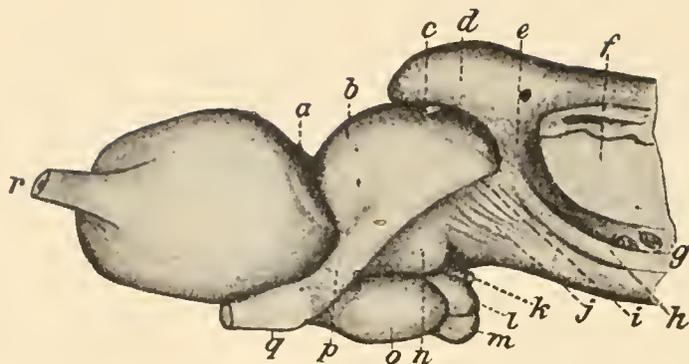
Questa è la struttura che si ha in tutti i selacoidi della volta diencefalica.

Pareti laterali del diencefalo. Sono grosse e in avanti si continuano con le pareti laterali del telencefalo per mezzo di una porzione ristretta o pretalamo. In ogni parete laterale si distinguono due faccie, una esterna e l'altra interna e quattro margini, uno dorsale, uno rostrale, uno ventrale e uno caudale.

Faccia esterna. Procedendo dall'alto il basso:

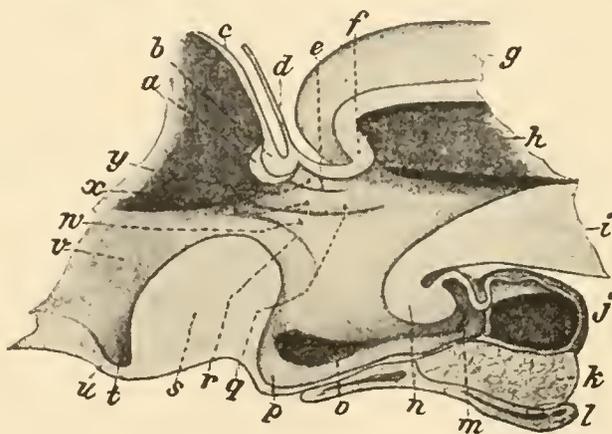
A. Tratto ottico. Un grosso nastro bianco, che percorre obliquamente la faccia esterna dall'alto in basso, comincia nella base del diencefalo dal chiasma ottico e si continua confondendosi e sfibrandosi nei lobi ottici. Si allarga a misura che sale in alto, ed avanti è limitato dal solco preottico e indietro dal solco post-ottico.

B. Lobi inferiori. Si trovano sotto il tratto ottico; sono grossi, ellittici e in numero di due, uno per ogni lato, separati fra di loro da un solco longitudinale (solco ipofisario) perchè abbraccia una

Fig. N¹ (da STERZI, l. c., p. 574, fig. 230).

Faccia laterale del prosencefalo e del mesencefalo di un *Acanthias vulgaris* lungo 80 cm (2:1).

a volta diencefalica. *b* lobi ottici. *c* n. trocleare. *d* cervelletto. *e* peduncolo cerebellare. *f* orecchietta romboidale. *g* origine apparente del trigemino. *h* cordone laterale del metencefalo. *i* solco laterale del mesencefalo. *j* tubercolo posteriore ed *n* tubercolo anteriore della base mesencefalica. *k* nervo oculomotore. *l* sacco vascoloso. *m* ipofisi. *o* lobi inferiori. *p* tratto ottico. *q* chiasma e nervo ottico. *r* peduncolo olfattorio.

Fig. O¹ (da STERZI, l. c., p. 577, fig. 232).

Faccia interna delle pareti diencefaliche, sezione sagittale mediana del diencefalo di un *Acanthias vulgaris* lungo cm 80 (5:1).

a ganglio abenulare. *b* commessura abenulare. *c* sacco dorsale. *d* peduncolo pineale. *e* solco diencefalico dorsale. *f* commessura posteriore. *g* lobo ottico. *h* ventricolo ottico. *i* base mesencefalica. *j* sacco vascoloso. *k* lobo dorsale ed *l* lobo rostrale dell' ipofisi. *m* seno superiore. *n* tubercolo posteriore. *o* recesso lobare. *p* recesso postottico. *q* solco di Monro. *r* solco diencefalico ventrale. *s* protuberanza chiasmatica. *t* recesso preottico. *u* lamina preottica. *v* ventricolo telencefalico comune. *w* sporgenza talamica inferiore. *x* sporgenza talamica superiore. *y* cordone abenulo-peduncolare.

porzione della ipofisi. Le faccie esterna ed inferiore dei lobi sono libere e lisce, le altre si continuano col resto del diencefalo.

C. Recessi laterali del sacco vascoloso: stanno situati dietro i lobi inferiori e sono separati da essi a mezzo di un solco superficiale

(solco sacco-lobare). Dorsalmente sono congiunti l'uno all'altro da un tratto intermedio (volta del sacco vascoloso), volta separata dalle faccie superiori dei recessi laterali per mezzo di due solchi longitudinali (solchi recesso-sacculari).

D. La volta del sacco vascoloso forma la parete inferiore della fessura rombo-infundibulare, caudalmente arriva all'estremità posteriore del sacco, ai lati termina a livello dei solchi recesso-sacculari ed in avanti si inserisce al lobo posteriore rilevatezza trasversale, di colore bianco, che si trova proprio all'estremità della fessura rombo-infundibulare: tra esso e la volta del sacco vascoloso è interposto un piccolo solco trasversale o solco mammillo-vascoloso.

E. Il lobo posteriore sporge più ai lati che nel mezzo e termina con due piccoli tubercoli o corpi mammillari che si trovano al disopra del polo caudale dei lobi inferiori.

= I lobi inferiori e il lobo posteriore costituiscono l'ipotalamo.

= Il sacco vascoloso coi suoi recessi fa parte della base diencefalica.

Faccia interna. È pianeggiante, e le due faccie opposte sono quasi unite fra di loro, da dare solo una stretta fessura sagittale. Procedendo dall'alto in basso:

A. Cordone abenulo-peduncolare. Decorre orizzontalmente dall'avanti all'indietro, limitato inferiormente dal solco diencefalico-dorsale. Comincia frontalmente dietro i gangli abenulari, caudalmente termina appiattendosi poco a poco e scompare sotto la commessura posteriore.

B. Sporgenza talamica superiore. È situata inferiormente ed è limitata superiormente dal solco diencefalico dorsale e inferiormente dal solco di MONRO.

C. Sporgenza talamica inferiore. È compresa superiormente dal solco di MONRO e inferiormente dal solco diencefalico ventrale. È di forma triangolare e forma la maggior parte della parete interna del diencefalo. La sporgenza forma le pareti laterali del condotto infundibolare, che va dal ventricolo diencefalico all'infundibulo, e che è compreso fra la protuberanza chiasmatica, prodotta dal chiasma ottico ed il tubercolo posteriore.

D. Ventricolo Ipacefalico o infundibolo. Trovasi ventralmente alla sporgenza talamica inferiore ed invia due diverticoli che penetrano in ogni lobo inferiore costituendo i recessi lobari.

E. Recesso postottico. I cercini mediali dei lobi inferiori nel

mezzo sono a contatto, in avanti vengono separati per mezzo del recesso postottico nella base del diencefalo ed indietro per mezzo dell'area ipofisaria, pure appartenente alla base del diencefalo.

F. Seno superiore e recessi mammillari. Dall'infundibolo si parte, subito dietro al tubercolo posteriore, una breve estroflessione, che penetra nel lobo posteriore; è il seno superiore, il quale lateralmente penetra con due recessi mammillari nei lobi omonimi.

Epitalamo. È formato dai gangli abenulari (due corpi allungati che inferiormente sporgono nel ventricolo diencefalico davanti al recesso pineale essendo divisi l'uno dall'altro per mezzo della stretta fessura interabenulare al fondo della quale trovasi la commessura abenulare).

Connessioni dell' Epitalamo (Fig. P¹).

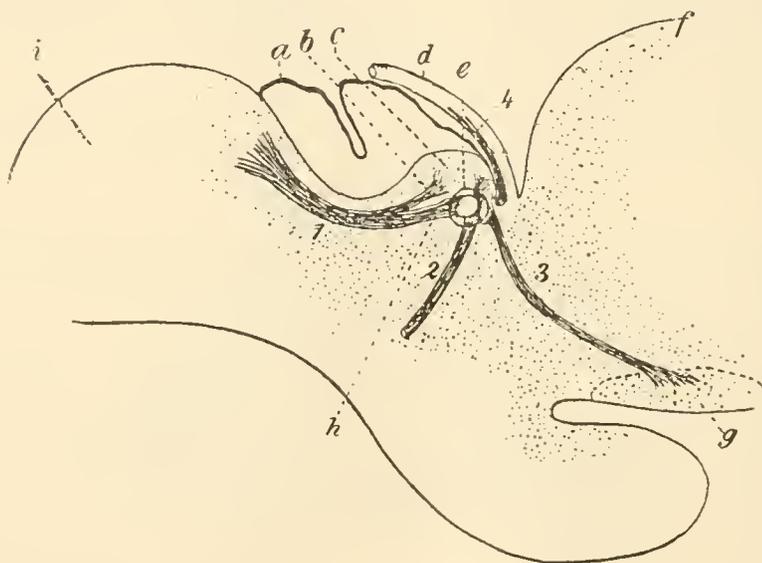


Fig. P¹ da (STERZI, l. c., p. 589, fig. 239).

Schema delle connessioni dei gangli abenulari nei selacoidei.

1 tratto olfatto-abenulare. 2 tratto discendente. 3 tratto abenulo-peduncolare. 4 tratto prepineale. *a* arco parafisale. *b* porzione diretta ed. *h* porzione incurvata del tratto olfatto-abenulare. *c* ganglio abenulare. *d* peduncolo pineale. *e* commessura abenulare. *f* tetto ottico. *g* ganglio interpeduncolare. *i* telencefalo.

1. Tratto abenulo-peduncolare. Congiunge i gangli abenulari ai gangli interpeduncolari, dove termina.

2. Tratto olfatto-abenulare. Unisce la base del telencefalo ai gangli abenulari.

3. Tratto discendente dei gangli abenulari. È un piccolo fascio, che dalla parte posteriore dei gangli discende ventralmente. Le sue fibre s'incrociano, contribuendo a costituire la commessura abenulare e poi discendono in basso verso la base del mesencefalo.

4. Tratto prepineale. Si origina dalla porzione più caudale della commessura abenulare e si addossa alla parete frontale della porzione prossimale dell'organo pineale.

5. La commessura abenulare. Sono fibre, che congiungono i gangli abenulari al resto dell'encefalo e con probabilità fibre che pongono in relazione il ganglio di un lato con quello dell'altro.

Regione talamica. Costituisce la maggior parte delle pareti laterali del diencefalo. Anteriormente serve di passaggio a fasci nervosi, che la congiungono al telencefalo, posteriormente è costituita da due nuclei di sostanza grigia, tra i quali decorrono numerosi tratti di fibre. Si suddivide perciò in:

1. Pretalamo,
2. Talamo ottico,
3. Corpo genicolato laterale.

Talamo ottico (Fig. Q¹).

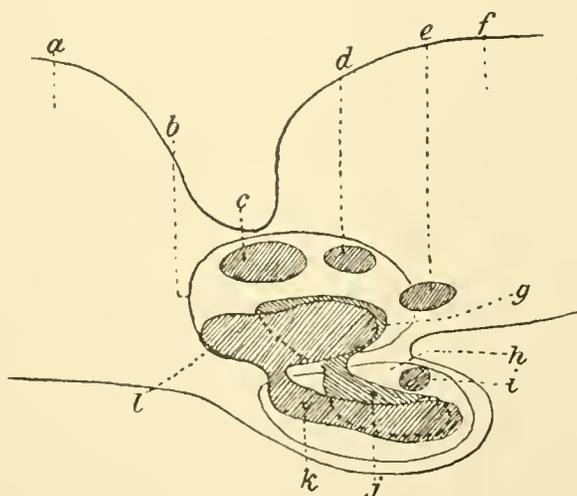


Fig. Q¹ (da STERZI, l. c., p. 592, fig. 241).

Nuclei del talamo e dell'ipotalamo dei selacoidei. veduti dall'interno (schema). *a* telencefalo. *b* talamo ottico. *c* nucleo pretettale. *d* nucleo dorsale. *e* nucleo tegmentale. *f* tetto ottico. *g* nucleo peduncolare. *h* ipotalamo. *i* nucleo mammillare. *j* nucleo ipotalamico laterale. *k* nucleo ipotalamico mediale. *l* nucleo interno del talamo.

È un nucleo schiacciato in senso laterale ed è una forte deposizione di sostanza grigia vicino all'ependima. Il solco di MONRO divide ogni talamo in due porzioni in senso longitudinale; una superiore dorsale più voluminosa, e l'altra inferiore o ventrale. In ognuna di queste porzioni vi sono raggruppamenti di cellule, che formano i nuclei talamici. Nella porzione dorsale vi sono due nuclei:

1. nucleo pretettale,
2. nucleo dorsale o lentiforme.

Nella porzione ventrale vi sono tre nuclei

1. nucleo interno (mediale),
2. nucleo peduncolare (laterale),
3. nucleo segmentale (laterale) o nucleo rosso.

Vie intrinseche dei talami ottici: sono vie di associazione, che uniscono i vari nuclei dei talami fra di loro.

A. Commessura posteriore. Si trova nella volta diencefalica e si divide in:

1. Commessura posteriore propriamente detta,
2. Commessura intercalare,
3. Commessura pretettale.

1. Commessura posteriore propriamente detta: costituita di fibre, che si dipartono dalla porzione posteriore di ogni talamo ed in particolar modo dal nucleo pretettale. Si incrociano nella commessura, in parte vanno al nucleo pretettale del lato opposto ed in parte volgono caudalmente e vanno poi a raggiungere il nucleo del fascicolo longitudinale dorsale (nella base mesencefalica).

2. Porzione intercalare della commessura posteriore: i fasci provengono dal nucleo pretettale di un lato e vanno a terminare in quello del lato opposto.

3. Porzione pretettale: non è una via intertalamica, ma in parte continua ad avere il significato della commessura del tetto, ed in parte è formata da fibre, che discendono al talamo provenendo con ogni probabilità dalla porzione frontale del tetto ottico del lato opposto. È incerto lo STERZI sull'esistenza di queste fibre, e ritiene, che l'esame di animali a cui siano stati distrutti i lobi ottici, potrà chiarire la questione.

B. Commessura postottica. Si trova nella base diencefalica dietro il chiasma ottico. Contiene secondo STERZI fibre talamiche e mesencefaliche (commessura trasversa) e fibre ansulate. Le prime servono in parte a congiungere fra di loro i talami ottici ed in parte si estendono sino all'inserzione dei lobi ottici sulla base mesencefalica; è dubbio, se alcune fibre vadano ai corpi genicolati. Sotto questi sistemi si trova l'incrociamiento del tratto olfatto-ipotalamico, e che si descriverà nel pretalamo.

Vie estrinseche dei talami ottici (Fig. R¹).

Si hanno 1. Connessioni caudali (tra i talami ottici e la porzione di sistema nervoso situata caudalmente) date da: A. tratto talamo-

bulbare e talamo-spinale. Si spandono nei vari nuclei talamici e un gruppo di esse scende pure nell'ipotalamo.

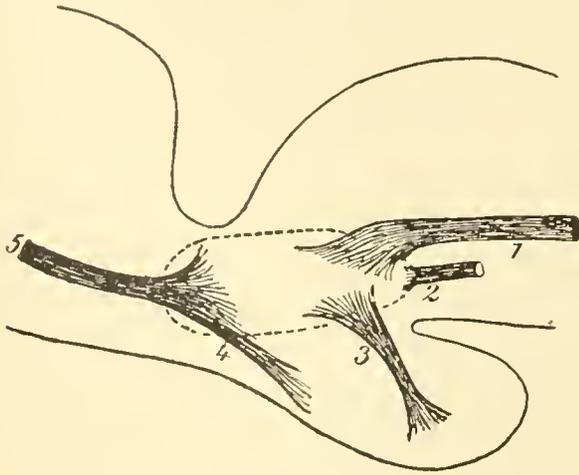


Fig. R¹ (da STERZI, l. c., p. 600, fig. 246).

Connessioni del talamo ottico (schema). 1 tratto talamo-bulbare e talamo-spinale. 2 tratto cerebello-mesencefalico. 3 tratto talamo-lobare. 4 fibre ipotalamiche del tratto strio-talamico 5.

B. Tratto cerebello-mesencefalico-talamico (cerebello-talamico, cerebello-rubro, cerebello-tegmentale) (nucleo rosso è omonimo di nucleo tegmentale).

2. Connessioni rostrali (fra i talami ottici ed il telencefalo).

A. Il talamo frontalmente è congiunto al corpo striato del telencefalo per mezzo di un grosso fascio: tratto strio-talamico, e che termina nel nucleo interno e nel nucleo peduncolare del talamo.

B. Una parte delle fibre del tratto strio-talamico discende all'ipotalamo per terminarvi: tratto strio-talamo-ipotalamico.

3. Connessioni ventrali. Mettono in relazione il talamo coll'ipotalamo, e sono date da un grosso fascio: tratto talamo-lobare. Origina dalla estremità frontale dei lobi inferiori dell'ipotalamo e termina nel nucleo interno del talamo.

Corpo genicolato laterale. Nucleo di sostanza grigia che trovasi al disotto dei lobi ottici, quindi in corrispondenza del solco postottico, là dove questo si continua col solco laterale del mesencefalo. Non sporge nella superficie diencefalica, ma è incluso nelle pareti laterali del diencefalo, quindi non si vede che nelle sezioni. Caudalmente giunge poco al di dietro del tratto ottico, rostralmente si spinge sino in vicinanza del solco preottico. Si continua col talamo ottico: non è a confini netti. Sembra secondo STERZI, che ad esso vadano fibre ottiche: forse col metodo delle degenerazioni si arriverà a conoscere

la funzione. Forse sono un nucleo intermedio posto sul decorso delle fibre ottiche. Pretalamo è quel tratto di parete laterale del diencefalo che al davanti del talamo si continua col telencefalo (peduncoli cerebrali di *ΡΟΗΟΝ*). La divisione fra telencefalo e diencefalo nelle parete laterale è stabilito da un piano artificiale, il pretalamo non sarebbe, che la continuazione fra quello e questo. È fatto da una grande quantità di fibre di sostanza grigia in mezzo alla quale decorrono vari fasci di fibre:

1. Tratto olfatto-abenulare,
2. Tratto strio-talamico,
3. Tratto olfatto-ipotalamico.

Ipotalamo. L'ipotalamo dei selacoidei è costituito da:

1. Lobi inferiori o laterali,
2. Lobo posteriore.

A. Lobi inferiori. Son fatti di sostanza grigia diffusa entro la quale decorrono fasci di fibre. Vi è:

1. nucleo ipotalamico diffuso,
2. nucleo ipotalamico mediale,
3. nucleo ipotalamico laterale.

B. Lobo posteriore. Sporge come cercine nella fessura lombo-infundibulare; ad ogni lato della linea mediale vi è un cumulo di cellule nervose, che forma il nucleo mammillare.

Connessioni dell'Ipotalamo. Ha 1. vie intrinseche 2. vie estrinseche.

1. Vie intrinseche: pongono in rapporto fra di loro i vari nuclei di uno stesso lobo (vie di associazione) e vie commessurali fra i lobi dei due lati, che si suddividono alla loro volta in fibre commessurali dorsali e fibre commessurali ventrali.

2. Vie estrinseche. Uniscono l'ipotalamo col resto del sistema nervoso (Fig. S¹) e sono caudali, dorsali, frontali.

A. Vie caudali, che per la maggior parte passano traverso la base mesencefalica (tratto talamo-bulbare e talamo-spinale, tratti lobo-mesencefalico, tratto cerebello-lobare, diretto e crociato, tratto mammillo-peduncolare), non passa per la base del mesencefalo il tratto recesso-lobare. C'è poi il tratto infundibulo-lobare, che fa comunicare l'area ipofisaria dell'infundibulo ed il sacco vascoloso coi lobi inferiori.

B. Vie dorsali: fanno comunicare i lobi inferiori col talamo ottico e sono i tratti talamo-lobari.

C. Vie frontali; sono date dai tratti strio-talamici e dai tratti olfatto-ipotalamici.

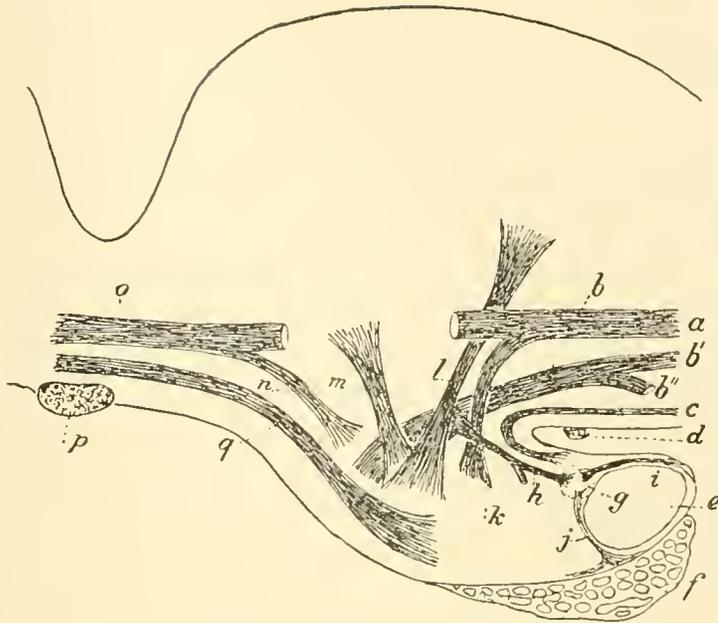


Fig. S¹ (da STERZI, l. c., p. 627, fig. 262).

Connessioni dei lobi inferiori nei selaci (schema).

a tratto talamo-bulbare e talamo-spinale. *b* tratto cerebello-lobare e *b'* sua porzione diretta. *b''* sua porzione incrociata. *c* tratto mammillo-peduncolare. *d* nervo oculomotore. *e* sacco vascoloso aperto. *f* ipofisi. *g* nucleo del tratto infundibolo-lobare. *h, i* tratto sacculare; *j* tratto ipofisario. *k* porzione ipotalamica dei tratti talamo-bulbari e talamo-spinali. *l* tratto lobo-mesencefalico. *m* tratto talamo-lobare. *n* porzione ipotalamica del tratto striotalamico. *o, p* chiasma ottico. *q* tratto olfatto-ipotalamico.

Base diencefalica. È fatta:

1. Protuberanza chiasmatica,
2. Lamina postottica col recesso postottico,
3. Area ipofisaria,
4. Sacco vascoloso.

1. Protuberanza chiasmatica: è formata dal chiasma ottico e dalla commessura postottica, questa formata da due specie di fibre che costituiscono la commessura trasversa e le fibre ansulate. Dietro il chiasma ottico sotto la commessura trasversa vi è l'incrociamiento del tratto olfatto-abenulare.

2. Lamina postottica, 3. Area ipofisaria, 4. Sacco vascoloso: per quanto riguarda l'intima struttura di queste parti rimando al libro dello STERZI, perchè sarebbe superfluo tenerne conto in questo punto.

Ventricolo diencefalo: si distinguono 3 porzioni:

1. Superiore o cavità del sacco dorsale,

2. Media o ventricolo diencefalico propriamente detto,
3. Inferiore o infundibolo.

Nervo ottico. Partono dalla retina, dopo l'incrociamiento col chiasma, le fibre di questo nervo e si raccolgono nei tratti ottici, che abbracciano i talami ottici, salgono poi ai lobi ottici, ossia alla volta mesencefalica, ove terminano costituendo lo strato midollare esterno. Sul decorso del tratto ottico vi è il corpo genicolato laterale, nucleo nel quale sembra termini parte delle fibre ottiche e da cui si originano fibre che vanno al tratto ottico. I lobi ottici costituiscono quasi da soli la terminazione delle fibre ottiche, dai lobi poi partono numerose vie che vanno in tutto il sistema nervoso centrale.

Come dunque si vede da questo rapido sguardo dato alla costituzione del diencefalo è questa una regione cerebrale che prende rapporti con tutte le altre parti del cervello. Si comprende quindi a priori come una lesione, una ablazione, una eccitazione portata su questa parte debba avere come conseguenza anche una influenza più o meno grande a seconda della importanza e ricchezza di queste connessioni e della importanza della parte cerebrale, che viene tolta all'influenza del diencefalo, sopra tutta la funzionalità del resto del cervello. E difatti partendo da queste conclusioni aprioristiche, hanno poi effettivamente portato a conclusioni vere sulla funzionalità del diencefalo le ricerche fisiologiche, da me eseguite sopra questa determinata regione cerebrale. Senza tema di errare si può individualizzare fisiologicamente il diencefalo come quella regione principe, dalla quale si irradiano traverso le molteplici vie commessurali a tutte le altre regioni cerebrali tutte le funzioni più fini. È da qui che partono i comandi motori e a qui fanno capo le sensazioni le più elevate (vista, olfatto, gusto [senso chimico]).

Come già sappiamo da quanto sopra abbiamo riportato, lo STEINER dopo la ablazione del Diencephalon non osservò disturbi del movimento ma solo una deficienza nella spinta al movimento, perchè, secondo lui, fatta questa ablazione, verrebbero ad essere interrotte quelle vie, che portano lo stimolo dell'acqua dalla periferia al centro. Il BETHE al contrario come bene sappiamo, sostiene, che dopo l'asportazione del Diencephalon gli *Scyllium* nuotano continuamente e in perfetto equilibrio. Dalle operazioni da me eseguite posso concludere, che facendo l'asportazione completa del Diencephalon i movimenti di natazione sussistono sempre, però non sono così fini, così eleganti, come quelli normali e poi si tratta sempre di brevi

movimenti di natazione, perchè lo *Scyllium*, quasi preso dalla stanchezza, dopo aver nuotato per breve tempo, cade sul fondo e li rimane. Si alternano in questa maniera dei lunghi periodi di riposo con brevi periodi di natazione. E non altrimenti poteva essere che così. Si pensi difatti che facendo l'asportazione del Diencephalon il senso della vista, per la distruzione dei talami ottici, il senso dell'olfatto, per l'asportazione del tratto olfatto-abenulare, vengono ad essere profondamente lesi: sono dunque già due organi di senso così importanti per l'economia animale e che vengono a mancare allo *Scyllium*, che abbia subito una tale operazione. E poi per quanto riguarda le vie motorie e sensitive vengono ad essere interrotte quelle del telencefalo e quelle del metencefalo. Lasciando da parte il telencefalo, del quale ci siamo già occupati, vedremo poi quale importanza abbiano nella natazione il mesencefalo e il metencefalo, parti insomma che per esplicare la loro funzione motorio-sensitiva hanno bisogno di trovarsi in rapporti normalissimi con tutte le altre regioni del cervello e quindi anche col Diencephalon. Osservando bene poi gli *Scyllium*, che abbiano subito una tale operazione, si vede con quanta facilità vadano battendo contro le pareti del bacino, ciò che significa che dalla periferia, per interruzione delle vie sensitive, non vengono portate più al centro quelli stimoli che sono dati dalla pressione dell'acqua, dal mezzo ambiente. —

Tutti questi fatti naturalmente sono stati da me osservati tenendo in esame gli *Scyllium* sia nel periodo diurno, come anche nel periodo notturno. Ablazioni omolaterali del Diencephalon secondo lo STEINER portano a movimenti di maneggio verso il lato sano, mentre invece, secondo BETHE, questi movimenti di maneggio si avrebbero, ma non dipendono da tale operazione. Per decidere questa questione, invece di fare l'ablazione omolaterale del Diencephalon tagliai omolateralmente dividendo con un taglio netto il Mesencephalon dal Diencephalon; ebbene i movimenti di maneggio si ebbero costantemente sino alla morte dello *Scyllium* e sempre costantemente verso il lato sano. Gli stessi movimenti di maneggio verso il lato sano ebbi anche sempre costantemente, quando feci l'ablazione omolaterale del Diencephalon. Dunque si deve ritenere che l'ablazione o la lesione omolaterale del Diencephalon porta sempre a movimenti di maneggio verso il lato sano. E pensando alle connessioni anatomiche, che ha il Diencephalon col mesencefalo e col metencefalo ci renderemo subito conto di questo fatto. Uno dei risultati più importanti ottenuti colla stimolazione elettrica del

Diencephalon e contemporaneamente colla stimolazione elettrica o dello Epencephalon, o del Mesencephalon, o del Metencephalon, o del Myelencephalon si è la spiccata azione dinamogena ed inibitoria spiegata costantemente dal Diencephalon sopra i movimenti provocati dalla stimolazione delle differenti regioni cerebrali suddette. I nostri risultati, che risultano dai nostri protocolli e dai nostri tracciati, parlano chiaramente. Sarebbe dunque il Diencephalon quella regione cerebrale, che interposta in mezzo alle altre, sarebbe il supremo regolatore motorio delle attività esplicata dalle altre parti cerebrali. A seconda dello stato fisiologico o di eccitazione nel quale si trova, avremo quindi fenomeni di inibizione o di dinamogenia, che si esplicheranno sulle altre parti dell'asse cerebro-spinale. Questa funzione dinamogena e inibitoria che negli animali superiori sembra essere sparsa nelle varie regioni cerebrali, nello *Scyllium* (vertebrato inferiore) rimane localizzata ad una determinata regione cerebrale. Sembrerebbe dunque che, mano mano che dai vertebrati superiori scendiamo agli inferiori, le funzioni, almeno le più importanti, vadano localizzandosi in determinate regioni cerebrali. Nei vertebrati inferiori in una stessa regione cerebrale noi possiamo ritrovare le funzioni anche le più promiscue.

Che questa funzione dinamogena-inibitoria sia poi localizzata nel Diencephalon trova una spiegazione nella costituzione anatomica di questa regione cerebrale che, come abbiamo visto, è in relazione per mezzo delle sue vie con tutte le altre parti del cervello.

3. Mesencephalon. E' costituito da due parti:

1. Inferiore o base mesencefalica.
2. Superiore o lobi ottici.

Limitano un ventricolo mesencefalico, che ha per base la base mesencefalica, e penetrando nei lobi ottici forma i ventricoli ottici. Dal mesencefalo originano due paia di nervi andando dall'indietro in avanti: il nervo trocleare e il nervo oculo-motore.

Base mesencefalica. Rostralmente si continua col diencefalo, dal quale lo divide un piano, che passa per la fessura meso-prosencefalica, caudalmente si continua col metencefalo dal quale lo divide un altro piano che passa per la fessura mesencefalica. Ha la forma di un cuneo smussato con la base volta in alto e interposta obliquamente fra il diencefalo e il metencefalo. Nella base di questa regione si trovano i gangli interpeduncolari che caudalmente hanno le code dei gangli interpeduncolari. Le faccie laterali hanno due pro-

tuberanze: tubercolo anteriore e tubercolo posteriore. La faccia dorsale, che è il pavimento del ventricolo mesencefalico, è libera nel terzo medio, nel resto dà inserzione ai lobi ottici. C'è un solco longitudinale mediano ai cui lati vi sono due cordoni: eminenze mediali. Nella struttura dobbiamo vedere: A. la sostanza grigia, B. la sostanza bianca. Sostanza grigia. Si ha: 1. Sostanza grigia comune alla base mesencefalica e ai segmenti più caudali dell'encefalo e 2. Sostanza grigia propria alla base mesencefalica (manca nella base metencefalica). Sostanza grigia comune. A. sono due serie di accumuli di cellule radicolari, una per lato costituiscono le continuazioni delle colonne ventrali del metencefalo e danno origine:

1. al fascicolo longitudinale dorsale,
2. al nervo trocleare,
3. al nervo oculomotore.

B. formazione reticolata, che termina alla periferia del mesencefalo in un grosso strato grigio periferico e forma sotto al fascicolo longitudinale dorsale il nucleo rosso.

Sostanza grigia propria. Per ogni lato vi sono tre gruppi nucleari: i gangli interpeduncolari, il toro semicircolare, il corpo genicolato mediale. Nei gangli interpeduncolari terminano i tratti abenulo-peduncolari. Nei tori semicircolari si trova il nucleo laterale del mesencefalo.

Sostanza bianca:

1. Fasci che uniscono il diencefalo al rombencefalo e al midollo spinale.
 2. Fasci che uniscono il diencefalo ai lobi ottici.
 3. Fasci che uniscono i lobi ottici col bulbo e il midollo spinale.
 4. Fascio dalla volta diencefalica (tratto abenulo-peduncolare)
- (Fig. T¹).

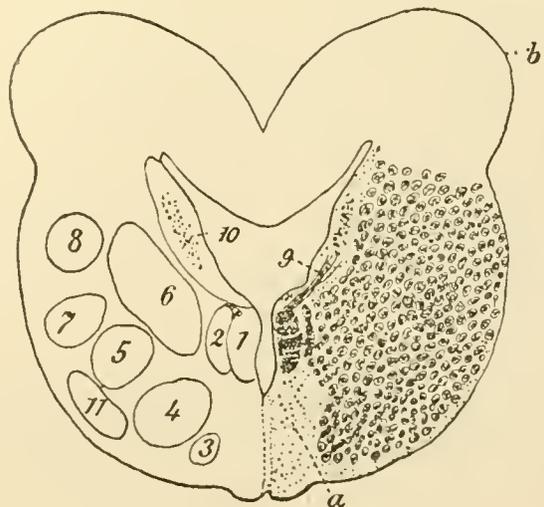
Fig. T¹

(sec. STERZI, l. c., fig. 183, p. 475).

Sostanza bianca della base mesencefalica; sezione trasversa in un *Acanthias vulgaris* lungo 35 cm (18:1).

1 fascicolo longitudinale dorsale. 2 fascicolo predorsale. 3 tratto mammillo-peduncolare. 4 tratto tetto-bulbare crociato. 5 tratto tetto-bulbare diretto. 6 tratti talamo-bulbari e talamo-spinali. 7, 8 tratti cerebello-mesencefalici. 9 porzione mesencefalica del fascicolo longitudinale dorsale. 10 nucleo laterale del mesencefalo. a gangli interpeduncolari.

b tetto ottico.



A. Fascicolo longitudinale dorsale. Conserva percorrendo la base mesencefalica la stessa posizione che aveva nel metencefalo: nella parte più frontale della base scompare e origina quindi il nucleo del fascicolo longitudinale dorsale.

B. Tratti tetto-bulbari e tetto-spinali, che uniscono il tetto ottico al bulbo e al midollo spinale:

1. Tratto tetto-bulbare e tetto-spinale diretto.

2. Tratto tetto-bulbare e tetto-spinale crociato.

C. Tratti talamo-bulbari e tratti talamo-spinali.

D. Tratti cerebello-mesencefalici.

E. Tratti cerebello-lobari.

F. Tratti lobo-mesencefalici: uniscono il lobo ottico con altre parti del mesencefalo.

G. Tratti abenulo-peduncolari: dal ganglio abenulare al ganglio interpeduncolare.

H. Tratti mammillo-peduncolari: dal ganglio mammillare del lobo laterale decorre caudalmente nella faccia inferiore della base mesencefalica, va al ganglio interpeduncolare e, secondo A. KAPPERS, sembra discenda sino al bulbo, dove è in rapporto colla sostanza motrice.

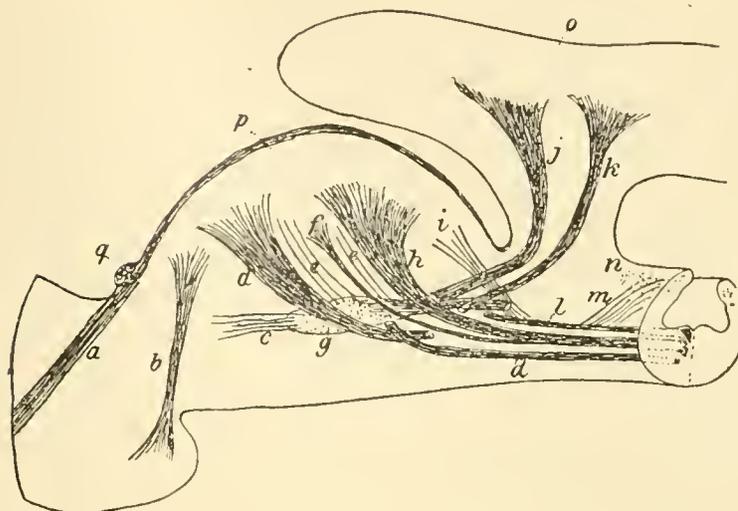
I. Commessura ansulata: sta nella base mesencefalica ed è costituita dall'incrociamiento dei tratti cerebello-lobari crociati, dei tratti abenulo-peduncolari, dei fascicoli predorsali, dei fascicoli longitudinali dorsali dei tratti tetto-bulbari e tetto-spinali crociati. Secondo STERZI questo nome dovrebbe essere abolito e con ragione, perchè è un miscuglio di tutte queste parti.

Lobi ottici. Sono due cupole bianche separate dal solco ottico, formano la volta del ventricolo mesencefalico e contengono i ventricoli ottici. Riguardo alla struttura son costituiti da vari strati di fibre. Più importanti per noi sono le connessioni (Fig. U¹).

1. Connessioni caudali. A. Tratti tetto-bulbari e tetto-spinali fatti di fibre ascendenti e discendenti: 1. terminano nel bulbo e nel midollo spinale. — 2. le bulbo-tettali e bulbo-spinali originerebbero dalle colonne dorsali del midollo spinale e dai nuclei sensitivi del bulbo.

B. Fascicolo predorsale: è una porzione dei tratti precedenti. Origina come questi, discende nella base mesencefalica, metencefalica, e si perde nei tratti talamici e tettali.

C. Tratto ottavo-mesencefalico: sono fibre di natura statica, che

Fig. U¹ (sec. STERZI, l. c., p. 503, fig. 192).

Schema delle connessioni dei lobi ottici.

a tratto ottico. *b* tratto lobo-mesencefalico. *c* connessioni rubro-talamiche. *d* tratto tetto-bulbare e tetto-spinale incrociato. *e* connessioni rubro-tettali. *f* fascicolo pre-dorsale. *g* nucleo rosso. *h* tratto tetto-bulbare e tetto-spinale diretto. *i, m* tratto ottavo-mesencefalico. *j* tratto cerebello-mesencefalico diretto. *k* tratto cerebello-mesencefalico incrociato. *l* fascicolo longitudinale dorsale. *n* nuclei statici. *o* cervelletto. *p* lobi ottici. *q* commessura posteriore.

si incrociano o no nel rafe mesencefalico e vanno sino ai [lobi ottici: per mezzo di tali vie il tetto ottico è connesso ai nuclei statici.

2. Connessioni ventrali. Sono vie ipotetiche e non tratti cospicui.

A. Qui si trovano i nuclei dell'oculomotore e del trocleare: è ovvio ammettere, che questi con dei tratti siano uniti ai lobi ottici.

B. Nel nucleo rosso termina il tratto cerebello-mesencefalico, quindi è probabile, che per mezzo del nucleo rosso questo tratto sia connesso ai lobi ottici.

3. Connessioni frontali. A. Vie ottiche. Fibre ottiche che vanno a terminare nei lobi ottici.

B. Tratti lobo-mesencefalici: vanno dal tetto ottico ai lobi inferiori del diencefalo, discendono nella metà frontale delle pareti laterali dei ventricoli ottici, davanti ai tratti tetto-bulbari e tetto-spinali.

STEINER aveva osservato che ledendo il tetto del mesencefalo (lobi ottici, tetto ottico) gli *Scyllium* battevano contro tutti gli ostacoli del bacino, perciò localizzò nel tetto del mesencefalo un centro visivo. Mentre invece BETHE, con ablazioni omo- o bilaterali del tetto mesencefalico, non solamente non osservò disturbi di locomozione, ma non potè confermare, anche quanto aveva visto STEINER, che cioè dopo una tale lesione venga ad essere annullato il riflesso

pupillare per lo stimolo luminoso. Nelle lesioni omolaterali del tetto ottico si notano disturbi dallo stesso lato del riflesso pupillare. Difatti, appena eseguita la lesione, lo *Scyllium* va eseguendo leggeri movimenti di maneggio verso il lato sano, e ciò dipende, secondo me, da che dopo una tale lesione vengono ad essere interrotte le vie che dai centri anteriori e dallo stesso lobo ottico vanno alle parti caudali dell'asse cerebro-spinale. Interrotte queste vie, viene a mancare questo centro, l'influenza diretta, specialmente inibitoria dei centri anteriori; si ha una deficienza manifesta, e quindi movimenti di maneggio verso il lato sano. Molto raramente ho osservato movimenti di maneggio verso il lato operato: del resto anche che fossero avvenuti erano di breve durata. Durante questi movimenti di maneggio, lo *Scyllium*, sottoposto a tali movimenti coatti, batteva facilmente contro tutti gli ostacoli, che erano nel bacino, e contro le pareti (mancanza del senso statico, oltre che deficienza motoria e impulso a moti coatti). Per quanto riguarda i riflessi pupillari, questi erano molto indeboliti, osservando naturalmente gli *Scyllium*, che avevano subito una tale ablazione omolaterale del tetto ottico, durante il periodo notturno, quando la pupilla è molto dilatata. Nelle lesioni bilaterali del tetto mesencefalico, per quanto riguarda i disturbi motori consecutivi, questi sono molto più gravi che non nelle lesioni omolaterali. Non si presentano movimenti di maneggio o di rotazione, ma gli animali si muovono molto raramente, stanno quasi sempre al fondo del bacino, lì inerti anche durante le ore notturne.

E ciò si spiega, perchè con questa ablazione sono state asportate tutte le vie sensitivo-motorie caudali, che vanno al bulbo e al midollo spinale, le vie ventrali che vanno al cervelletto e le connessioni frontali, che sotto forma di tratti lobo-mesencefalici vanno ai lobi inferiori del diencefalo. Questa mancanza di tali vie fa sì, che anche che venga la spinta al movimento, questo si compie molto stentatamente e in modo non del tutto normale. La mancanza poi dell'ictus al movimento e quella certa titubanza, non precisione nel nuoto, quella facile mancanza di equilibrio dipende dalla lesione del tratto ottavo-mesencefalico, di quel tratto che mette in contatto i lobi ottici coi nuclei statici. È la mancanza delle sensazioni, che vengono dal mezzo ambiente, dall'acqua, quella che ci dà questo quadro fenomenologico nello *Scyllium* che abbia subito una tale lesione. Per quanto riguarda poi il senso della visione, il riflesso pupillare è più o meno fortemente abolito da ambedue i lati.

Ed io ritengo, che oltre questo riflesso anche il senso visivo in sè stesso abbia subito una forte diminuzione. Data poi la localizzazione nei lobi ottici dei nuclei dell' oculo-motore e del troclearo anche i movimenti dei bulbi oculari sono più o meno annichiliti. Questa lesione si vede bene, specialmente nella lesioni omolaterali dei lobi ottici, perchè così da un lato si può seguire il movimento dell' occhio normale, e dall' altro lato, dell' occhio levato alle sue connessioni normali con i nervi suddetti. Secondo lo STEINER, andando a ledere la base del mesencefalo, gli *Scyllium* fanno movimenti equilibrati di natazione, e si muovono sempre in un piano orizzontale, appena però cambiano piano di movimento, p. es. se volgono più o meno obliqui o verticali, allora perdono subito l'equilibrio. Possono per un periodo di tempo più o meno lungo rimanere in questo stato di perdita di equilibrio, oppure tornare nella posizione ventrale normale. Secondo lo STEINER, in questo caso, mancherebbero allo *Scyllium* tutte quelle sensazioni che vengono dall' acqua e che danno appunto gli stimoli adatti per una locomozione normale. Nella base del mesencefalo, secondo lo STEINER, sarebbe un vero centro, dove vanno tutte le sensazioni muscolari, delle articolazioni, delle vertebre, sensazioni, che sono tutte adibite a dare l'equilibrio all' animale nei suoi movimenti di locomozione-natazione. Secondo BETHE le ablazioni della base mesencefalica, specialmente se omolaterali, darebbero disturbi del movimento nello *Scyllium*. E difatti basta pensare e guardare a tutte le vie motorio-sensitive che passano per la base del mesencefalo a tutte le altre regioni dell' asse cerebro-spinale per rendersi ragione dei disturbi motori presentati dagli *Scyllium* da noi operati e che confermano quanto era stato visto dagli altri autori. Non v'è regione cerebrale che non sia in rapporti anatomici strettissimi con la base mesencefalica. Ne sussegue quindi, che anche non solo una ablazione completa della base mesencefalica, ma anche una ablazione omolaterale porti a disturbi motori gravissimi. Nelle lesioni omolaterali ho osservati movimenti di maneggio verso il lato sano, e talvolta anche, ma molto raramente, qualche movimento di rotazione verso sempre il lato sano, incertezza enorme nel movimento, perdita molto facile dell' equilibrio e caduta sul fondo dal lato dorsale, molto raramente dal lato ventrale. Fatta l'ablazione completa da ambedue i lati l'ictus al movimento è quasi nullo e occorre stimolare, anche nella notte, molto fortemente lo *Scyllium*, perchè si compia un movimento di natazione. Appena iniziato, è facile il moto in senso orizzontale, perchè questo richiede

poche difficoltà da parte dello *Scyllium*, però, appena dalla posizione orizzontale vuole passare a quella obliqua, o verticale, allora perde facilmente l'equilibrio e cade al fondo, quasi sempre col ventre rivolto in alto.

Difatti il moto in questo senso è molto difficile, più specialmente il passare da una posizione all'altra. E ciò ha una grande analogia con quanto ho visto io studiando il mesencefalo dei mammiferi, al quale fatto ho sopra accennato. È il mesencefalo la seconda vescichetta cerebrale, che traverso i vari periodi dello sviluppo rimane sempre integra e non si sdoppia mai. Anche filogeneticamente ha quindi una grande importanza rispetto alle altre due vescichette, che si suddividono ognuna in due altre. Quando poi lo *Scyllium* è caduto nella posizione col ventre in alto sul fondo del bacino, con molta difficoltà, e specialmente se non viene sorretto, ritorna nella posizione normale ventrale. Anche il senso della visione, dopo una lesione di questa parte, omolaterale o bilaterale, viene ad essere più o meno profondamente alterato e anche il riflesso pupillare è nullo o torpido. Però il battere continuo, che va facendo, quando nuota, contro gli ostacoli del bacino o contro le pareti non dipende secondo me da deficienze del senso della visione, ma piuttosto è la deficienza del senso statico, dalla mancanza insomma di quelle eccitazioni, che partendo dall'acqua, eccitano la linea laterale e vanno poi al centro. BETHE osservò, che fatto nel mesencefalo un taglio omolaterale destro nella parte posteriore dei trigemini, lo *Scyllium* compie movimenti di maneggio e di rotazione sul proprio asse verso sinistra. È capace però dopo un certo tempo di nuotare bene in linea retta, di volgersi bene da ambedue i lati, sino a che in un tempo più o meno lungo rimane in stato pleurotonico a sinistra. Se l'operazione non era eseguita bene, invece dei movimenti di maneggio aveva delle contratture. Anche io ho eseguito queste operazioni, ma ho notato sempre costantemente movimenti di maneggio e di rotazione verso il lato opposto a quello operato che sono durati sino alla morte dell'animale, continuamente, senza tregua alcuna, e mai ho potuto osservare movimenti normali di natazione da parte degli *Scyllium*, che abbiano subito una tale operazione. Forse gli animali di BETHE non furono bene operati, da qui le divergenze fra le mie e le sue osservazioni. Secondo BETHE, l'ablazione completa del mesencefalo porta sempre lo *Scyllium* ad un nuoto diretto, filato e mai da un lato o dall'altro, lo fa solo in questo caso, quando l'operazione sia stata eseguita imperfettamente. Ha la capacità di riprendere la

posizione normale. Quando venga posto col dorso contro il fondo, si ha allora l'Umdrehreflex e, contrariamente a quanto aveva osservato STEINER, BETHE sostiene, che siano capaci di fare dei movimenti spontanei, anche che non vengano stimolati; negherebbe insomma implicitamente quel centro motorio ammesso dallo STEINER. Ho anche io operato animali completamente di mesencefalo ed ho visto, che presentano qualche movimento spontaneo, anche che non vengano stimolati, però sono molto rari questi movimenti. Ad ogni modo questi sono possibili, però non sono quei movimenti di natazione fini, eleganti, ma avvengono a sbalzi, sono di brevissima durata. Indubbiamente il mesencefalo quindi ha una grande importanza capitale sul movimento, ma, fattane la asportazione completa, può essere sostituito dalle altre parti dell'asse cerebro-spinale. Secondo BETHE, e su ciò conferma anche quanto è stato visto dallo stesso STEINER, la emisezione del Mesencefalo porta sempre a movimenti di maneggio verso il lato opposto. Io anche ho ottenuto costantemente, come risultato delle emisezioni del mesencefalo, questi movimenti di maneggio verso il lato opposto, che sono durati fino alla morte dell'animale. BETHE ammette, che vi possa essere un punto nel mesencefalo, dove fatta una di queste emisezioni non si hanno movimenti di maneggio, ossia un punto indifferente. Io ho voluto ricercarlo facendo emisezioni nelle sue varie parti, però non mi è riuscito a definirlo e credo anche che questo punto per ragioni anatomiche non possa assolutamente esistere. Vedremo appresso molto partitamente, quando ci occuperemo della fisiologia del mielencefalo, come una emisezione del mielencefalo avanti l'uscita dell'VIII, dà movimenti di rotazione e di maneggio verso il lato operato, se p. es. è stata fatta a destra i movimenti coatti dello *Scyllium* hanno luogo verso destra. Mentre invece una emisezione del cervello medio, come abbiamo sopra accennato, dà sempre movimenti di maneggio verso il lato opposto, dove è stata fatta la lesione: se p. es. è stata fatta a destra, i movimenti di maneggio hanno luogo verso sinistra.

BETHE tagliò longitudinalmente il cervello dall'origine dell'acustico sino alla metà del cervello medio; conseguenza di questa operazione era il taglio e separazione completa delle due vie crociate. Fatta poi consecutivamente a questa operazione la emisezione del cervello medio, questa doveva riuscire senza effetto, ma in realtà però non era così. Perchè si avevano sempre movimenti di maneggio verso il lato opposto, dove era stata fatta la emisezione. Da ciò BETHE conclude, che le alterazioni motorie consecutive alla lesione del

cervello medio dipendono da influenza dell'acustico (fibre crociate e omolaterali). Queste osservazioni stanno più per il modo di vedere di BETHE, che per quello di LOEB.

Io non posso che confermare questi fatti così diligentemente osservati e descritti da BETHE. Riguardo alla interpretazione io debbo però ascrivere molta influenza ai fenomeni, presentati dagli *Scyllium*, che abbiano subito una tale operazione, dipendenti sia dall'acustico come anche da tutti gli altri nervi statici (quello della linea laterale) che nei pesci, come mostrerò bene in altro mio lavoro, hanno una grandissima importanza per l'equilibrio dell'animale. Io ho eseguito dei tagli longitudinali completi di tutto il cervello in modo di dividerlo in due metà e molto interessanti sono stati i risultati, i quali confermano in parte e completano il modo di vedere di BETHE.

4. Metencephalon. Cerebellum. Il metencefalo è costituito da una base metencefalica unita alla volta metencefalica o cervelletto con uno stretto peduncolo.

Base metencefalica. È separata dal bulbo da un piano trasversale, che passa pel fondo della fessura mielo-metencefalica e dal mesencefalo da un piano che passa pel fondo della fessura rombo-mesencefalica e dai gangli interpeduncolari.

Struttura. Nella base metencefalica si continuano gli stessi fasci e zone osservati nel bulbo.

Sostanza grigia. È costituita come nel bulbo da:

1. Lamina grigia sagittale.
2. due colonne di sostanza motrice separate del tutto dal pavimento ventricolare e che sono le continuazioni delle colonne ventrali e delle colonne laterali del bulbo.
3. dorsalmente due colonne di sostanza sensitiva, una per ogni lato, che sono la continuazione delle zone grigie dorsali del midollo allungato.

Sostanza bianca.

1. Fascicolo longitudinale dorsale che si continua poi nel mesencefalo traversando la base metencefalica.
2. Tratti talamici e tettali.
3. Fasci cerebellari dorsali e ventrali.
4. Fasci fondamentali.
5. Fibre arciformi.

La base metencefalica differisce poco dalla porzione rostrale del bulbo, specialmente astraendo dalle vie cerebellari, tanto che alcuni autori non la ricordano affatto.

Cervelletto. Nei selacoidei è costituito da un peduncolo che sorregge un corpo cerebellare. Il peduncolo è schiacciato tra i lobi ottici da un lato e la volvola cerebellare posteriore con le orecchiette romboidali dall'altro. Il cervelletto poggia sopra una massa, ossia sui lobi ottici avanti e sulla tela mielencefalica coroidea indietro.

Vie di connessione (Fig. V¹ e W¹).

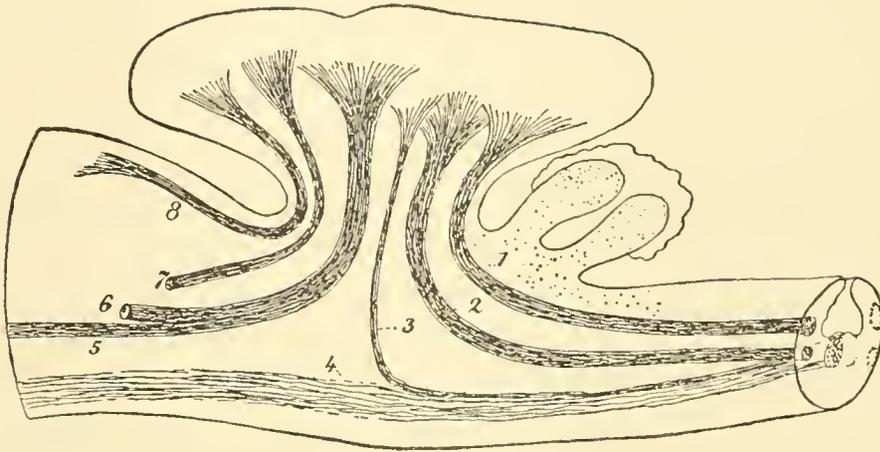


Fig V¹ (sec. STERZI, l. c., fig. 179, p. 462).

Connessioni del cervelletto dei selaci (schema).

1 fascio cerebellare dorsale. 2 fascio cerebellare ventrale. 3 fibre cerebellari del fascicolo longitudinale dorsale. 4, 5 tratto cerebello-lobare diretto. 6 tratto cerebello-lobare incrociato. 7 tratto cerebello-mesencefalico incrociato. 8 tratto cerebello-mesencefalico diretto.

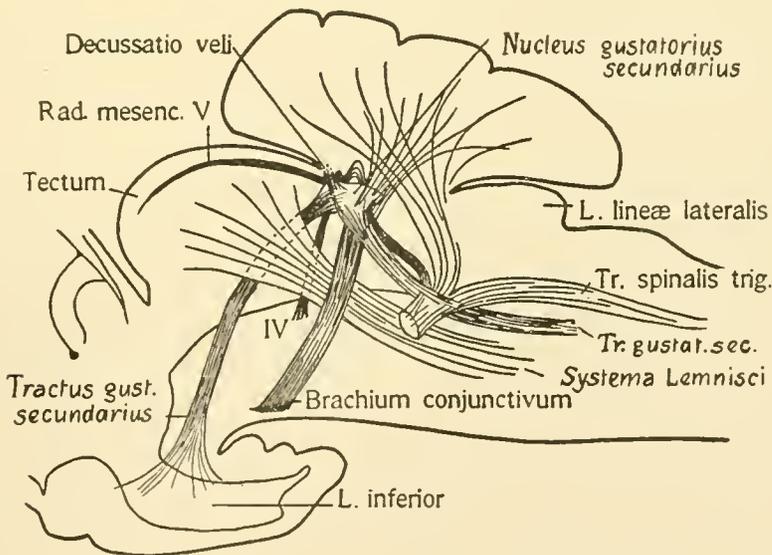


Fig. W¹ (sec. JOHNSTON, 1906, l. c., p. 226, fig. 112).

Relazioni del Cerebellum, brachium conjunctivum e tratti gustatori nei selaci (*Scyllium*). — Proiezione sopra il piano mediano sagittale.

Vi sono vie di connessione fra le varie parti dell'organo, e vie che lo uniscono al resto del nevrasse. Le vie di connessione fra le varie parti dell'organo sono formate:

1. da fibre, che s'incrociano in parte nella linea mediana ponendo così in rapporto una metà del cervelletto coll'altra (fibre commesurali).

2. da fibre, che come fibre arciformi vanno nella base metencefalica, vie di connessione al resto del nevrasse: caudalmente col bulbo e col midollo spinale, rostralmente col mesencefalo e col dien-cefalo.

A. Connessioni caudali.

1. Fascio cerebellare dorsale che discende nella base metencefalica e di qui si porta nella parte più alta del cordone dorso-laterale del bulbo.

2. Fascio cerebellare ventrale, che ha cammino simile al precedente, ma si porta più in basso vicino al cordone ventrale.

3. Fibre cerebellari del fascicolo longitudinale (tratto cerebello-motorio crociato), e che terminano nei nuclei motori del bulbo e nelle colonne ventrali del midollo spinale.

B. Connessioni frontali.

1. Via cerebello-mesencefalica fatta dal

A. Tratto cerebello-mesencefalico crociato.

B. Tratto cerebello-mesencefalico diretto.

2. Via cerebello-lobare fatta dal

A. Tratto cerebello-lobare diretto,

B. Tratto cerebello-lobare crociato,

i due tratti vanno dal cervelletto ai lobi inferiori della regione sub-talamica.

Riguardo alla funzione della base metencefalica nessun autore se ne è occupato, quindi nulla si sa in proposito. Nella funzione del cervelletto sappiamo, secondo STEINER, che dopo l'ablazione completa il nuoto è assolutamente normale. BETHE poi ritiene, che la funzione del cervelletto si deve studiare facendo contemporaneamente delle operazioni in altre parti del cervello; operandolo isolatamente non si vede nulla. BETHE quindi contemporaneamente alla estirpazione cerebellare tagliò uno o ambedue gli acustici ovvero fece anche l'emisezione del mielencefalo al di dietro dell'uscita del X; notò solamente una differenza nella posizione delle pinne e null'altro. Però lo STEINER come il LOEB e il BETHE, che si occuparono della ablazione completa di quest'organo notarono dei fenomeni di deficienza

motoria da parte dello *Scyllium* operato (Ausfallerscheinungen). Per quanto riguarda la funzione della base del metencefalo, quantunque questa sia molto difficile ad essere isolatamente aggredita, data la sua situazione molto profonda, pur tuttavia posso venire a qualche ferma conclusione. Una lesione omolaterale porta leggeri movimenti di maneggio dal lato sano, che spariscono però dopo breve tempo, mentre una lesione bilaterale ovvero l'ablazione completa fanno sì, che lo *Scyllium* sia incapace di muoversi più continuamente come si muoveva prima. Nei movimenti poi, non si nota però nulla di anormale, meno che non sono così forti e veloci, come si avvera in uno *Scyllium* normale. E ciò si comprende pensando che per la base del metencefalo passano importanti vie motorie, che si recano, come sopra abbiamo visto, caudalmente al bulbo e al midollo spinale e frontalmente al mesencefalo e al diencefalo. Interrotte queste vie ne consegue, che un disturbo motorio, quantunque piccolo, debba sempre avverarsi.

Per quanto poi riguarda la funzione del cervelletto non credo, che lo *Scyllium* sia l'animale più adatto per fare ricerche fisiologiche in questo organo. Difatti in questo animale è un organo già in via di atrofia, quindi non è sopra un organo atrofico, che si possano studiare bene le funzioni. Sarebbe desiderabile che ricerche di questo genere nei selaci (Batoidei) si eseguissero nel *Trygon* il quale, come ben si sa, ha un enorme sviluppo del cervelletto. Pur tuttavia ho potuto osservare, che sia le lesioni omolaterali come le bilaterali sono capaci di dare dei leggerissimi e passeggeri disturbi motori, ed in parte anche, secondo me, dovuti alle alterazioni che si avverano consecutivamente all'atto operatorio nelle parti circostanti. Il nuoto sia nelle lesioni omolaterali che bilaterali non viene ad essere più molto bene equilibrato, si nota una vera e spiccata deficienza. E poi il nuoto non è così netto, normale, come in uno *Scyllium* non operato. Anche le operazioni combinate non sono un metodo molto buono per studiare le funzioni di un organo, perchè non si sa, a quali di questi organi operati contemporaneamente, debbano ascrivere i fenomeni, che si osservano nell'animale operato. Ripeto però, che tutte le ricerche compiute sulla fisiologia del cervelletto dello *Scyllium* non concludono che molto poco, data la atrofia dell'organo in parola. —

Numerose sono state le ricerche istituite da vari autori sul 5. Miellencephalon dello *Scyllium* e forse da questo lato sono state molto più concludenti, data la facilità di aggredire l'organo sia nella

sua località come nelle sue varie parti e servendo come eccellente punto di ritrovo i nervi che fuoriescono dal mielencefalo, dei quali nervi ho avanti molto lungamente parlato. STEINER fece delle numerose esperienze sul mielencefalo dello *Scyllium*. Secondo questo autore, tagliato trasversalmente il mielencefalo nella parte anteriore, viene ad essere abolito ogni movimento, secondo lui quindi, in questo punto verrebbe ad essere localizzato un centro di locomozione. In questo punto andrebbero tutte le sensazioni muscolari; gli animali possono nuotare equilibratamente, perduto che abbiano l'equilibrio, ritornano di nuovo a nuotare dopo un periodo di tempo più o meno lungo in modo del tutto normale. STEINER però, come vedremo poi in seguito, parlando delle altre operazioni eseguite da questo autore sul mielencefalo, non localizza bene il punto dove ha eseguito questo taglio. Io ho ripetuto questa stessa operazione dividendo nettamente con un taglio il Mielencephalon dal Metencephalon nel piano ideale di divisione, ebbene questa operazione sia nello *Scyllium canicula* che *catulus* ha portato sempre come conseguenza, appena eseguita l'operazione, una immobilità più o meno completa degli animali. Passato un periodo di tempo variante da 1 a 3 ore, allora gli *Scyllium* cominciano a compiere dei movimenti di natazione spontanei, senza che si faccia su questi stimolo alcuno. Nuotano abbastanza bene in equilibrio, non però così velocemente come uno *Scyllium* normale e, se talvolta perdono l'equilibrio, ritornano subito in posizione normale. Se cadono sul fondo col dorso, non tardano molto a ritornare nella posizione normale. E dobbiamo ritenere appunto, che uno *Scyllium* col solo mielencefalo è capace di nuotare molto raramente e abbastanza in equilibrio. È un animale insomma al quale manca l'influenza dei centri superiori per la fine regolazione del nuoto. È in possesso però di ordigni (specialmente nuclei dei nervi statici) che possono farlo nuotare abbastanza bene. Non sono però propenso ad ammettere in questo punto un vero e proprio centro locomotore, abolito il quale l'animale rimarrebbe immobile. Lo *Scyllium* invece si muove, anzi tende a fare un moto periodico.

I riflessi poi di questi animali sono enormemente aumentati, appunto perchè viene a mancare l'influenza regolatrice cerebrale. Lo STEINER ci parla poi di una sezione trasversa del mielencefalo a livello delle pinne pettorali in seguito alla quale gli *Scyllium* nuotano bene, salgono poco però alla superficie, rimanendo quasi sempre sul fondo, ed hanno ancora l'Umdrehreflex. Invece di delimitare così vagamente la lesione, bene avrebbe fatto a dirci a livello

dell'uscita di quale nervo esegui la sezione trasversa. Io ritengo, che il taglio sia stato fatto al disotto dell'uscita del X, perchè come ho potuto vedere io, confermando in ciò quando ha sopra visto lo STEINER, tagli fatti a livello di questo punto hanno per conseguenza, che lo *Scyllium* vada facendo continuamente pel bacino dei movimenti normali di natazione. Mentre invece un taglio fatto a livello dell'uscita del X abolisce assolutamente ogni movimento. Si deve ad ogni modo concludere, che la maniera dello sperimentare dello STEINER sia stata molto impropria per quanto almeno riguarda il mielencefalo. BETHE anche aveva osservato, che il taglio trasverso dietro l'uscita del X ha per conseguenza moti continui dell'animale appunto per la mancanza dell'inibizione cerebrale. Al contrario di STEINER il BETHE, che nel suo lavoro nello *Scyllium* si occupò anche di sezioni trasverse del mielencefalo, prende sempre come punto di partenza e di indicazione delle sezioni da lui eseguite l'uscita dei nervi mielencefalici. Il BETHE, facendo un taglio avanti l'uscita del VII, vide che la respirazione e il nuoto erano normali. Però, per quanto riguarda la natazione, gli ondeggiamenti non sarebbero stati molto perfetti. Perdono facilmente l'equilibrio, perchè starebbero quasi sempre in posizione ventrale. Anche io ho eseguito una tale operazione in vari esemplari di *Scyllium*. Per quanto riguarda la respirazione le branchie si muovevano in modo abbastanza normale dopo molto tempo dalla operazione, però gli sfiatatoi rimanevano più o meno immobili perchè, come si sa, vengono ad essere innervati dal VII ed il taglio cadeva tanto vicino a questo nervo, che forse qualche ramo frontale di questo poteva venir ad essere tagliato. La natazione è più o meno normale, non lo è però perfettamente, naturalmente per mancanza della influenza cerebrale regolatrice ed è anche vero, che vanno acquistando molto facilmente la posizione col ventre rivolto in alto. Secondo BETHE dopo un taglio condotto trasversalmente fra il peduncolo cerebellare posteriore e medio (cioè fra l'uscita dell'VIII e del IX) si avrebbero movimenti natatori ritmici e incerti, in ciò si verrebbe a confermare quanto è stato visto da STEINER. Anche io ho osservato questo nuoto a forma periodica, ossia movimenti di natazione alternati con periodi di riposo, quando il taglio venga condotto nel punto suddetto, e secondo me dipende da mancanza di influenza nervosa da parte dei nuclei statici che vengono ad essere tagliati fuori assolutamente. È quella influenza nervosa che fa sì (unitamente ben s'intende alle altre) che il nuoto si compia sempre in modo continuo e regolare. Tolte all'animale

le sensazioni statiche che partono specialmente dal mezzo ambiente, anche i movimenti di natazione debboso essere naturalmente poco regolari. BETHE consiglia di osservare gli *Scyllium* che hanno subito questa operazione, quando la loro respirazione è normale. Ma questa rimane sempre abbastanza alterata (quasi sempre affrettata) perchè come si sa, il primo paio di branchie è innervato dal IX.

E solo dopo molto tempo la respirazione va diventando un po' normale, mai però ritorna come allo stato primitivo. Naturalmente, quando questa è ritornata il più vicino che sia possibile al normale, allora è il momento di fare delle osservazioni negli animali così operati. Ho detto, che questi movimenti natatori periodici dipendono dalla mancanza delle innervazioni da parte dei nuclei statici e mi conferma in ciò anche il fatto che, stimolando un tale *Scyllium*, quando nuota, questo si ferma subito di colpo, specialmente se operato molto in vicinanza dell' VIII (ossia quando le vie statiche sono completamente tagliate fuori). Questo fatto fu osservato già da BETHE, ed io non posso che assolutamente confermarlo. Questo fermarsi istantaneo, dipende da che l'operazione porta ad un aumento delle proprietà inibitorie dei riflessi da parte dell' asse bulbo-spinale rimanente. Mi pare, che anche il BETHE concordi in parte con questa mia opinione. E non si deve ritenere affatto, che l'VIII col suo nucleo, i nuclei dei nervi statici, insieme presi, siano là per costituire un centro generale motore, bensì sono nuclei e rispettivamente nervi destinati a ricevere le sensazioni del mezzo ambiente, che servono alla normale locomozione. Agirebbero insomma come veri e propri centri inibitori. Il BETHE osservò, che facendo un taglio trasverso, immediatamente al di dietro dell' VIII, gli *Scyllium* ritornano quasi sempre nella posizione ventrale. Così pure vide, che facendo un taglio trasverso dietro la metà che passa fra l'VIII e il IX, non si hanno più fenomeni inibitori. Io ho voluto ripetere queste stesse operazioni in molti *Scyllium* ma non sono riuscito a vedere i fenomeni osservati da BETHE in questi animali, che abbiano subito tale operazione, quantunque avessi eseguite le mie operazioni con tutte le cautele e avessi osservato diligentemente tutti gli *Scyllium* in tutti i periodi della giornata. Forse i risultati del BETHE dipendono dal fatto, che qualche grumo di sangue abbia potuto più o meno comprimere in qualche punto il mielencefalo e abbia poi dato luogo ai fenomeni così diligentemente da lui descritti. Secondo v. RYNBERK si hanno dei movimenti continui, se il mielencefalo rimane intatto, dietro un taglio condotto dietro i peduncoli

cerebellari posteriori (uno dei tagli eseguiti già da BETHE) ed anche se il taglio venga fatto fra l'VIII e il IX. Vediamo ora di riassumere e renderci ragione dei fenomeni da noi osservati dopo il taglio omolaterale del miencefalo eseguito a varie altezze. Secondo lo STEINER un taglio omolaterale del mielencefalo porta a movimenti di rotazione e ad un cambiamento di posizione degli occhi e delle pinne. Se l'operazione è stata eseguita a destra, l'occhio sinistro è girato in alto, mentre il destro è girato in basso le pinne sono in posizione inversa, ossia la sinistra in basso e la destra in alto. Non si può dire, se lo STEINER abbia bene osservato gli animali da lui operati, perchè non indica dove ha eseguito questa lesione omolaterale. Non si possono insomma controllare queste esperienze, perchè il punto del taglio non è stato affatto localizzato. LOEB fece la emisezione del mielencefalo dietro l'origine dell' VIII, ebbe fenomeni di rotazione e, sia le pinne pettorali come gli occhi, erano situati in posizione differente dai due lati. Se invece la emisezione veniva fatta avanti l'origine dell' VIII, allora si avevano solo movimenti di maneggio sempre, come anche nel caso della rotazione, verso il lato sano. Il BETHE confermò questi fatti osservati da LOEB però ammette, che si possano avere movimenti di maneggio, anche quando la emisezione viene eseguita dietro l'origine dell' VIII. Però colle sue esperienze conclude, che prevalgono i movimenti di maneggio nelle emisezioni avanti l'origine dell' VIII e movimenti di rotazione nelle emisezioni eseguite dietro l'origine dell' VIII. Anche io ho eseguito emisezioni avanti e dietro l'origine dell' VIII ed io pure posso giungere dalle mie esperienze alla conclusione, che nelle emisezioni fatte avanti l'origine dell' VIII prevalgono sempre, anzi si può dire che siano la costante (quelli di rotazione sono una eccezione, e quando vi sono, durano brevissimo tempo), perchè in questo caso, alla metà dello *Scyllium*, dove è stata fatta la emisezione, viene a mancare l'influenza dei centri cerebrali, e fa quindi sempre un movimento di maneggio verso il lato sano. Invece, nelle emisezioni fatte al dietro dell' origine dell' VIII, si hanno costantemente movimenti di rotazione sull'asse dell' animale verso il lato sano, perchè lo *Scyllium* si viene a trovare mancante della influenza dei nuclei dei nervi statici, e quindi, essendo questi molto più importanti, indubbiamente, dei centri motori cerebrali, per l'equilibrio del pesce, così compie dei movimenti di rotazione sul proprio asse verso il lato sano invece che movimenti di maneggio. I nuclei dei nervi statici sono quelli che soprassedono specialmente all' equilibrio dell' animale.

Tolta a metà dell' animale questa influenza, lo *Scyllium* è incapace di mantenere più il normale equilibrio colla metà normale, e quindi si ha, invece di un movimento di maneggio, un movimento di rotazione.

Un fatto costante, osservato già da BETHE, si è, che in tutte le operazioni di emisezioni fatte nelle vicinanze dell' VIII, appena l'animale nuota, cessano immediatamente i movimenti di rotazione, tanto che sembra uno *Scyllium* normale, però le pinne sono situate asimmetricamente e da ciò si riconoscono. Tutti i nuclei dei nervi statici (linea laterale e acustica) sono importanti, ma specialmente l'VIII ha una enorme importanza. LOEB e BETHE osservano inoltre, che in tutte le emisezioni eseguite nelle vicinanze dell' VIII, oltre alle rotazioni verso il lato sano anche la posizione degli occhi e delle pinne è asimmetrica. Io ho potuto osservare, che in tutte le operazioni di emisezioni, eccitazioni, fatte nelle vicinanze dell' VIII, il primo fenomeno anormale, che si osserva, è la posizione differente degli occhi dai due lati. Secondariamente le pinne anche acquistano una posizione asimmetrica. Ed infine, anche prima che lo *Scyllium* venga rimesso nell' acqua, si hanno dei fortissimi movimenti di rotazione. Ho voluto nel corso delle mie esperienze eseguire anche dei tagli omataterali dell' VIII. BETHE e LOEB, che eseguirono prima di me questa stessa operazione, videro, che si aveva costantemente un movimento di rotazione verso il lato operato.

Dopo alcuni giorni dalla eseguita operazione nuotano normalmente pel bacino. BETHE soggiunge poi, che quando si faccia uno stimolo forte (non specifica però, come deve esser fatto e con quale forza), allora cominciano subito a fare dei movimenti di rotazione. Anche la pinna pettorale del lato del nervo VIII reciso starebbe rivolta in basso. BETHE non osservò mai la posizione anormale degli occhi osservata da LOEB in esemplari di *Scyllium*, che avevano subito questa operazione, così mai osservò i movimenti di maneggio osservati da LOEB e che si effettuavano sempre verso il lato operato. Secondo le mie osservazioni, appena reciso il nervo VIII, gli *Scyllium*, anche prima che vengano riposti nell' acqua, cominciano a fare dei movimenti di rotazione verso il lato del nervo reciso. In genere entro una settimana questi movimenti vanno mano mano diminuendo, però lo *Scyllium* non riacquista più i movimenti normali di natazione. Anche che non venga stimolato si vede sempre la tendenza a nuotare verso il lato operato.

Naturalmente, sia che si vada a vellicare, oppure che si pinzetti, allora entra subito in fortissimi movimenti di rotazione. La pinna

pettorale del lato operato è sempre situata molto più in basso di quella del lato normale. È stata poi una eccezione l'aver osservato in qualche esemplare 1 o 2 movimenti di maneggio verso il lato operato, appena eseguita l'operazione e qualche giorno dopo. Così anche per quanto riguarda la posizione degli occhi, questi sono situati sempre in posizioni differenti dai due lati, quello del lato operato guarda sempre per solito in basso e quello del lato sano è rivolto verso l'alto. Ma, la posizione degli occhi nello *Scyllium*, è una cosa ben difficile ad esser veduta, perchè infossati nella cavità orbicolare. Io ritornerò presto su questo argomento con un lavoro eseguito sopra il taglio dell'acustico nel *Trigla*. Ad ogni modo si può convenire, che i fenomeni di rotazione, a carico delle pinne e degli occhi, sono dipendenti da mancate influenze labirintiche e non da midollo spinale, o da altre parti del sistema nervoso. Per rafforzare questa nostra idea delle influenze labirintiche sopra questi fenomeni, basta qui richiamare gli studi eseguiti sulla lesione del labirinto di questi animali da GAGLIO, lasciando da parte quei numerosissimi lavori eseguiti sul labirinto di altri vertebrati, perchè ci porterebbe troppo lontano dal nostro lavoro. Mi piace anche qui di ricordare le conclusioni, delle quali già ho parlato alle quali giunse coi suoi lavori questo Autore che si servì del metodo della cocainizzazione del labirinto. LOEB aveva visto, che tagliati o asportati semplicemente gli otoliti, l'animale rimane col ventre in aria.

E bene a ragione si può ritenere, che almeno negli animali inferiori, tutti i movimenti coatti, consecutivi appunto alla lesione di alcune parti del midollo cefalico, avvengono, perchè contengono appunto delle fibre dell' VIII. SCHEPILOFF vide nelle rane, che dopo l'ablazione del cervello medio, l'VIII prende il sopravvento per compensare appunto la deficienza del lato operato. Secondo SCHEPILOFF è falsa l'idea del centro generale del movimento, sito nel midollo cefalico, e che secondo alcuni autori darebbe appunto l'impulso ai movimenti di rotazione. Con un taglio omolaterale, eseguito a livello del peduncolo cerebellare posteriore, non si avrebbero secondo BETHE nè movimenti di rotazione nè di maneggio. Ho ripetuto queste esperienze giungendo agli stessi risultati di BETHE, e questi risultati negativi dipendono, secondo me, dalla poca importanza che ha nello *Scyllium* il cervelletto, che si trova assolutamente allo stato atrofico, come sopra ho spesse volte accennato. Facendo un taglio trasversale del mielencefalo, dietro l'uscita del X, si hanno movimenti continui di rotazione, appunto perchè viene a mancare

la influenza dei centri superiori cerebrali. Si avrebbe insomma a che fare in questo caso con un animale spinale, al quale è unita anche la parte caudale del mielencefalo, ed è capace quindi di fare dei movimenti normali, almeno per un certo tempo.

Facendo una emisezione dietro l'uscita del X, BETHE aveva osservato, come si abbia un nuoto normale, talora però gli *Scyllium* assumono una forma concava verso il lato sano. Quando vengano stimolati, oppure molto raramente spontaneamente, oppure se vengano presi gli *Scyllium* nel mezzo del corpo o per la coda, si ripiegano sempre in pleurotono verso il lato sano.

Fanno quindi uno o qualche movimento di maneggio sempre verso il lato sano e poi vanno nuotando in linea retta. Ho ripetuto questa esperienza molte volte e, sempre concordemente, dopo appunto la emisezione del mielencefalo dietro l'uscita del X, ho avuto movimenti di maneggio verso il lato sano, perchè sotto l'influenza dei centri superiori, mentre il lato operato naturalmente ne manca. È specialmente la mancanza dei centri cerebrali che si fa sentire, quando venga eseguita una emisezione al disotto del punto predetto.

6. *Medulla spinalis*. È formata dalla sostanza grigia all'interno e dalla sostanza bianca alla periferia, nel mezzo della sostanza grigia si trova il canale centrale.

Disposizione della sostanza grigia. C'è la sostanza grigia centrale che circonda il canale centrale con due espansioni che formano tre archi di colonne: colonna laterale, colonna dorsale, colonne ventrali. Un sottile strato di sostanza grigia, strato perimidollare, circonda tutta la midolla. Disposizione della sostanza bianca. È compresa quasi tutta fra le colonne grigie e lo strato perimidollare. È divisa dalla formazione reticolata in sei cordoni, A. ventrali, B. laterali, C. dorsali. I cordoni ventrali sono congiunti dalla commissura bianca ventrale.

A. cordone ventrale: vi si distinguono due fasci:

1. il fascicolo longitudinale dorsale,
2. il fascio fondamentale del cordone ventrale.

Il fascicolo longitudinale dorsale forma la massima parte del cordone ventrale (Fig. X¹). Prendono parte alla formazione di questi vari ordini di fibre:

1. Fibre radicolari che vengono dalle cellule radicolari ventrali e penetrano in questo fascicolo e lo percorrono in senso ascendente o discendente per poi andare di nuovo a una radice di un nervo ventrale.

2. Fibre provenienti dalle cellule funicolari delle colonne ventrali: sono vie lunghe, perchè mettono in rapporto fra loro punti lontani dalle colonne motrici. Decorrono sul fascicolo del medesimo lato.

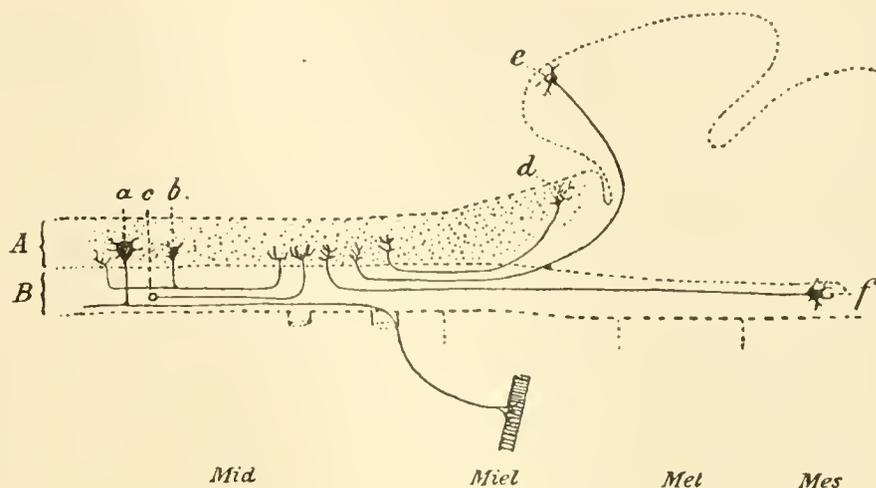


Fig. X¹ (sec. STERZI, l. c., fig. 40, p. 111).

Schema per dimostrare la costituzione del fascicolo longitudinale dorsale. *A* colonne ventrali. *B* fascicolo longitudinale dorsale. *Mid* midolla spinale. *Miel* mielencefalo. *Met* metencefalo. *Mes* mesencefalo. *a* cellula e fibra radicolare. *b* fibra funicolare. *c* fibra commissurale. *d* fibra statica. *e* fibra cerebellare. *f* fibra mesencefalica.

3. Fibre commessurali, giungono dalle cellule commessurali delle colonne ventrali. — Vi sono poi fibre che discendono dall'encefalo.

4. Fibre mesencefaliche: dalla base del mesencefalo e forse fibre inverse da questa parte della midolla in questo nucleo mesencefalico.

5. Fibre statiche: dai centri statici del mesencefalo.

6. Fibre cerebellari: dal cervelletto e si incrociano nella commessura bianca per terminare alle colonne ventrali del lato opposto. Dunque questo fascio è fatto di fibre ascendenti e discendenti, che sono in relazione colle colonne ventrali.

7. Fascio fondamentale del cordone ventrale, che sta fra il fascio precedente e la colonna ventrale del lato opposto. È fatto da vie brevi che provengono da cellule funicolari delle colonne ventrali e mettono in relazione piani vicini di midolla spinale.

B. Cordone laterale. Sono piccole fibre nervose, che formano:

1. Fascicolo longitudinale laterale.

2. Trattati talamici e tettali:

fibre ascendenti spino-talamiche,

fibre discendenti tetto-spinali.

3. Fascio cerebello-spinale.

4. Fascio fondamentale del cordone laterale: proviene da cellule funicolari, sparse nelle colonne e nei tratti grigi della sostanza reticolata.

C. Cordone dorsale. Viene costituito da fibre provenienti dai nervi dorsali e che dopo aver attraversato il bulbo vanno a terminare nel cervelletto: costituiscono quindi una via spinocerebellare. Forse, secondo STERZI, vi sono anche vie brevi paragonabili ai fasci fondamentali degli altri cordoni. —

Dobbiamo ora occuparci della influenza delle parti anteriori del cervello sopra le parti posteriori e più specialmente della influenza del cervello medio sopra il midollo cefalico e l'acustico. STEINER fece la interessante scoperta, che facendo una emisezione o anche una semplice lesione omolaterale del cervello medio si hanno nello *Scyllium* dei movimenti di maneggio dal lato opposto a quello della operazione cerebrale. Separando consecutivamente il midollo cefalico dal midollo spinale lo *Scyllium* seguita sempre a fare i soliti movimenti di maneggio. Io ho anche ripetuto spesse volte queste stesse esperienze con risultati completamente positivi. Inoltre ho anche osservato, che una lesione laterale o una emisezione del diencefalo dà movimenti di maneggio dal lato opposto a quello operato. Le interpretazioni però, che sono state date di questo fenomeno, sono varie ed alcune discordanti assolutamente fra di loro. Lo STEINER ritiene, che i movimenti fatti dallo *Scyllium* dopo tagliato il midollo spinale non dipendano da contratture idiomuscolari, perchè, distrutto il midollo, questi movimenti cessano assolutamente. Secondo lui è una vera proprietà locomotoria del midollo spinale dello *Scyllium* il compiere questi movimenti di maneggio dopo fatta una lesione laterale o la emisezione del cervello medio. Lo STEINER vide inoltre che il taglio omolaterale dell'VIII dà movimenti di maneggio-rotazione, però tagliando consecutivamente il midollo spinale, i movimenti di maneggio verso il lato non operato, e che prima erano continui, cessano assolutamente. BETHE invece ottenne questi movimenti di maneggio dopo il taglio omolaterale o bilaterale dell'VIII seguito da quello del midollo spinale. Secondo BETHE poi in questo caso si ha la posizione asimmetrica delle pinne, solo quando lo *Scyllium* compie dei movimenti energici. Le pinne si muoverebbero in senso inverso del normale (cosa questa molto difficile ad essere stabilita, specialmente quando lo *Scyllium* nuota molto velocemente) però questa posizione dura poco, perchè in breve tempo ritornano in posizione normale. La spiegazione però, che dà

BETHE su questi fenomeni di maneggio consecutivi al taglio del midollo, è poco accettabile. BETHE crede, che i movimenti di maneggio che si hanno dopo il taglio del midollo dipendano da stanchezza delle vie nervose e dei muscoli, poi mano mano i movimenti vanno ritornando normali e uguali da ambedue i lati. Secondo me ritengo, che questi movimenti di maneggio che persistono consecutivamente a lesioni omolaterali di alcune parti del cervello dello *Scyllium* e al taglio trasverso del midollo spinale dipendono dal midollo spinale e dai miomeri, che costituiscono il corpo dell'animale, prevalentemente però dal midollo spinale. Avviene, che eseguita una lesione qualunque omolaterale cerebrale la parte dell'animale omonima od opposta alla lesione eseguisce movimenti continui di maneggio, perchè, questo lato dove vengono ad essere eseguiti questi movimenti, viene innervato normalmente dai centri superiori, mentre l'altro non lo è affatto. Conseguenza di ciò si è, che il midollo spinale che comanda al lato, verso il quale vengono eseguiti questi movimenti di maneggio viene a trovarsi in un continuo stato di eccitazione, anzi per meglio dire di ipereccitazione, perchè i movimenti di maneggio, trattandosi di movimenti coatti, richiedono maggiore energia nervosa da parte del midollo spinale, di quello insomma che non lo richieda un movimento normale di natazione. Così anche tutti i miomeri, così complicati come abbiamo visto nello *Scyllium*, vengono ad essere orientati e contratti in modo che quelli del lato dove avvengono dei movimenti di maneggio si trovano naturalmente in uno stato di maggiore contrazione di quelli del lato opposto, che sono in certo qual modo in stato di rilasciamento.

I primi insomma si trovano in uno stato ipertonico, i secondi in uno stato ipototonico. Tagliato trasversalmente il midollo, lo *Scyllium* seguita a fare per un certo tempo questi movimenti di maneggio, come quando il midollo era unito al resto dell'asse cerebrale. E questo è un fenomeno per me di ordine spinale e di ordine muscolare. Spinale, perchè il midollo spinale del lato che comanda alla parte del corpo, dove avvengono i movimenti di maneggio, si trova sempre, almeno per un certo periodo di tempo, in ogni sua singola parte in quello stato fortissimo di ipereccitazione e così i movimenti di maneggio si proseguono per un tempo più o meno lungo. C'è anche il fattore muscolare, perchè, data anche la costituzione caratteristica dei miomeri, il lato dove avviene il movimento di maneggio si trova in uno stato di ipereccitazione idiomuscolare e di ipercontrazione rispetto al lato opposto. Ed è tanto

vero, che interviene questo fattore muscolare, che distruggendo completamente il midollo spinale, l'animale seguita per un tempo più o meno lungo a far sempre i soliti movimenti di maneggio. Naturalmente questi movimenti caratteristici durano molto più a lungo quando è conservato anche il midollo spinale, perchè allora alla energia muscolare si aggiunge anche l'energia nervosa, che si sprigiona naturalmente prevalentemente, verso il lato dove si hanno questi movimenti. E poi, lo stesso stato di ipercontrazione dei muscoli fa sì, che tiene in stato di ipereccitazione le fibre nervose sensitive periferiche intramuscolari, da qui le eccitazioni vanno al midollo, da dove per vie riflesse, per mezzo delle vie motorie vanno ai singoli miomeri. —

Fatto un taglio trasverso del midollo spinale nella sua porzione cefalica noi abbiamo un animale spinale. Lo STEINER sostiene, che un tale animale sia capace di movimenti regolari di locomozione, e fa quindi del midollo spinale dello *Scyllium*, di questi „führende Metamere“ spinali una rassomiglianza col suo „Allgemeines Bewegungszentrum“, il quale come abbiamo visto sopra è un „Hirnzentrum“ e si trova nel mesencefalo secondo lo STEINER. Io non sono della stessa idea dello STEINER, il quale giunse appunto a questa conclusione, perchè poté ottenere dei movimenti di locomozione mettendo i suoi animali spinali in una soluzione che produceva una forte eccitazione alla superficie esterna (soluzione di acido picrico). Invece io, che ho sperimentato con animali spinali posti in acqua di mare, ho visto, che anche si leghi verso il midollo cefalico, per non aver perdita di sangue, i movimenti di locomozione-natazione durano brevissimo tempo, perchè il torso cade quasi subito sul fondo del bacino. E si comprende, che compia questi movimenti di natazione pensando alla proprietà motoria del midollo spinale dello *Scyllium*. Come noi bene sappiamo, i selaci sono fra i pesci quelli geologicamente più antichi. Ora noi vedremo mano mano nel corso di questa monografia, come sia il midollo spinale, quello, che in molto animali dove il cervello ha pochissimo sviluppo, che ci sta a rappresentare la parte prevalente nell'asse cerebro-spinale. In questo animale quindi così antico è appunto il midollo spinale, quella parte dell'asse cerebro-spinale che conserva questo grande potere di locomotorietà. Io ritengo insomma, che l'attività nervosa degli animali vertebrati, che prima vennero nella terra, era prevalentemente spinale. Su questa attività spinale poi, specialmente per influenza del mezzo ambiente, si sovrappose mano mano la attività cerebrale, che prese poi il sopravvento. Però negli animali verte-

brati più antichi, dei quali ancora vi sono dei rappresentanti, e fra questi appunto i selaci, un ricordo di questa iperattività spinale è sempre rimasta. È una funzione fisiologica che si è ereditariamente trasmessa e che caratterizza appunto il midollo spinale dello *Scyllium*. Negli antichi periodi geologici, data la costituzione dell'ambiente esterno (tenebre, temperatura fredda o calda ecc.) l'attività cerebrale degli animali vertebrati doveva essere quasi nulla: la spinale invece era tutto. Vediamo ora, come si comporta lo *Scyllium* spinale, quando venga sottoposto agli stimoli di varia natura, specialmente meccanici e termici. Ho potuto osservare in molteplici esperienze, come appare bene dai miei protocolli, che quando si facciano degli stimoli termici si avverano due fatti, o il torso dello *Scyllium* prima si avvicina allo stimolo termico, e poi se ne allontana, oppure avviene l'inverso. Cogli stimoli meccanici forti (pinzettamento) avviene lo stesso. Cogli stimoli meccanici deboli, che consistevano specialmente nello strisciare leggermente lungo il torso con una bacchettina, oppure vellicando con le dita, i risultati ottenuti sono molto incerti e ciò è dipeso forse da che lo stimolo adoperato non è stato sempre uguale. In genere però, qualunque sia stato lo stimolo fatto, lo *Scyllium* tenta sempre di allontanare da sé coll'estremo caudale la sensazione molesta fatta sul suo corpo. Rimane però sempre il dubbio, perchè con stimoli termici, oppure meccanici (deboli o forti), talvolta il „Torso“ dello *Scyllium* si avvicini allo stimolo, oppure se ne allontani, sempre in primo tempo. Ciò può dipendere dal differente stato di eccitazione, nel quale si trova l'animale al momento della decapitazione ed anche dopo, eccitabilità, che, come abbiamo visto, può variare da un momento all'altro, almeno cogli stimoli da noi praticati.

I fenomeni, da me osservati nello *Scyllium* spinale, non concordano, con questo è stato osservato dagli altri autori. Lo STEINER, adoperando nello *Scyllium* spinale, una fiammella come stimolo oppure anche la luce solare concentrata in un dato punto del torso, vide, che prima si allontana dalla fiamma e poi si avvicina. Si avrebbe poi un movimento dello *Scyllium* spinale, che comincia nel punto che viene ad essere stimolato dalla fiamma. Due sarebbero insomma i movimenti, che fa un animale sottoposto a uno stimolo termico. Questo risultato di STEINER concorda con quanto ha visto lo stesso autore nelle anguille decapitate, dove cadeva la luce solare concentrata sul corpo con una lente; nel punto stimolato assumeva prima una forma concava e poi successivamente convessa. Questo fatto però non si avvererebbe secondo lui nella parte anteriore dell'anguilla: non ne

dice però la ragione. Io ritengo, che si avveri solo posteriormente perchè questa parte è molto più mobile rispetto alla anteriore molto più tozza e quindi poco mobile. Il *Petromyzon* spinale si allontana dalla fiamma. La rana spinale presenta, secondo STEINER, gli stessi fenomeni già osservati dagli altri autori. La salamandra di terra, spinale, dà per risultati secondo lo STEINER, che dove cade la luce concentrata colla lente li assume una forma concava, alza il piede più vicino allo stimolo, come per allontanarlo, mentre la coda viene rivolta dal lato opposto. Nella salamandra di acqua spinale la reazione agli stimoli termici sarebbe secondo STEINER molto più grande che nella salamandra di terra. Il perchè l'ho spiegato io sopra. Il *Triton cristatus* si comporterebbe come la salamandra di terra e non come quella di acqua, appunto perchè il Triton vive molto sulla terra, è anfibio. Anche con le lucertole spinali si ottengono gli stessi risultati che con le salamandre di terra (animali spinali quindi, che vivono nello stesso ambiente, danno sempre gli stessi risultati). Lo STEINER osservò inoltre che le lucertole presentano un automatismo regolare nella parte posteriore del corpo, cioè dal bacino all'estremità della coda si muovono bene in una soluzione d'acido picrico al 2%. Occorre, che ora ci soffermiamo sopra un fatto che ho costantemente osservato negli *Scyllium* spinali da me osservati. Appena separato con un taglio il midollo spinale dalle altre parti dell'asse cerebro-spinale, come appare bene e manifesto dai nostri protocolli, all'inizio l'eccitabilità riflessa del midollo spinale è più o meno diminuita, dopo breve tempo però aumenta enormemente per andare poi mano mano diminuendo sino a sparire completamente. Negli animali inferiori, come ho sopra accennato, si parla sempre dai vari autori, di un aumento della eccitabilità riflessa del midollo spinale in seguito alla asportazione o alla separazione del cervello. Normalmente in questi animali si avrebbe una inibizione da parte del cervello sopra la attività spinale. Alcuni autori invece ritengono, che dopo la decapitazione si avesse uno Shock oppure una alterazione nella funzionalità normale del sistema nervoso, a causa di ciò i riflessi spinali si presenterebbero più deboli e si ottrebbero anche più difficilmente; passato lo Shock, la funzionalità del midollo spinale ritornerebbe mano mano al normale. GOLTZ anche nelle sue ricerche sopra il sistema nervoso dei cani aveva notato, che separando in questi il midollo spinale a livello dell'ultima vertebra dorsale, oppure dopo una lesione del cervello, le funzioni riflesse del midollo lombare e dorsale all'inizio vengono diminuite e talvolta

annullate, però dopo breve tempo aumentano considerevolmente e divengono più grandi del normale. GOLTZ cercò di darsi una spiegazione di questi fatti e ritenne che i centri nervosi del midollo lombare e dorsale in seguito all'operazione sono inibiti nella loro attività funzionale e piano piano poi la vanno riacquistando. Questi fenomeni inibitori sarebbero causati da stimoli, che si localizzerebbero nelle varie superfici di taglio e, lungo le vie nervose, si esplicherebbero sopra i centri spinali inferiori. Questi fenomeni inibitori sarebbero di breve durata, perchè mano mano il midollo spinale acquista la sua funzionalità normale. MUNK sino dal 1892 dimostrò che questo modo di spiegare questi fatti da parte di GOLTZ non era affatto esatto (1909 p. 1106).

„Erstreckt sich die Zunahme, welche die zunächst nach der Operation nur geringe Reflexerregbarkeit des Lenden- bzw. Rückenmarks allmählich erfährt, wesentlich über die Zeit des Heilungsvorganges hinaus und führt auch zu Grössen der Reflexerregbarkeit, welche die Norm beträchtlich übertreffen. Deshalb kann es sich bei dem Ansteigen der Reflexerregbarkeit nicht bloss um eine allmähliche Abnahme der GOLTZ'schen Hemmung handeln. Ebenso wenig aber kann Ursache der Ansteigerung eine durch die Abtrennung herbeigeführte Circulationsstörung oder Beeinträchtigung der Ernährung des Lenden- bzw. Rückenmarks sein; denn eine solche würde nur in entgegengesetztem Sinne wirken und ist überhaupt da ausgeschlossen, wo das Ansteigen nach der Verstümmelung des Grosshirns und sogar schon nach der Exstirpation einer kleinen Partie der Grosshirnrinde erfolgt. Sondern es muss noch das Lenden- bzw. Rückenmark lediglich infolge des Fortfalls der nervösen Verbindungen, die zwischen ihm und dem übrigen Cerebrospinalsystem in der Norm bestehen, fortschreitende innere Veränderungen erfahren, bis es eine neue Verfassung angenommen hat, wovon das Ansteigen seiner Reflexerregbarkeit bis zu einem Maximum, auf dem sie verharrt, der Ausdruck ist. Solchen Isolirungsveränderungen, wie ich sie nannte, entsprach auch, was ich durch den Vergleich der Folgen der tiefen und der hohen Querdurchschneidung des Rückenmarks, der Abtragung des Grosshirns, der Verstümmelung einer und beider Grosshirnhemisphären, endlich der ein- und der beiderseitigen Extirpation der Extremitätenregionen nachweisen konnte, dass an einem betrachteten Rückenmarksstück die Reflexerregbarkeit desto höher ansteigt, je weniger vom übrigen Cerebrospinalsystem mit ihm in natürlicher Verbindung blieb.“

Lo stesso GOLTZ si avvicina poi a queste idee di MUNK nella sua ultima pubblicazione (MUNK 1909 p. 1107). „Gegen den Gedanken MUNK's, dass die Steigerung der Erregbarkeit, die sich so häufig nach Verstümmelung des Gehirns beobachten lässt, kaum durch den blossen Fortfall vorher bestehender Hemmungen erklärt werden kann, habe ich nichts einzuwenden. Auch ich halte für möglich, dass in dem isolirten Reste des Gehirns und Rückenmarks sich Änderungen vollziehen, die mit einer Erhöhung der Erregbarkeit verknüpft sind.“

LANGENDORFF ritiene che l'aumento della eccitabilità riflessa spinale, dopo una lesione cerebrale sia un indice della abolita normale inibizione riflessa corticale.

V. TSCHERMAK invece comincia in parte ad essere della idea di MUNK e dice „bereits GOLTZ, ebenso H. MUNK, die secundäre Steigerung der infracorticalen Gemeinreflexe . . . auf sogenannte Isolierungsveränderungen des Hirnstammes und des Rückenmarks bezogen haben“.

Più netto mi sembra poi a questo proposito il LEWANDOWSKY, il quale pure ammettendo che possa trattarsi nella aumentata eccitabilità riflessa del midollo spinale di una mancanza di inibizione „es doch sicher scheint, dass einfach unter dem Einfluss der Isolirung Veränderungen der abgeschnittenen Centralorgane sich einstellen, dass ihre innere Eigenschaften sich ändern.“ Bellissimo per me quindi è il seguente paragone che fa per spiegare appunto questa eccitabilità riflessa del midollo in tali condizioni „so wird ein Pferd, das immer an der vollen Krippe gestanden hat, auch wenn es nicht durch Sattel und Zügel ‚gehemmt‘ würde, in die Wildniss gesetzt, andere Eigenschaften annehmen, es wird seine Gewandtheit entwickeln, um sich Nahrung zu verschaffen und seinen Feinden zu entgehen. Solche Veränderungen werden wir mit H. MUNK als Isolierungsveränderungen bezeichnen.“

MUNK stabilito il fatto delle „Isolierungsveränderungen“ nella attività riflessa del midollo spinale isolato dal resto dell'asse cerebro-spinale, oppure dopo lesioni più o meno profonde del cervello, nella sua ultima memoria (1909) vuole rendersi ragione sopra quali fatti si basino questi fenomeni, quale ne sia la loro ragione. Il fatto più importante osservato da MUNK si è, che dei cani operati di sezione completa del midollo spinale a livello dell'ultima vertebra dorsale non tutti si comportano ugualmente per quanto riguarda la eccitabilità riflessa del loro midollo lombare. Difatti:

(1909, p. 1111.) „Durch die schwachen Erregungen, die am

ruhenden Thiere beständig vom Hinterkörper her infolge der diesen treffenden äusseren Reize und der durch Haut- und Muskelspannungen, Zug und Druck an den Gelenken u. s. w. gegebenen inneren Reize auf den sensiblen Bahnen dem Lendenmark zugeleitet werden, wird dessen Reflexerregbarkeit allmählich beträchtlich bis zu einem Maximum erhöht; und die Erhöhung wird beschleunigt, wenn durch die Bewegungen des Thieres, vollends durch künstliche Reizungen des Hinterkörpers weitere und stärkere Erregungen hinzutreten.“

Più oltre il MUNK spiega anche molto meglio (1909, p. 1116): „Woher es rührt, dass ein Rückenmarksstück infolge des Verlustes seiner Continuität mit dem übrigen Cerebrospinalsystem unter allmählicher Zunahme seiner Reflexerregbarkeit eine neue Verfassung gewinnt, dahin beantworten, dass die beständig von der Peripherie her auf den sensiblen Bahnen dem Rückenmarksstück zufließenden Erregungen die Veränderungen herbeiführen, indem sie infolge der Ausschaltung der zu den höheren Theilen des Cerebrospinalsystems gehenden Äste dieser sensiblen Bahnen stärker als in der Norm sind.“

Di questa stessa idea del MUNK erano stati alcuni antichi ricercatori. SCHIFF ci aveva da tempo dimostrato, che i movimenti riflessi consecutivi ad uno stimolo piccolo sono di tanto più intensi, più energici ed hanno un risultato più sicuro, di quanto più artificialmente sono stati ridotti gli elementi nervosi centrali. Anche SCHIFF, a conferma di questo suo asserto, come sopra abbiamo visto, aveva notato, che rane e lucertole, dopo la decapitazione (passato lo Shock operatorio) rispondono con movimenti molto più violenti di prima. Secondo SCHIFF ciò non dipende da un aumento dalla attività riflessa, ma solamente è una conseguenza della direzione omolaterale di questa. Aveva inoltre visto nelle lucertole, nei serpenti e nei colombi che i movimenti riflessi delle estremità posteriori, della coda, erano tanto più forti, anche dietro un debole stimolo di quanto più basso era stato condotto il taglio trasverso del midollo spinale, ossia quanto più si avvicinava all'origine dei nervi, che si distribuiscono alle estremità posteriori e alla coda. Per quanto riguarda i movimenti riflessi delle estremità anteriori nella rana dietro uno stimolo debole portato su queste, mentre allo stato normale la risposta è debole, appena venga tagliato il midollo a livello del dorso, i movimenti di questi arti sono molto più energici e ciò dura anche molti mesi dopo l'operazione. Appena a questa rana si asporti il cervello, appena si tocchino le estremità anteriori entra in contra-

zioni tetaniche, nel caso poi venga asportato una metà del cervello a livello del IV ventricolo si hanno questi movimenti fortissimi solo dal lato operato. VULPIAN anche si occupò di spiegare come avveniva l'aumento dei movimenti riflessi del midollo dopo che era stato separato dal cervello. Il midollo spinale, secondo VULPIAN, separato dal cervello, aumenta la sua eccitabilità non per la mancata influenza inibitoria del cervello. Le idee del SETSCHENOW a questo proposito non si avrebbero, secondo lui, da accettare. VULPIAN vide in una rana, che sia asportando il telencefalo come il cervello, si aveva un aumento dei riflessi delle estremità posteriori, però questi aumentavano anche di più, mano mano che si asportavano altri pezzi del midollo spinale, tanto da avvicinarsi sempre più alla sede anatomica dell'arco riflesso del treno posteriore. Anche in due rane quasi uguali fra loro, delle quali una decapitata, ed un'altra con le estremità anteriori separate dalle posteriori, in quest'ultima i riflessi del treno posteriore sono molto più forti che nell'altra. Solo gli stimoli più forti portati su quella potevano produrre effetti uguali a quelli osservati in questa con stimoli deboli. Così anche facendo una emisezione spinale a livello degli arti anteriori, i riflessi degli arti posteriori si comportavano in modo, che era più forte quello del lato, dove era stata fatta la emisezione. VULPIAN conclude dicendo, che di centri inibitori non si può parlare, bensì si può ritenere che l'influenza inibitoria non sia localizzata a punti determinati del sistema nervoso, ma disseminata in tutti i punti del midollo spinale. VULPIAN tentò di spiegare anche in un altro modo questo fenomeno dell'aumento della attività riflessa dopo la decapitazione o la sezione spinale. Prese per base l'ipotesi anatomica, secondo la quale vi sono due gruppi di fibre nervose sensitive bene distinte, uno, traverso i cordoni posteriori, va al cervelletto, l'altro va alle cellule della sostanza grigia ed è destinato per i riflessi. La via più facile che seguirebbero gli stimoli sarebbe quella dei cordoni posteriori e di qui al cervello, perciò i riflessi sarebbero deboli. Tagliato però il midollo spinale gli stimoli si concentrerebbero tutti nella sostanza grigia, e da qui aumento più o meno forte dei movimenti riflessi. Oggi è stato dimostrato, che le impressioni non passano esclusivamente traverso i cordoni posteriori: ad ogni modo la teoria di VULPIAN potrebbe passare ammettendo sempre due ordini di fibre: le une che vanno al cervello, e per le quali passano più facilmente le impressioni sensitive, e le altre alla sostanza grigia del midollo spinale che entrano in giuoco in modo intenso dopo la decapitazione

o dopo la sezione spinale. Maggiore sarebbe l'azione di queste fibre per quanto più lontano dal cervello è avvenuta la lesione spinale. SCHIFF e VULPIAN ritennero, che l'aumento dei riflessi poteva facilmente dipendere dal piccolo espandersi dello stimolo in esame. Però MUNK ritiene (1909, p. 1120):

„In Wahrheit spielt die prüfende Reizung gar keine oder höchstens eine nebensächliche Rolle gegenüber den Isolirungsveränderungen infolge der stetigen natürlichen, von der Peripherie her dem Rückenmarksstück zufließenden Erregungen: und darauf hätte eine genauere Untersuchung auch am Frosche führen können, da auch hier die gleiche Reizung, je später sie nach der Querdurchschneidung des Rückenmarks erfolgt, desto stärkere Reflexbewegungen hervorruft.“

MUNK ritiene, che (1909, p. 1120—1121): „Die Isolirungsveränderungen kamen . . . zu den dreierlei Steigerungen, welche die Reflexerregbarkeit des abgetrennten Rückenmarksstücks nach der derzeitigen Kenntnis erfahren sollte — den Steigerungen durch die Ausschaltung der normalen Hemmung seitens des Hirns, durch die Überwindung des Shocks und durch die Abnahme der GOLTZ'schen hemmenden Reizungen —, als ein Neues und Besonderes hinzu, charakterisirt durch das lange allmähliche Wachsen der Reflexerregbarkeit über die Zeit der Verheilung und über die normale Größe hinaus.“

Per quanto riguarda la diminuzione della eccitabilità nei primi giorni dopo l'operazione il MUNK sostenne (1909, p. 1121):

„Da böte das Eintreten der reactiven Entzündung die natürliche Erklärung für das Sinken der Erregbarkeit vom ersten zum zweiten Tage dar und wäre, wenn auch nicht eine „Reizung“ an der Schnittstelle und eine „Hemmung“ der Reflexcentren, doch das dargethan, dass eine Einwirkung von der Schnittstelle her das Thätigwerden der Reflexcentren erschwert oder die Erregbarkeit der Reflexcentren herabsetzt.“

Ed aggiunge che l'idea di GOLTZ dello stimolo inibitorio della superficie di taglio non può reggere, perchè (1909, p. 1122):

„Aber wenn selbst ein solcher Einfluß der Verheilung regelmässig sich geltend machte, so war er doch auf die ersten Tage nach der Operation beschränkt, und unverständlich blieb die längere Zeit der Herabsetzung.“

Il MUNK in base ad alcune sue ricerche fondamentali sopra l'asse cerebro-spinale di vertebrati superiori è potuto giungere ad

una spiegazione del tutto differente e che può essere indubbiamente accettata. Soggiunge:

(1909, p. 1122) „Sind am normalen Thiere die Muskelcentren, die Markcentren, die Principalcentren, die motorischen centralen Elemente des Kleinhirns und des Grosshirns im unthätigen Zustande immer durch die von der Peripherie her auf den sensiblen Bahnen ihnen zufließenden Erregungen schwach erregt und halten infolgedessen auch noch die übergeordneten motorischen Centralorgane ihrerseits die ihnen untergeordneten motorischen Centralorgane schon im sogenannten Ruhezustande immer in schwacher Erregung oder erhöhter Erregbarkeit.“

Però appena vengano lesi i rapporti fra centri inferiori e centri superiori secondo MUNK (1909, p. 1122):

„Daher wird die Erregbarkeit der niederen Centren, die durch den Fortfall von deren Continuität mit den höheren Centren eine plötzliche Herabsetzung erfahren hat, alsbald wieder erhöht, aber nur allmählich erhöht, so daß die Erregbarkeit erst in einer Reihe von Tagen wieder die normale Größe erreicht und weiterhin sie mehr oder weniger übertrifft.“

Con questi fatti nettamente constatati e basati sopra esperimenti di MUNK la spiegazione di GOLTZ degli stimoli inibitori della superficie di taglio cade assolutamente. Secondo MUNK (1909, p. 1123):

„Diese accessorische Herabsetzung ist also der Verwendung zuzuschreiben.“

Nei casi di taglio completo del midollo spinale dipende da disturbi circolatori sino a che non entra in giuoco la circolazione collaterale, nei casi di estirpazioni cerebrali dipende da uno Shock più o meno grande, che può presentarsi nell'animale in esperimento (più grandi nelle lesioni bilaterali che nelle omolaterali). Inoltre questa diminuzione passeggera della eccitabilità può dipendere secondo MUNK da influenze dovute ad un'inflammazione reattiva, ed anche inoltre (ciò in accordo con le idee di FREUSBERG):

(1909, p. 1124) „die Reflexerregbarkeit jedesmal herabgesetzt sich erweist, wenn das Allgemeinbefinden des Hundes verschlechtert ist.“

La eccitabilità normale riflessa del midollo lombare è di doppia origine secondo MUNK (1909, p. 1125):

„Diese autochthone Erregbarkeit ist erhöht einmal durch die stetig vom Hinterkörper her auf den sensiblen Bahnen dem Lendenmark zufließenden Erregungen — den neurogenen Zuwachs — zweitens durch die stetig von den übergeordneten motorischen Centren

in den höheren Theilen des Cerebrospinalsystems den untergeordneten motorischen Centren im Lendenmark zufließenden Erregungen — den kentrogenen Zuwachs — wird das Lendenmark vom übrigen Cerebrospinalsystem abgetrennt, so fällt damit der kentrogene Zuwachs fort, der neurogene Zuwachs aber erfährt durch die Isolirungsveränderungen des Lendenmarks, indem die vom Hinterkörper her auf den sensiblen Bahnen dem Lendenmark zufließenden Erregungen infolge der Ausschaltung der zu den höheren Theilen des Cerebrospinalsystems gehenden Äste dieser Bahnen stärker als vorher sind, eine fortschreitende Vergrößerung, bis das Lendenmark nicht eine neue ständige Reflexerregbarkeit gewinnt, die beträchtlich die normale Reflexerregbarkeit übertrifft.“

Tagliato che sia il midollo lombare, e separato dai centri superiori:

(MUNK, 1909, p. 1126) „Die Abtrennung des Lendenmarks von den höheren Theilen des Cerebrospinalsystems führt also für die ständige Reflexerregbarkeit des Lendenmarks stets einen grösseren Gewinn an neurogenem Zuwachs herbei, als der Verlust an kentrogenem Zuwachs beträgt, und zwar ist der Überschuss des Gewinns über den Verlust um so grösser, je näher dem Lendenmark die Abtrennungsstelle im Cerebrospinalsystem gelegen ist.“

Oltre queste alterazioni, la separazione del midollo lombare dai centri superiori, come atto operativo in sè stesso, porta ad altre alterazioni della sua eccitabilità riflessa secondo MUNK (1909, p. 1126):

„Durch den stärkeren oder schwächeren Shock erfährt die Reflexerregbarkeit eine plötzliche mehr oder weniger grosse Herabsetzung, die dann sehr bald sich wieder verliert. Und eine immer nur kleine und gleichfalls rasch vorübergehende Herabsetzung stellt sich ein, wenn mit dem Eintritt der reactiven Entzündung ein schlechteres Allgemeinbefinden des Thieres sich verbindet.“

Stabilito da MUNK, che (1909, p. 1126) „die normale Reflexerregbarkeit des Lendenmarkes“ sia la risultante di „autochthone Erregbarkeit + neurogener Zuwachs + kentrogener Zuwachs“, costruisce su questa linea 3 curve (1909, p. 1127) „soweit die Isolirungsveränderungen zugrundeliegen“ a seconda che il taglio trasverso del midollo spinale è stato fatto „am Ende des Brustmarks, am Anfang des Brustmarks, nach Exstirpation der Extremitätenregionen der Fühlsphären“.

Ebbene da queste curve si vede chiaramente, che (1909, p. 1127): „In den gestrichelten Anfangsstücken der Kurven — dem momen-

tanen Sinken und dem steilen Wiederansteigen der Reflexerregbarkeit — kommen der Verlust des kentrogenen Zuwachses und die Folgen des operativen Angriffs zum Ausdruck.“

Poi in tutte tre le curve (1909, p. 1127) „man sieht die um den kentrogenen Zuwachs herabgesetzte Reflexerregbarkeit in einer ersten kürzeren Periode bis zur Grösse der normalen Reflexerregbarkeit und in einer zweiten längeren Periode darüber hinaus bis zur neuen ständigen Reflexerregbarkeit wachsen“.

Dal decorso delle tre linee si vede chiaramente che l'innalzamento della eccitabilità riflessa varia a seconda del punto dove è stata fatta la operazione. Se è stato fatto il taglio trasverso del midollo spinale alla fine del midollo dorsale l'aumento sarà maggiore, se il taglio è stato fatto al principio del midollo dorsale l'aumento è medio, se è stata fatta l'estirpazione della zona cerebrale sensitivo-motoria delle estremità allora la eccitabilità del midollo lombare sarà molto vicina alla normale. MUNK ritiene, che anche in altre parti del sistema nervoso (1909, p. 1127) „am Halsmark lassen das die vielen vorliegenden Erfahrungen erkennen, die nach Exstirpationen höheren Theile des Cerebrospinalsystems eine parallelgehende Ab- und Zunahme der Reflexbewegungen an der Vorder- und an den Hinterextremitäten ergaben. Nur was die normale Reflexerregbarkeit selbst der höheren Rückenmarkspartien betrifft, ist zu beachten, dass der kentrogene Zuwachs, der in diese Reflexerregbarkeit eingeht, erst mit der Differenz zwischen den von übergeordneten motorischen Centren her der Partie zufließenden und den nach untergeordneten motorischen Centren hier von der Partie abfließenden Erregungen gegeben sein kann.“

Molto con ragione poi, da quanto sopra abbiamo detto, trae delle conclusioni interessanti, per quanto riguarda i centri superiori:

(1909, p. 1128) „Aus dieser Einsicht erwächst den Bestrebungen, die Functionen der höheren Theile des Cerebrospinalsystems aus dem abnormen Verhalten der Thiere nach der Abtragung oder Abtrennung jener Theile zu erschliessen, ein mehrfacher Gewinn“.

Si hanno in queste parti superiori dei disturbi permanenti oppure disturbi che coll'andare del tempo diminuiscono o spariscono completamente. Questi disturbi furono bene studiati da BOUILLAUD e da MUNK. MUNK stabilì chiaramente che quanto riteneva GOLTZ non era giusto (1909, p. 1129):

„dass er in allen abnehmenden Störungen Folgen des operativen Angriffs oder Hemmungserscheinungen sehe“.

MUNK anche nettamente ha stabilito come conseguenza dei suoi lavori (1909, p. 1131):

„dass es eine Function unseres höheren Theiles ist, die ihm untergeordneten motorischen Centren und mittelbar durch diese die von ihnen abhängigen Muskeln in schwacher Erregung zu halten; aber man darf nicht vergessen, dass es sich da um eine Function des Theiles handelt, die ihm, ebenso wie anderen höheren Theilen, schon infolge der natürlichen Einstellung oder der normalen Erregbarkeitsverhältnisse des Cerebrospinalsystems zukommt, wenn er unthätig ist.“

LUCIANI colle sue ricerche sul cervelletto aveva stabilito:

„eine organische Compensation seitens der unversehrt gebliebenen Kleinhirntheile, bestehend in einer allmählichen Abschwächung der Ausfallserscheinungen“ und „eine functionelle Compensation seitens anderer Gehirncentren, bestehend in abnormen, den Ausfallserscheinungen beugnenden und sie theilweise ausgleichenden Bewegungen.“

MUNK ritiene, che queste stesse idee del LUCIANI possano trasportarsi ad altre parti del sistema nervoso centrale: quando alcune porzioni di queste siano asportate, le parti vicine fanno come sostitutive (1909, p. 1132):

„Man fand zwei Arten von Hilfsleistungen: Substitutionsleistungen, indem die Functionen des vorderen Theiles von gleichartigen oder gleichwertigen Theilen übernommen werden und die Abnahme der Störungen durch Rückkehr zum alten Verhalten des Thieres erfolgt, und Compensationsleistungen, indem gleichwerthige sowohl wie ungleichwerthige, aber nicht untergeordnete Theile durch bloss quantitativ veränderte Leistungen ein neues Verhalten des Thieres und damit — also mittels neuer Abnormitäten — die Abnahme der Störungen herbeiführen.“

E soggiunge poi (1909, p. 1132):

„Dazu habe ich als dritte Art von Hilfsleistungen die Isolirungsveränderungen hinzugefügt, und wir sehen jetzt, nachdem wir ihre Quelle erkannt haben, die weitreichende Bedeutung, die diesen Ersatzleistungen niederer Theile zukommt.“

Se una parte superiore del sistema cerebro-spinale va perduta a causa dell'interruzione delle vie, che dalla periferia vanno alle parti inferiori del sistema cerebro-spinale col tempo aumenta la eccitabilità più del normale, e ciò porta con sé una maggiore funzionalità. Esempio ad hoc in questo caso è il cane „senza cervello“ di GOLTZ che mostrava (cosa confermata anche dal MUNK) „die Erhöhung der

Gemeinempfindlichkeit und die Besserungen im Gehen, Fressen, Saufen u. s. w.“

MUNK ritiene anche, che un cane, al quale sia stato tagliato trasversalmente il midollo spinale a livello dell'ultima vertebra dorsale, coll'andare del tempo migliora sempre continuamente la sua maniera di camminare, e perciò verrebbe a dare una conferma a quanto sopra abbiamo detto. Per quanto dunque riguarda questa maggiore eccitabilità spinale negli *Scyllium* decapitati io accetto pienamente le idee espresse da MUNK, e da me sopra riportate, riguardo ai vertebrati superiori spinali.

Ciò stà a dimostrarci dunque che molto spesso quei fatti e quelle leggi che si osservano negli animali superiori valgono anche per gli inferiori, anzi in questi si rendono anche più manifesti.

Bibliografia.

- ALBERTONI, P., Expériences sur les centres inhibiteurs du crapaud, in: Arch. ital. Biol., Vol. 9, 1887, p. 19.
- BABÁK, E., Ueber die Entwicklung der lokomotorischen Koordinations-tätigkeit im Rückenmark des Frosches, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 93, 1902.
- BAUDELLOT, Recherches expérimentales sur les fonctions de l'encéphale des Poissons, in: Ann. Sc. nat., 1864, Vol. 1.
- BEAUNIS, H. e V. ADUCCO, Elementi di Fisiologia umana, Vol. 2, Torino 1905.
- BETHE, A., Die Locomotion des Haifisches (Scyllium) und ihre Beziehungen zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 76, 1899, p. 470.
- , Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903.
- , in: Biol. Ctrbl., Vol. 14.
- BIANCHI, V., in: Atti Accad. Sc. Napoli 1904.
- BICKEL, A., Beiträge zur Gehirnphysiologie der Schildkröte, in: Arch. Anat. Physiol., 1901, p. 152, 496.
- , Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches, *ibid.*, 1900.
- , Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische, *ibid.*, 1900.
- , Vergleichende Physiologie des Grosshirns, in: Arch. ges. Physiol., 1898.
- , Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien, *ibid.*, Vol. 71, 1898.
- , Recherches sur les fonctions de la moëlle épinière chez les tortues, in: Rev. méd. Suisse rom., 1897.
- , Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 68, 1897.
- , Über den Einfluss der sensiblen Nerven und der Labyrinth auf die Bewegungen der Tiere, *ibid.*, Vol. 67, p. 299, 1897.

- BICKEL, A., Beiträge zu der Lehre von den Bewegungen der Wirbelthiere, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 65, 1896—1897, p. 231.
- , Untersuchungen über den Mechanismus der nervösen Bewegungsregulatoren, Stuttgart 1903.
- BICKEL, A. und P. JACOB, Über neue Beziehungen zwischen Hirnrinde und hinteren Rückenmarkswurzeln hinsichtlich der Bewegungsregulation beim Hunde, in: Ber. Akad. Wiss. Berlin 1900.
- BURCKHARDT, R., Das Zentral-Nervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns. I. Teil: Einleitung und Scymnus lichia, in: Nova Acta Leop.-Carol. Akad., Vol. 73, No. 2, 1907, p. 249.
- DUBOIS, R., Sur les mouvements de la queue coupée du lézard anesthésié, in: CR. Soc. Biol., 1893, p. 915.
- , A propos de la communication de M. JEAN DE TARCHANOFF sur les mouvements forcés des canards décapités, *ibid.*, 1895, p. 528.
- EWALD, Endorgan des Nervus octavus, Wiesbaden 1892.
- FANO, G., Saggio sperimentale sul meccanismo dei movimenti volontari nel la testuggine palustre, in: Pubblicazione Istit. Studi Superiori Firenze, 1884.
- , Recherches expérimentales sur un nouveau centre automatique dans le tractus bulbo-spinal., in: Arch. ital. Biol., Vol. 3, p. 365.
- , Bemerkungen zu: Beiträge zur Gehirnphysiologie der Schildkröte von A. BICKEL, in: Arch. Anat. Physiol., 1901, p. 495.
- FILHENE, W. u. T. BIBERFELD, Über Molitätsstörungen nach Kokainisierung verschiedener Rückenmarksstellen, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 105, 1904.
- FRANCK, FR., Mécanique respiratoire des Poissons téléostéens, in: CR. Soc. Biol., 1906, Vol. 1, p. 962.
- GAGLIO, G., Esperienze sull'anestesia del labirinto dell'orecchio nei pesci cani (*Scyllium catulus*), in: Atti Accad. Lincei, Classe Scienze fisiche, ecc. . . . Vol. 11, II, p. 1902, p. 277.
- GERGENS, Ueber gekreuzte Reflexe, in: Arch. ges. Physiol., 1877.
- GOLTZ, J., Beiträge zur Lehre von den Functionen des Rückenmarkes der Frösche, in: Med. Jahrb. 1869.
- , Ueber den Einfluss des Nervensystems auf die Vorgänge während der Schwangerschaft, in: Arch. ges. Physiol., 1874.
- , Ueber die Verrichtungen des Grosshirns, *ibid.*, 1876—1888.
- , Der Hund ohne Grosshirn, *ibid.*, 1892.
- , Beobachtungen an einem Affen mit verstümmeltem Grosshirn, in: Arch. ges. Physiol., 1899.
- , Über die Folgen einer Durchschneidung des Grosshirnschenkels mit Demonstrationen, in: Neurol. Ctrbl. 1887, p. 309.

- GOLTZ und EWALD, Der Hund mit verkürztem Rückenmark, in: Arch. ges. Physiol., 1896.
- GOLTZ u. GERGENS, Ueber die Verrichtungen des Grosshirns, *ibid.*, 1877.
- GOLTZ, J. und FREUSBERG, Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes, *ibid.*, 1874.
- HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen, Berlin 1866, 2 Bde.
- , Die Gastraea-Theorie, in: Jena. Ztschr. Naturw., Vol. 8, 1873.
- , Anthropogenie oder Entwicklung des Menschen, 4. Aufl., Vol. 2, Leipzig 1891.
- , Systematische Phylogenie der Wirbelthiere. 3. Teil des Entwurfs einer system. Phylogenie, Berlin 1895.
- HALLER, B., Vom Bau des Wirbelthiergehirns, I. Salmo und Scyllium, in: Morphol. Jahrb., Vol. 26, 1898.
- HENSEN, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 74.
- HERING, H. E., Ueber die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarkfrosches, *ibid.*, Vol. 54, p. 614, 1893.
- HERTWIG, OSC., Einleitung und allgem. Literaturübersicht in: Handbuch d. vergl. u. exper. Entwickel. d. Wirbeltiere, Vol. 1, T. 1, 1901.
- , Ueber die Stellung der vergleichenden Entwickel. zur vergleichenden Anatomie, *ibid.*, Vol. 3, T. 3, 1906.
- HESSE, Das Sehen der niederen Tiere. Jena, Fischer, 1908.
- JACOB, P. und A. BICKEL, Zur sensorischen Ataxie, in: Arch. Anat. Physiol., 1900.
- JOHNSTON, J. B., The nervous system of Vertebrates, Philadelphia 1906.
- , The central nervous system of Vertebrates, in: Ergebn. Fortschr. Zool., Vol. 2, Heft 1, 1909.
- KRON, J., Über die Hemmung der Reflexe nach halbseitiger Durchschneidung des Rückenmarks, in: Arch. Anat. Physiol., Suppl.-Bd., 1903.
- KRONECKER, H., Altes und Neues über das Athmungscentrum, in: Deutsch. med. Wochenschr. 1887, p. 785.
- LANGELAAN, J. W., Over den vorm van het rompmyotoom, in: Verslagen Akad. Wetensch. Amsterdam, 28. Mai 1904, p. 50.
- LANGENDORFF, O., Physiologie des Rücken- und Kopfmарkes, in: NAGEL's Handbuch der Physiologie, Vol. 4, 1. Hälfte, 1905, p. 207—292.
- LAPINSKY, M., Zur Frage der für die einzelnen Segmente der Extremitäten und der Muskelgruppen bestimmten Rückenmarkscentren beim Hunde, in: Arch. Anat. Physiol., Suppl.-Bd., 1903.
- LOEB, J., Ueber Geotropismus bei Thieren, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 49, 1891, p. 175.
- , Ueber den Anteil der Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auf-

- tretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und associirten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten, *ibid.*, Vol. 50, 1891, p. 66.
- LOEB, J., Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie, Leipzig 1899.
- , *Fisiologia comparata del cervello e psicologia comparata*. Traduzione italiana. Palermo 1907.
- LUCHSINGER, B., Ueber gekreuzte Reflexe, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 22.
- , Zur Kenntnis der Funktionen des Rückenmarkes, *ibid.*, 1878.
- , Weitere Versuche und Betrachtungen zur Lehre von den Rückenmarkscentren, *ibid.*, 1880.
- , Ist wirklich das normale Rückenmark der Säuger allgemeiner Reflexe unfähig?, *ibid.*, 1880.
- , Ueber gekreuzte Reflexe, *ibid.*, 1880.
- , Fortgesetzte Studien am Rückenmarke: 1. Die spinalen Leitungsbahnen der Trabreflexe, *ibid.*, 1882.
- LUCIANI, L., *Il Cervelletto*, Firenze 1891 — *Das Kleinhirn* 1893. —
- LUTHER, A., Untersuchungen über die vom N. Trigemini innervierte Muskulatur der Selachier (Haie und Rochen), in: *Acta Soc. Sc. Fennicae*, Vol. 36, No. 3, 1909.
- MARTIN, H., Sur les mouvements produits par la queue du lézard, après anesthésie, in: *CR. Soc. Biol. Paris* 1893, p. 854.
- MERZBACHER, L., Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbeltiere, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 88, 1901.
- MUNK, H., Über die Funktionen des Kleinhirns. III. Mitt. in: *SB. Akad. Wiss. Berlin* 1908, Vol. 14, p. 294.
- , Ueber die Functionen von Hirn und Rückenmark, in: *Ges. Mitteil.*, Neue Folge, Berlin 1909.
- , Über das Verhalten der niedereren Theile des Cerebrospinalsystems nach der Ausschaltung höherer Theile, in: *SB. Akad. Wiss.*, Berlin, Vol. 44, 1909, p. 1106—1133.
- OSAWA und TIEGEL, Beobachtungen über die Functionen des Rückenmarkes der Schlangen, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 16, 1877.
- PFLÜGER, E., Ueber die sensorischen Functionen des Rückenmarkes, Berlin 1853.
- PHILIPPSON, M., *L'autonomie et la centralisation dans le système nerveux des animaux*, Bruxelles 1905.
- POLIMANTI, O., Beitrag zur Physiologie der Varolsbrücke (Pons Varolii) und der Vierhügel (Corpora bigemina), in: *Arch. Anat. Physiol.* (Physiol. Abt.) 1908, p. 271.
- , Contribution à la physiologie du rhinencéphale, in: *Journ. Physiol.*, 1908, p. 634.
- , Azione di varie sostanze a varie temperature sul comportamento della fatica muscolare, in: *Boll. Accad. Med. Roma* 1906; *Arch. ital. Biol.*, Vol. 47, 1907.

- POMPILIAN, M., Automatismes de la moelle du triton et automatisme des éléments nerveux en général, in: CR. Soc. Biol., 1899, p. 573.
- RUSCONI e CONFIGLIACHI, Sull' anatomia del Proteo anguino di Laurenti.
- VAN RYNBERK, G., Di alcuni speciali fenomeni motori e d'inibizione nel pescecane (Scyllium) in: Archivio Farmacol., Anno 3, Vol. 3, 1904, p. 270.
- , Di alcuni fenomeni motori e d'inibizione nel pescecane (Scyllium). Nota 2, Vol. 4, p. 396, 1905.
- , Sul riflesso orbicolare delle palpebre nel pescecane (Scyllium), in: Atti Acced. Lincei, Classe Scienze fis. mat. natur. 1906, Vol. 15, p. 53.
- SCHÉPILOFF, C., Recherches sur les nerfs de la VIII^{me} paire crânienne et sur les fonctions du cerveau et de la moëlle chez les grenouilles, etc., in: Mém. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, Vol. 32, 1895.
- SCHIFF, M., Lehrbuch der Muskel- und Nervenphysiologie, 1858—1859.
- SCHRADER, M. E. G., Zur Physiologie des Froschgehirns (vorläufige Mitteilung), in: Arch. ges. Physiol., Vol. 41, p. 75.
- SERGI, S., Il sistema nervoso centrale nei movimenti della testudo graeca, in: Arch. Farmacol., Vol. 4, 1905, p. 474.
- , Sull' attività muscolare volontaria nella testudo graeca, *ibid.*, Vol. 4, 1905, p. 173.
- SHELDON, R. E., The reactions of the dogfish to chemical stimuli, in: Journ. comp. Neurol., Vol. 19, 1909, p. 273.
- SNYDER, Ch. D., Locomotion in Batrachoseps with severed nerve-cord, in: Biol. Bull., Vol. 7, 1904.
- STEINER, J., Ueber das Centralnervensystem der grünen Eidechse nebst weiteren Untersuchungen über das des Haifisches, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, 1886, p. 541.
- , Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogense. Braunschweig. I. Abth. Untersuchungen über die Physiologie des Froschhirns, 1885. II. Abth. Die Fische, 1888. IV. Abth. Reptilien-Rückenmarksreflexe, Vermischtes, 1900.
- STERZI, G., Il sistema nervoso centrale dei Vertebrati. I. Ciclostomi, Padova 1907. II. Selacii, Padova 1909.
- TARCHANOFF, J., Ueber automatische Bewegungen bei enthaupteten Enten (vorläufige Mitteilung), in: Arch. ges. Physiol., Vol. 33, p. 619, 1884.
- , Mouvements forcés des canards décapités, in: CR. Soc. Biol., 1895, p. 454.
- v. TSCHERMAK, A., Die Physiologie des Gehirns, in: NAGEL's Handbuch der Physiologie, Vol. 4, 1. Hälfte, 1905, p. 204.
- v. UEXKÜLL, J., Über die Nahrungsaufnahme des Katzenhais, in: Ztschr. Biol., Vol. 32, S. 548.
- WIEDERSHEIM, R., Ueber das Gymnophionen-Gehirn, in: Tagebl. Naturforschervers. (Berlin) 1886, p. 196.

WINTREBERT, P., Sur l'existence d'une irritabilité existe-motrice primitive, indépendante des voirs nerveuses chez les embryons ciliés de Batraciens, in: CR. Soc. Biol., 1904.

—, Sur la position des centres nerveux réflexes de la queue chez les larves d'anoures, *ibid.*, 1904.

WIKSTRÖM, D. A., Ueber die Innervation und den Bau der Myomeren der Rumpfmuskulatur einiger Fische, in: Anat. Anz., Vol. 13, 1897, 15, p. 401.

ZUCKERKANDL, Ueber das Riechcentrum, Stuttgart 1886.



8.



9.



10.



13.



14.



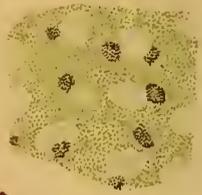
15.



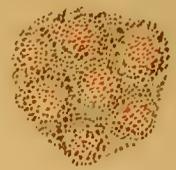
11.



12.



16.



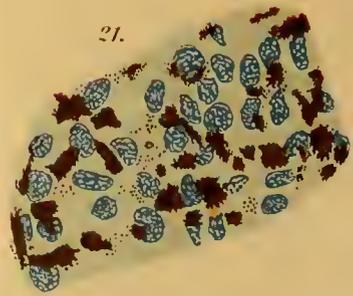
17.



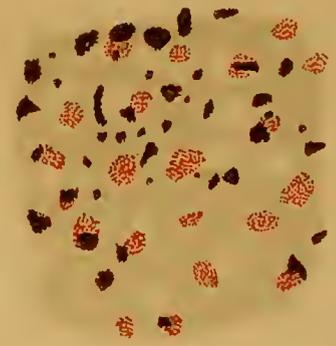
19.



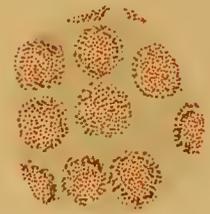
21.



18.



20.



22.



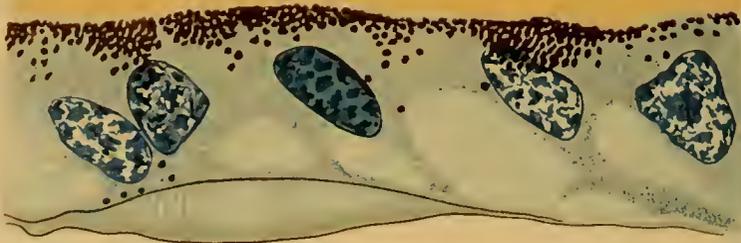
23.



24.



25.



26.



27.

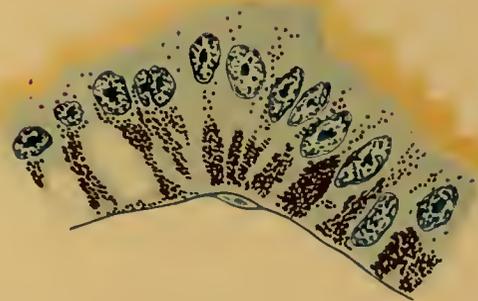




Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

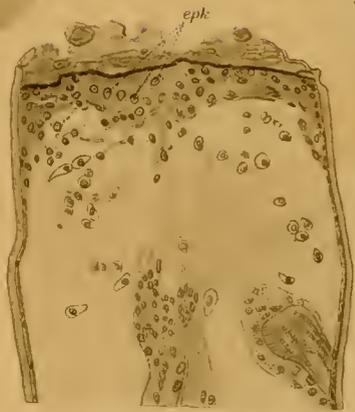


Fig. 6.

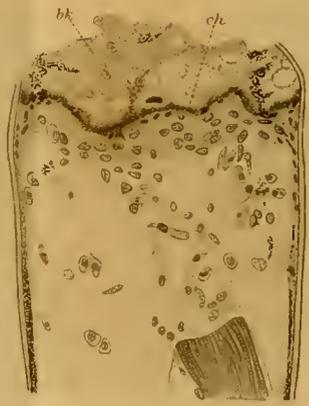


Fig. 7.



Fig. 8.

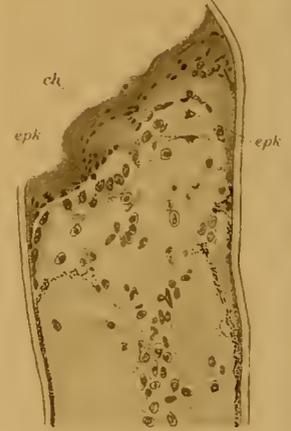


Fig. 10.



Fig. 11.

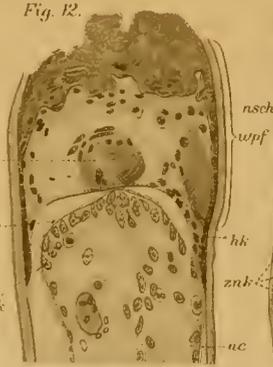


Fig. 12.



Fig. 13.

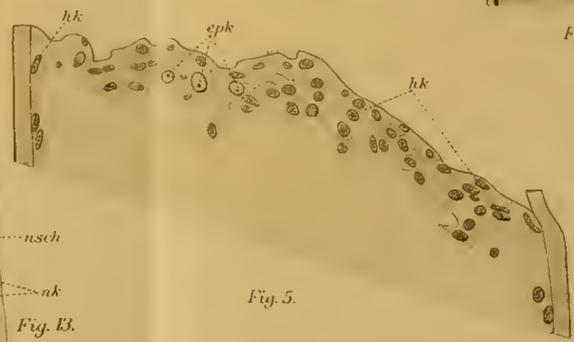


Fig. 5.

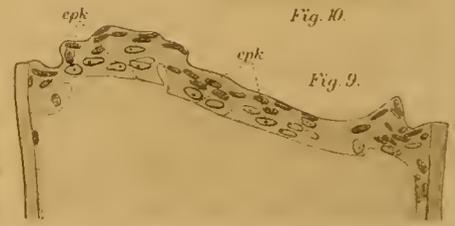


Fig. 9.

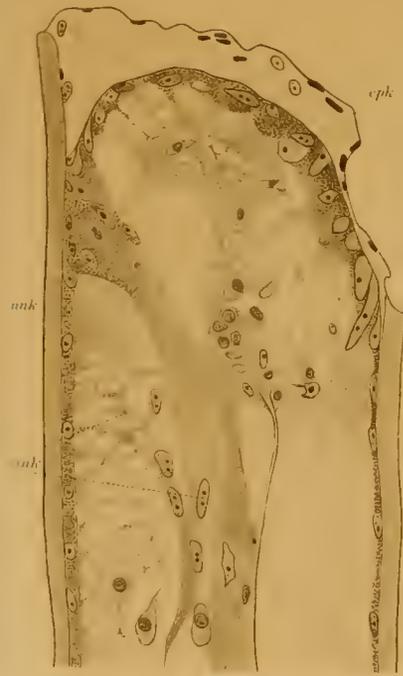


Fig. 13.

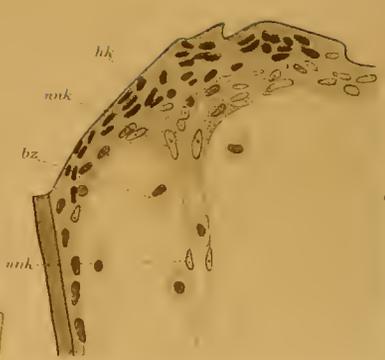
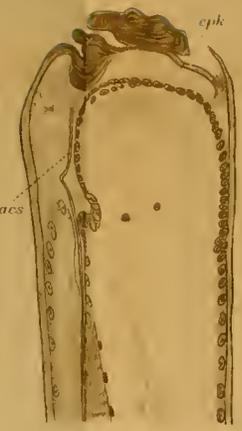


Fig. 14.



m. abd. flug. sup.
Fig. 15.

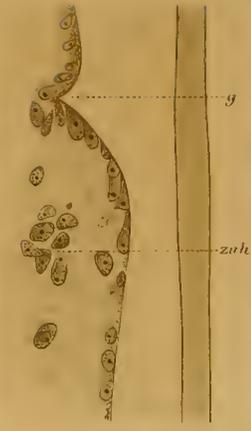


Fig. 16.

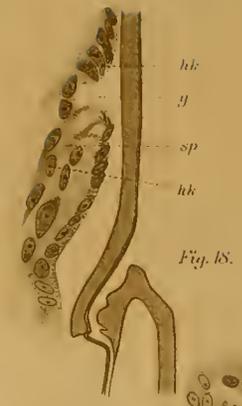


Fig. 17.

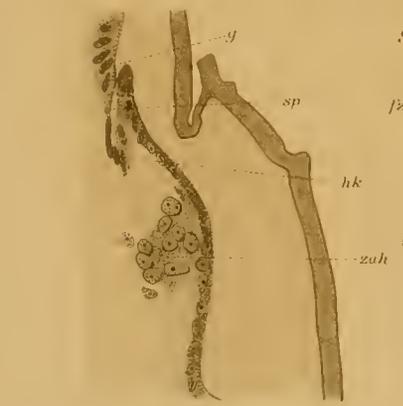


Fig. 18.



Fig. 19.

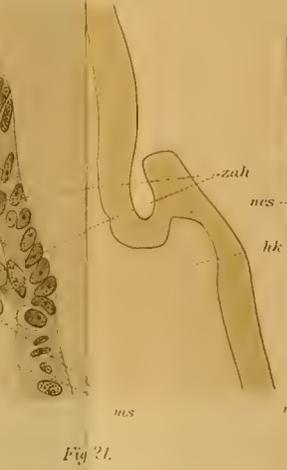


Fig. 20.



Fig. 21.

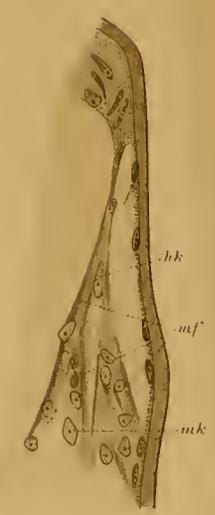
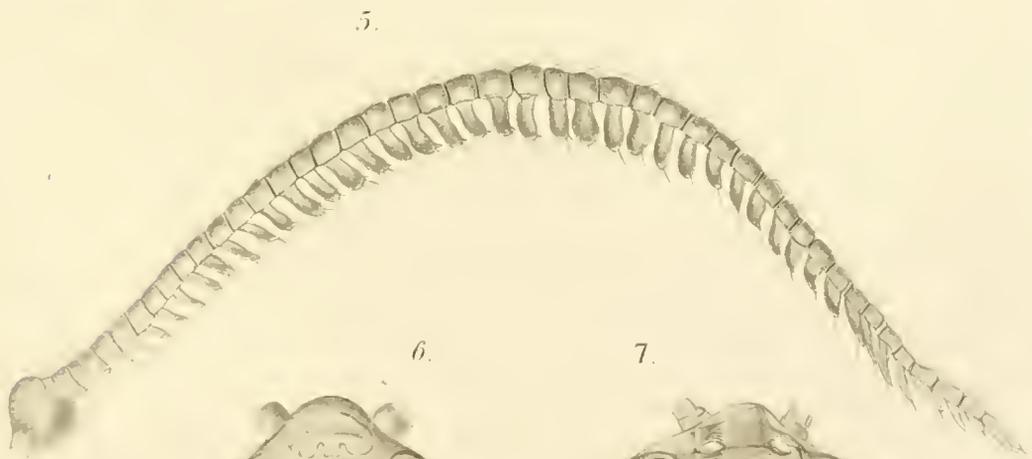
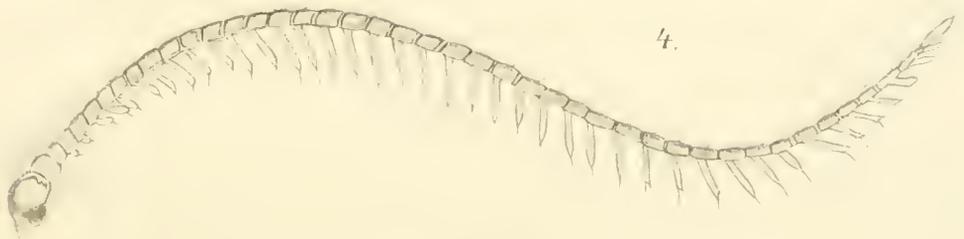
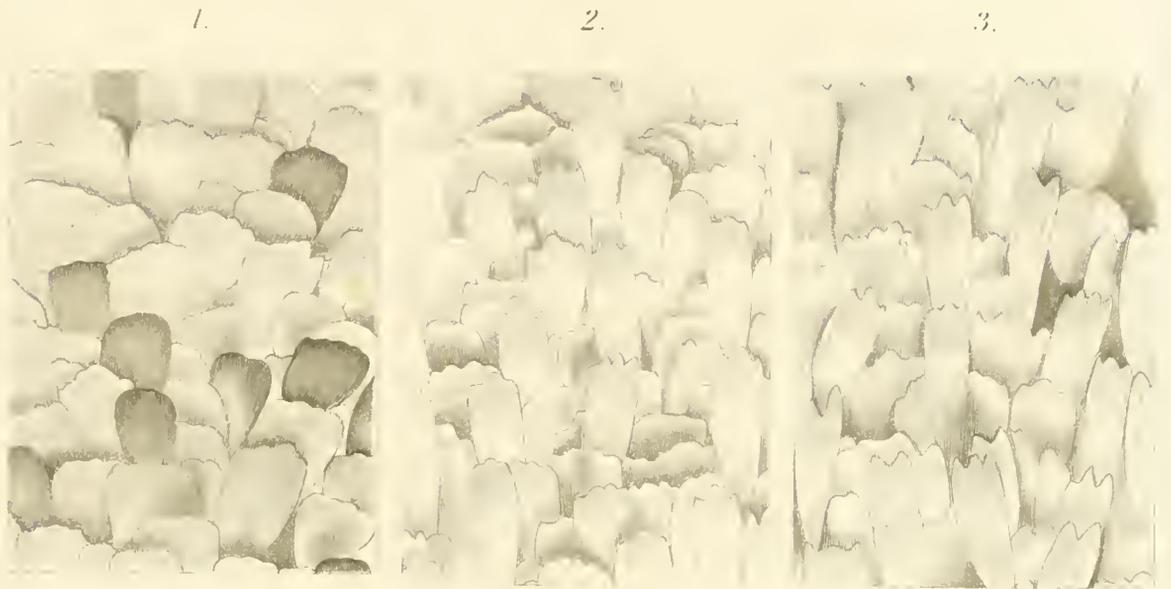


Fig. 22.



Fig. 23.



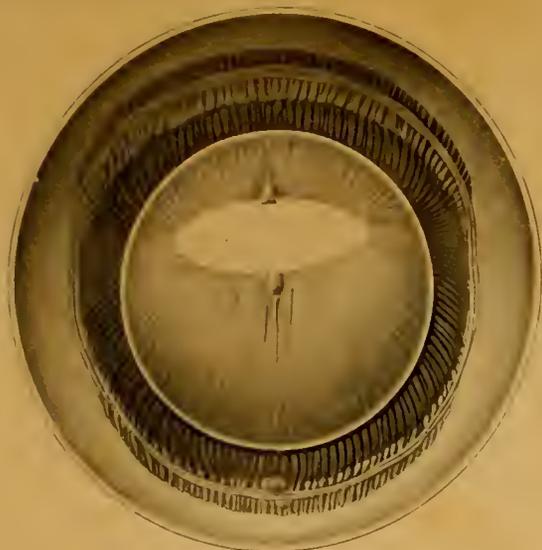


Fig. 1.

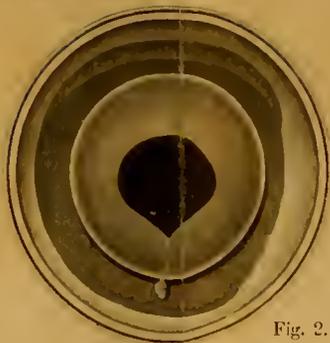


Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

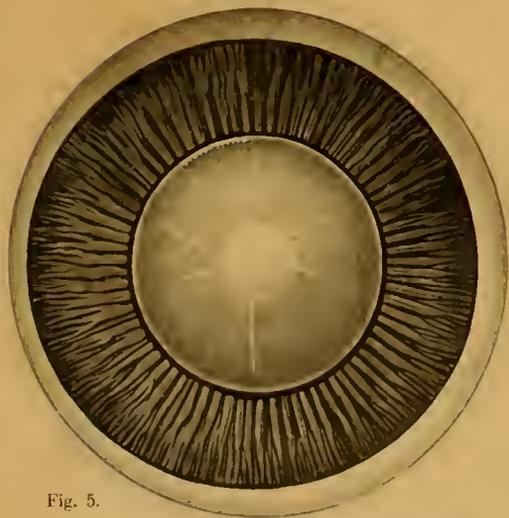


Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 7.



1



1



2



3







3

3



3A

3A 4



4

5



5

6



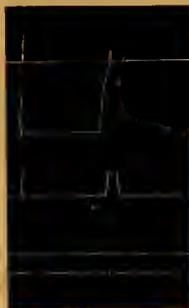
6



1



3



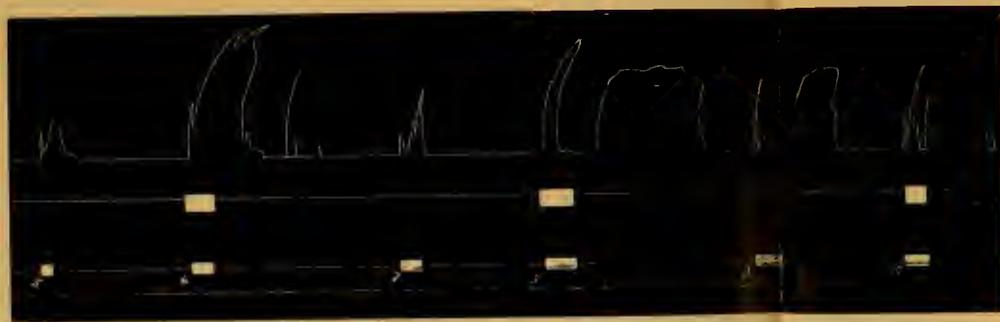
4



11

12

13



5

6

7

8

9

10



14

15

16



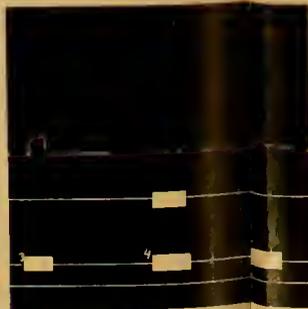
17



18

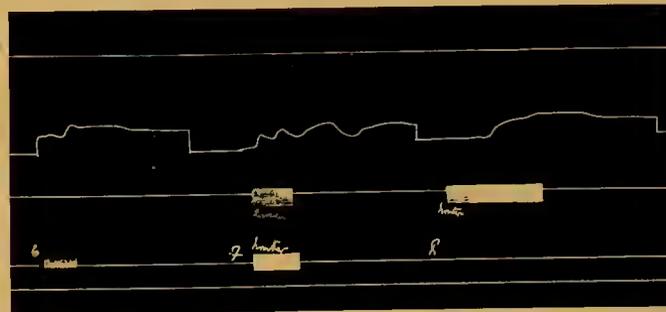


19



20

21



23

24

25



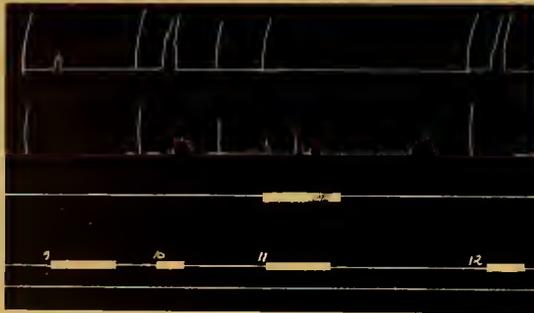
26

27

28

29

30

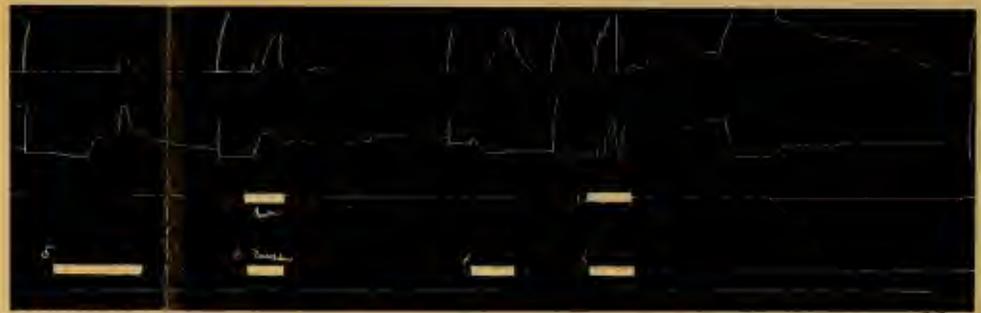


31

32

33

34

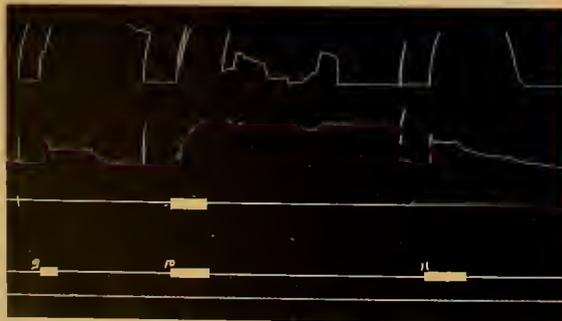


35

36

37

38



39

40

41



42

43

44



45

46

47

48



49



50



51

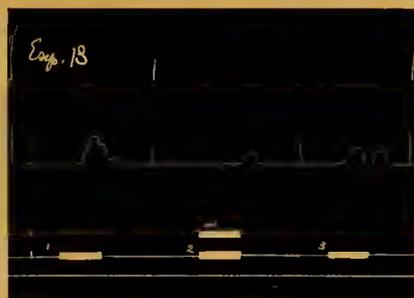


52



53

54



55



56

57



58



59



60

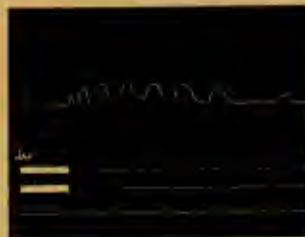
61



62



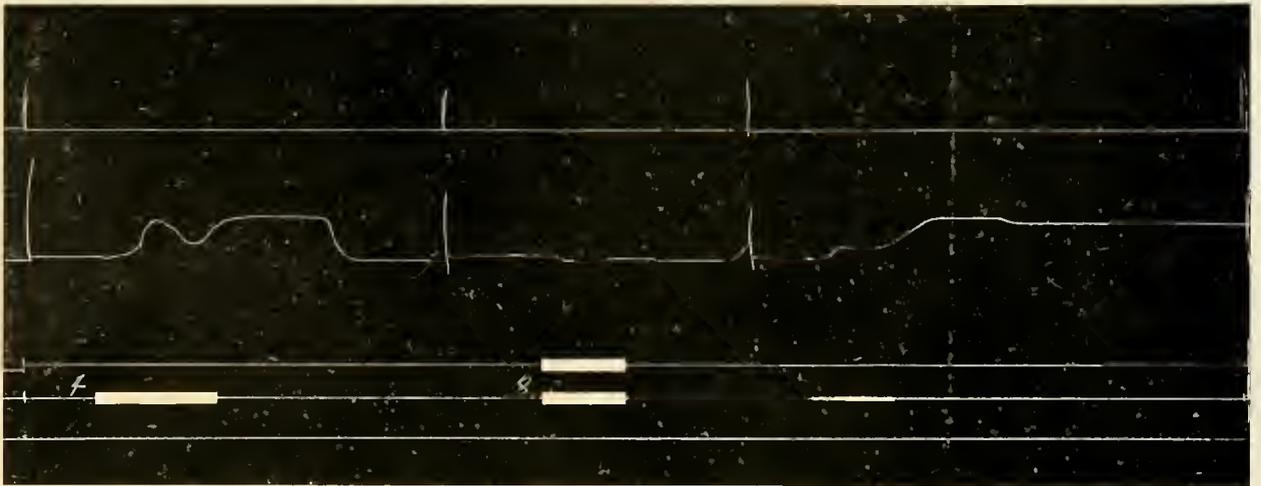
63



64



65



66

67

68



70

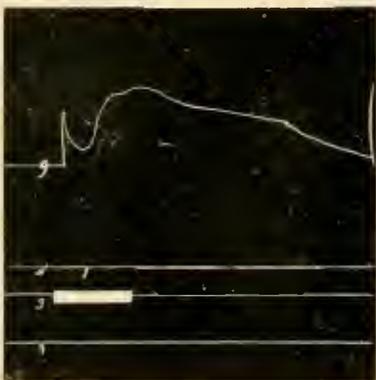
71

72

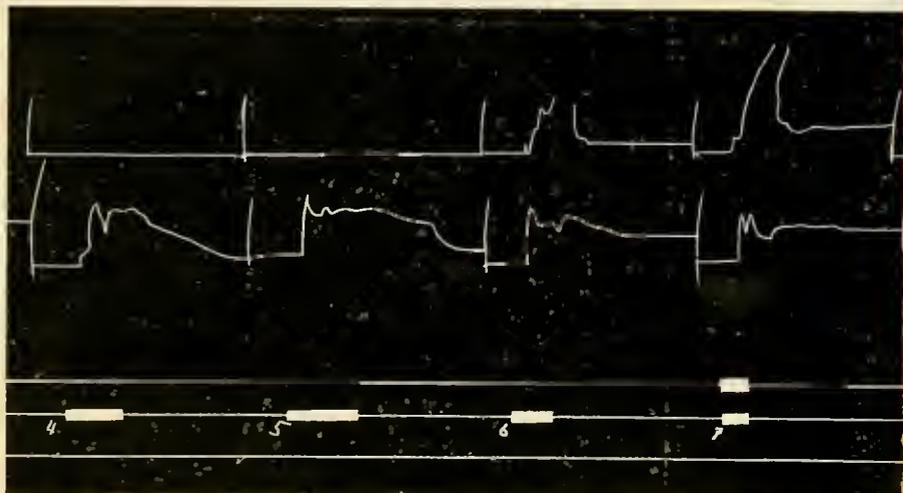
73

74

75



69

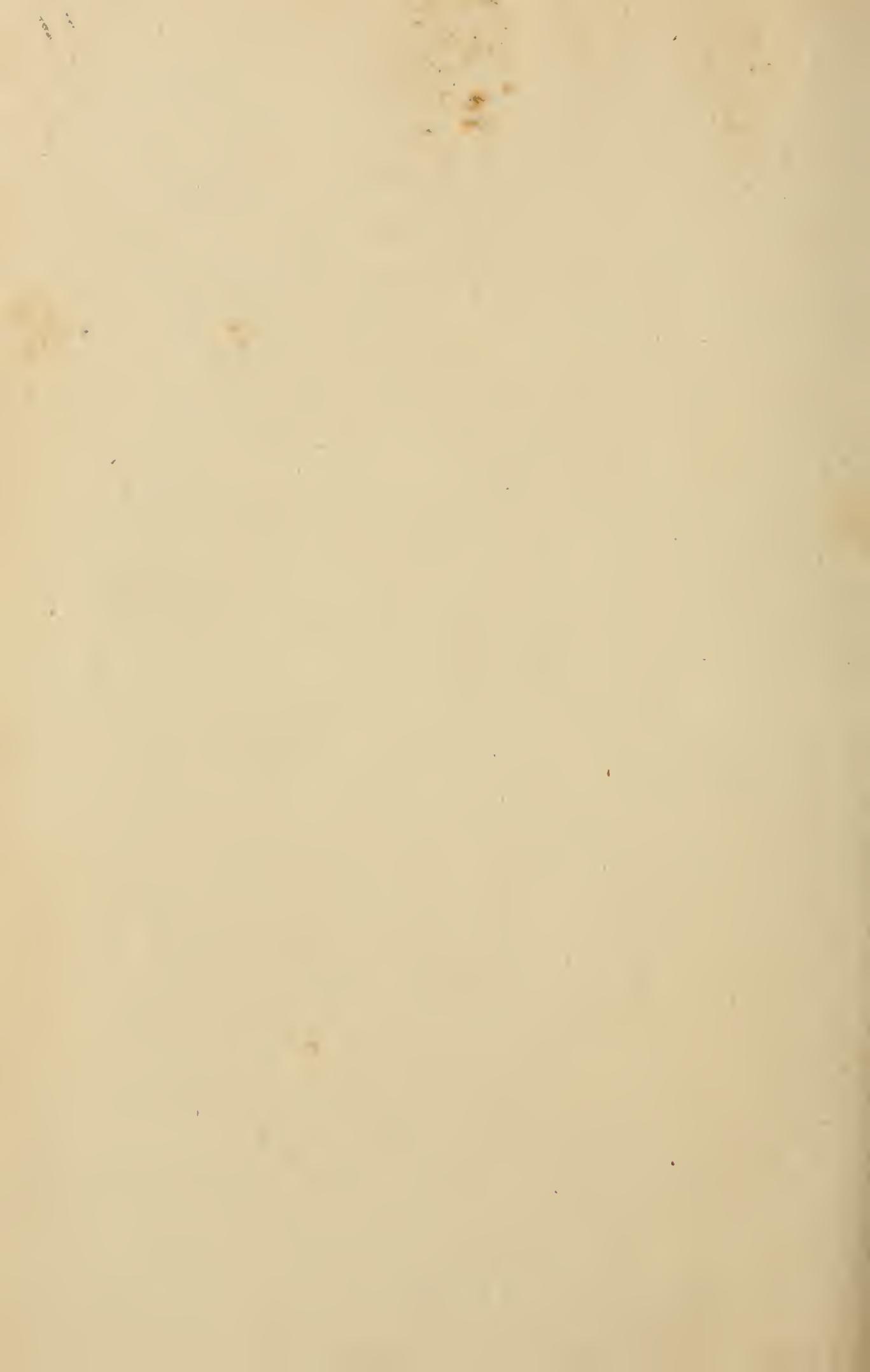


76

77

78

79





5 WHSE 01871

1619

