

beweisen. Dabei erwies es sich, dass sie es mit einem zweifellosen Pilz zu tun hatte, da sein Mycel durch Querwände geteilt war und er die für Pilze charakteristischen Vermehrungsorgane — die Pikniden — ergab.

Es unterliegt überhaupt keinem Zweifel, dass die Mykorrhizen echte Pilzhyphen enthalten (zu den Hymenomyceten und Nektariaceen gehörend) und ebenso unzweifelhaft ist es, wenigstens in bezug auf die endotrophischen Mykorrhizen, dass diese Pilze den Stickstoff der Luft assimilieren und daraus ihr Eiweiß bauen⁷⁸⁾.

(Fortsetzung folgt.)

Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie.

(175. Beitrag zur Kenntnis der Myrmekophilen und Termitophilen.)

Von E. Wasmann S. J. (Luxemburg).

Arbeiten, welche neue Pfade auf einem schon früher von anderen Forschern begangenen Gebiete eröffnen, sind verhältnismäßig selten, und auch dann ist es oft noch fraglich, ob nicht als Schild über dem Eingang des neuen Pfades „Privatweg“ oder sogar „Holzweg“ steht. Die vorliegende Arbeit Nils Holmgren's¹⁾ schlägt einen neuen Pfad auf dem Gebiete der Termitenforschung ein, und nach sorgfältiger Prüfung desselben scheint es mir in der Tat, daß er kein Irrweg ist.

Eigentlich sind es mehrere verschiedene Pfade, die Holmgren in seiner neuen Termitenstudie verfolgt. Einer derselben betrifft die Systematik der Termiten, welche den Gegenstand des folgenden Bandes bilden wird. Durch die klassische Monographie Hagen's wurde die Termitensystematik um die Mitte des vorigen Jahrhunderts (1855—1860) ausschließlich auf die Imagoform begründet. Später hat dann Fritz Müller (1873) den Vorschlag gemacht, den Gattungsnamen *Eutermes* auf jene Arten zu beschränken, welche Nasuti-Soldaten besitzen. 1897 stellte ich dann zum erstenmal das Prinzip auf, dass man die Systematik der Termiten, und zwar speziell die generische und subgenerische Einteilung der Subfamilien, nicht bloß auf die Imagoform, sondern auch auf die Soldatenform gründen müsse, und zwar in vielen Fällen sogar primär auf die Soldatenform, da diese die morphologisch spezialisierteste Kaste

78) Über die Fähigkeit der Schimmelpilze (*Aspergillus*, *Penicillium*) den freien Sauerstoff der Luft zu assimilieren, herrscht neuerdings eine vollständige Uneinigkeit der Ansichten. Einige (Saida) denken, dass auch der *Mucor* sogar diese Fähigkeit besitzt, das scheint aber sehr unwahrscheinlich in Anbetracht dessen, dass der *Mucor* gar kein Pilz ist.

1) Termitenstudien. 1. Anatomische Untersuchungen. 4^o, 216 S. mit 3 Tafeln und 76 Abbildungen im Text. Upsala u. Stockholm 1909 (R. Svensk. Vetensk. Handl. Bd. 44, Nr. 3).

im Termitenstaat darstellt und deshalb auch die auffälligsten Unterscheidungsmerkmale bietet. Silvestri (1902 etc.) schritt dann auf diesem neuen Wege der Termitensystematik weiter voran, während Sjöstedt und Desneux sich immer noch ablehnend gegen denselben verhielten und ihn für einen Irrpfad erklärten. N. Holmgren dagegen trat 1906 ebenfalls für die Verwertung der Soldatenkaste in der generischen Systematik der Termiten ein²⁾. Im zweiten Bande seiner vorliegenden neuen Termitenstudien wird er dann auf dieser Grundlage eine neue, detaillierte Systematik der Termiten entwerfen, welche nach Möglichkeit alle Kasten berücksichtigt. (Siehe N. Holmgren, Das System der Termiten, in: Zool. Anzeig. XXXV, Nr. 9/10, S. 284ff.).

Der gegenwärtig vollendete erste Band beschäftigt sich dagegen — dem Titel zufolge — nur mit der Anatomie der Termiten. Dieser Titel ist jedoch insofern etwas zu eng, als er von der neuen biologischen Exsudattheorie nichts verrät, die wohl den interessantesten und originellsten Abschnitt in dem ganzen Bande bildet.

Die Anatomie der Termiten ist bisher, wie der Verfasser mit Recht bemerkt, etwas stiefmütterlich behandelt worden, und es ist ein zweifelloses Verdienst Holmgren's, in der vorliegenden Studie zum erstenmal die vergleichende äußere und innere Morphologie der Termiten eingehend und allseitig bearbeitet und mit der Systematik in Verbindung gesetzt zu haben. Es ist jedoch nicht meine Absicht, auf diese morphologischen Ausführungen, welche den vortrefflichen Janet'schen Arbeiten über die Anatomie der Ameisen an die Seite zu stellen sind, näher einzugehen. Deshalb sei hier nur eine Übersicht der Kapitel gegeben. Verfasser behandelt zuerst die allgemeine Morphologie des Termitenkopfes, dann Spezielles und Vergleichendes über den Termitenkopf. Hierauf folgt der Bau des Thorax und seiner Anhänge und die Muskulatur des Thorax. Dann kommen der Bau des Hinterleibes, die integumentalen Bildungen und Körperdrüsen, die Ganglienkeite und das Tracheensystem, die Ernährungsorgane, das Genitalsystem, die Zirkulationsorgane, das Exsudatgewebe, die Imaginalentwicklung, und endlich die phylogenetischen Verwandtschaftsbeziehungen der Termiten.

Unter diesen Kapiteln ist es das XII., das uns hier besonders interessiert: „Exsudatgewebe und Kastendifferenzierung.“ Es ist ein durchaus originelles Kapitel, aber originell im guten Sinne des Wortes.

Im Jahre 1903³⁾ hatte ich zum erstenmal die Exsudatorgane und Exsudatgewebe der echten Ameisengäste und Termitengäste

2) Siehe mein Referat: Zur Kastenbildung und Systematik der Termiten (Biol. Centralbl. 1908, Nr. 3, S. 68—73).

3) Zur näheren Kenntnis des echten Gastverhältnisses (Symphylie) bei den Ameisen- und Termitengästen (Biol. Centralbl. XXIII, Nr. 2, 5, 6, 7, 8).

auf Grund mikroskopischer Schnittserien der verschiedensten Typen untersucht und dabei gefunden, dass das Exsudatgewebe der myrmekophilen und termitophilen Koleopteren und Dipteren, welches die physiologische Grundlage für ihr „echtes Gastverhältnis“ bildet, teils ein direktes, teils ein indirektes Fettprodukt sei. Bei den zur Käferfamilie der Staphyliniden gehörigen echten Gästen, deren Hinterleibsringe durch membranöse Bänder zusammenhängen, erwies es sich als wirkliches Fettgewebe; bei den myrmekophilen Käferfamilien der Clavigeriden und Paussiden, sowie bei den symphilen Aphodiinen unter den Termitengästen, welche alle ein geschlossenes Chitinskelett besitzen, stellte es sich als ein fettkörperähnliches („adipoides“) Drüsengewebe heraus; bei den physogastren Termitophilen endlich aus den Käferfamilien der Staphyliniden und Carabiden und aus der Dipterenfamilie der Termitoxeniiden, welche sämtlich einen größtenteils membranösen Hinterleib haben, zeigte es sich als eine Modifikation des massenhaft entwickelten Blutgewebes, und dieses als Derivat des Fettgewebes.

Nun hat N. Holmgren an Schnittserien eine große Zahl von Termitenarten auf ihr Exsudatgewebe untersucht und gefunden, dass sämtliche ebenerwähnte Formen des symphilen Exsudatgewebes auch bei den Termiten sich vorfinden, und zwar vielfach mehrere derselben vereinigt; die höchste Entwicklungsstufe erreicht aber das Exsudatgewebe bei den Königinnen der Termiten. Auf diese Befunde hin stellt dann Holmgren eine neue Exsudattheorie auf. Nach derselben ist erstens der biologische Grund für die gegenseitige Beleckung der Termiten und namentlich für die eifrige Pflege der Imagines und ihrer Entwicklungsstadien in den Exsudaten der Termiten gelegen. Der Brutpflegeinstinkt der Insekten wird hier durch ein neues Komplement ergänzt, welches dem „Symphileinstinkt“ der Termiten entspringt, der auf den Genuss angenehmer Exsudate gerichtet ist und deshalb den mit solchen Exsudaten versehenen Wesen auch eine besondere gastliche Pflege sichert. Zweitens wendet Holmgren sodann diese Exsudattheorie an auf die Differenzierung der Kasten im Termitenstaate und führt letztere auf die von mir für die Erziehung der echten Ameisengäste und Termitengäste schon 1897 aufgestellte „Amikalsektion“ zurück.

Dies ist in ihren Hauptzügen die neue Exsudattheorie Holmgren's. Ich will nun noch auf einzelne Punkte derselben näher eingehen.

Bei dem Exsudatgewebe der Königin von *Eutermes chaquimayensis* beschreibt Holmgren (S. 192) dasselbe als „eine Art Fettgewebe“, welches große Lappen bildet, deren Zellen auf den Querschnitten strahlenförmig um einen Mittelpunkt geordnet er-

scheinen. Fetttropfen sind in diesen Zellen nicht vorhanden, dagegen sehr zahlreiche Granula zwischen dem Fadennetz des Zellleibes. Ich glaube mit Bestimmtheit annehmen zu dürfen, dass wir hier das von mir 1903 als adipoides Drüsengewebe bezeichnete Exsudatgewebe vor uns haben. Auch die Angaben Holmgren's über die Färbbarkeit desselben stimmen genau mit meinen Erfahrungen überein. Vergleicht man z. B. die Abbildungen, die ich 1903 (S. 203 u. 240) von dem adipoiden Drüsengewebe von *Claviger* und *Paussus* gegeben, mit der Fig. 75 bei Holmgren, welche Lappen des eigentümlichen Fettgewebes der Königin von *Eutermes* darstellt, so wird man sich der Vermutung nicht enthalten können, dass wir in beiden Fällen dieselbe Gewebsart vor uns haben. Was Holmgren als Lappen des Fettgewebes bezeichnete, sind wohl die Pseudoacini eines Drüsengewebes, in dessen strahlig angeordneten Zellen die Bläschen und die äußerst feinen Sammelkanälchen wahrscheinlich nur übersehen wurden. Auch mir ist es namentlich bei *Claviger* sehr schwer geworden, sie zum erstenmal aufzufinden und dadurch das vermeintliche Fettgewebe als Drüsengewebe zu erkennen. Erst bei sehr starker Vergrößerung mit Zeiß'schen apochromatischen Objektiven für homogene Immersion und den entsprechenden Kompensationsokularen gelang es, besonders bei starkem elektrischem Lichte und schiefer Beleuchtung, die Bläschen und Sammelkanälchen deutlich und sicher zu sehen. Nachdem ich sie aber einmal gefunden, hatte ich ein zuverlässiges Kriterium für die Unterscheidung des adipoiden Drüsengewebes von dem wirklichen Fettgewebe. Ich möchte daher Herrn Holmgren bitten, seine betreffenden Schnittbilder daraufhin nochmals zu untersuchen. Es wäre ja möglich, dass ganz allmähliche Übergänge zwischen echtem Fettgewebe und fettgewebsähnlichem Drüsengewebe bei den Termiten vorkommen. Aber nach der Beschreibung und Abbildung Holmgren's ist es doch viel wahrscheinlicher, dass es bei seinem als Fettgewebe bezeichneten hauptsächlichlichen Exsudatgewebe der Königin von *Eutermes chaquimayensis* um ein adipoides Drüsengewebe sich handelt.

Außerdem hat Holmgren auch wirkliches Fettgewebe und adipoides, als Drüsengewebe leichter erkennbares Gewebe in dem Exsudatgewebe der Termiten nachgewiesen. Ich gehe hierauf nicht weiter ein und wende mich zu der von mir als „Blutgewebe“ bezeichneten Form des Exsudatgewebes, welche bei den physogastren Termitophilen eine sehr große Rolle spielt. Holmgren bemerkt S. 192, ich habe zwischen den Fettzellen des Exsudatgewebes von *Xenogaster* und der Hypodermis eine „granulierte Flüssigkeit“ gefunden, die ich „Blutgewebe“ nannte. Auch S. 196 erwähnt er das nämliche Exsudatgewebe, dessen mächtige Entwicklung ich bei *Orthogonius*-Larven festgestellt habe. Bei der Königin von *Eutermes*

chaquimayensis traf er die nämliche Flüssigkeit zwischen dem Fettgewebe und den Drüsenzellen der Hypodermis an. Er will jedoch das eigentliche Exsudatgewebe trotzdem hier nicht als „Blutgewebe“, sondern nur als „Fettgewebe“ bezeichnen. Was ich Blutgewebe genannt hatte, hält er für ein flüssiges Produkt der Fettzellen, welchem Körnchen des Blutgewebes beigemischt sind (S. 192).

Hierin kann ich ihm nicht beistimmen. Gegen meine Ansicht, dass bei den physogastrischen Termitophilen als unmittelbares Exsudatgewebe das mächtig entwickelte, unter der Hypodermis in großen Lakunen angesammelte „Blutgewebe“ diene, führt er nur den Satz an (S. 192): „Da diese Flüssigkeit kein Gewebe ist, so ist die Bezeichnung Blutgewebe unbrauchbar.“ Ich glaube, dass hier ein Missverständnis vorliegt. Wenn man nur feste, kontinuierlich zusammenhängende Zellaggregate als „Gewebe“ bezeichnen will, dann ist allerdings das Blut kein Gewebe, obwohl es nach der älteren Terminologie im ganzen Tierreich zu den „Geweben“ gerechnet wurde. Genauer ist allerdings die von Richard Hertwig in der 8. Auflage seines Lehrbuches der Zoologie (S. 74) adoptierte Ausdrucksweise, welche Blut und Lymphe der Wirbeltiere als „ernährende Flüssigkeiten“ bezeichnet. Ebenso müsste man dann auch das Blut der Insekten eine „ernährende Flüssigkeit“ nennen. Aber die terminologische Frage, ob man „Blutgewebe“, „Blutsubstanz“ oder „Blutflüssigkeit“ sagen soll, hat mit unserer Frage eigentlich wenig zu tun. Hier handelt es sich vielmehr darum, ob das hauptsächlichste Exsudat der physogastrischen Termitophilen, welches Holmgren auch bei der Termitenkönigin gefunden hat, Blut ist oder ein Fettsekret im gewöhnlichen Sinne. Ich muss mich, auf Grund meiner Schnittserien, für ersteres entscheiden. Die interlakunäre, zwischen Hypodermis und Fettgewebe mächtig angesammelte Blutflüssigkeit ist es, die bei den *Orthogonius*-Larven durch die feinen Porenkanälchen der Kutikula, und bei *Xenogaster* durch eigene Filter der Hypodermis (Exsudatknospen) ausgeschieden wird. Dass die Körnchen in dieser Flüssigkeit zum Blutgewebe gehören, gibt auch Holmgren zu. Wir müssen daher folgerichtig diese Flüssigkeit selber als „Blut“ bezeichnen, weil sonst zu diesen geformten Elementen des Blutes, welche den roten Blutkörperchen der höheren Tiere analog sind⁴⁾, das flüssige Komplement fehlen würde. Allerdings stellt sich diese Blutflüssigkeit als ein Derivat, ein Produkt des Fettgewebes

4) Diese Analogie ist selbstverständlich nur eine sehr schwache, zumal bei den Arthropoden die Sauerstoffversorgung der Gewebe nicht durch das Zirkulationssystem, sondern durch das Tracheensystem, also gerade umgekehrt wie bei den Wirbeltieren, erfolgt. Bezüglich der Leukozyten dagegen ist die Analogie eine vollkommene.

dar, wie ich schon 1903 hervorhob. Besonders bei den *Orthogonius*-Larven konnte ich auf zahlreichen Schnitten sehen, wie die Ränder der Fettzellen sich allmählich auflösen und in jene Bluts substanz übergehen. Das Fettgewebe ist hier also als Blutbildungsgewebe aufzufassen; aber deshalb dürfen wir doch das Exsudat, um das es sich hier handelt, nicht ein „Fettsekret“ nennen, sondern — „Blutflüssigkeit“. Und wenn man nach dem Exsudatgewebe fragt, welches jenes Exsudat liefert, so müssen wir nach der älteren Terminologie sagen: Das Blutgewebe ist hier das unmittelbare Exsudatgewebe, das Fettgewebe dagegen nur das mittelbare. Übrigens handelt es sich hier, wie ich nochmals hervorhebe, nicht um sachliche Verschiedenheiten zwischen meiner Ansicht und jener Holmgren's, sondern bloß um Verschiedenheiten der Ausdrucksweise, über die wir uns leicht werden verständigen können.

In recht sinnreicher Weise erklärt Holmgren (S. 194) die außerordentlich eifrige Beleckung der Termitenkönigin durch die Arbeiter und überhaupt die hochgradige Pflege, die ihr von letzteren zuteil wird, als eine Funktion der reichlichen Entwicklung ihrer Exsudatgewebe. Dies ist in der Tat ein neuer, der Symphilenkunde entsprungener Gesichtspunkt, welcher wohl auch für die Pflege der Königinnen bei den Ameisen und bei anderen geselligen Hymenopteren nicht ohne Bedeutung sein dürfte. Wenigstens wird man künftig jenes Element auch bei letzteren ins Auge fassen und auch hier das Exsudatgewebe näher erforschen müssen.

Originell ist auch die Beziehung, welche Holmgren (S. 199) zwischen dem „Exsudatverlangen“ der Termiten und ihrem „Reinigungsbedürfnis“ aufstellt. Er glaubt, dieselben hielten sich einander das Gleichgewicht und verhüteten dadurch, dass die Termiten bei ihrer naschhaften Beleckung, die auf Erlangung der Exsudate gerichtet ist, sich gegenseitig auffressen. Es scheint mir übrigens, dass der Geselligkeitstrieb als einer der Grundinstinkte der sozialen Insekten hier ebenfalls zu berücksichtigen ist. Derselbe Trieb dürfte wohl auch die Erklärung bieten für die gegenseitige Fütterung bei den Termiten, von welcher Holmgren glaubt, dass sie bei dem gegenwärtigen Stande der Forschung noch „ziemlich dunkel“ sei. Diese Fütterung ist meines Erachtens nicht bloß ein Entgelt für die Annehmlichkeit, welche die gegenseitige Beleckung den Mitgliedern einer Termitenkolonie bereitet, sondern sie muss vor allem auf den Geselligkeits- und den Brutpflegetrieb zurückgeführt werden, auf denen ja auch der Symphiliestinstinkt beruht, welcher die Fütterung und Pflege der „echten Gäste“ bei diesen geselligen Insekten bewirkt. Gegenüber den fremden Tierarten, die als Gäste bei ihnen wohnen, ist allerdings die Fütterung aus dem Munde der Wirte gleichsam ein Tribut, der ihnen gezollt

wird für die angenehmen Exsudate, die sie den Wirten liefern. Aber die Erklärung dafür, weshalb dieser Tribut den Gästen geleistet wird, liegt auf seiten der Wirte nicht bloß in ihrem Exsudatverlangen, d. h. in ihrer Naschhaftigkeit, sondern auch in ihrem Geselligkeits- und Brutpflgetrieb, deren Betätigung auf jene fremden Wesen ausgedehnt wird, weil sie ihnen so angenehm sind. Auf seiten der Gäste dagegen liegt die Erklärung für ihre gastliche Fütterung hauptsächlich in ihrer aktiven Mimikry, d. h. in der instinktiven Nachahmung des Fühlerverkehrs der Wirte und namentlich der Aufforderung zur Fütterung. Dementsprechend machte ich schon 1895⁵⁾ darauf aufmerksam, dass bei manchen physogastren termitophilen Aleocharinen, z. B. bei *Termitomorpha Meinerti*, die Kiefertaster auffallend stark entwickelt und denjenigen der Wirte sehr ähnlich sind, weil die Aufforderung zur Fütterung hier wahrscheinlich durch Palpenschläge (statt durch Fühler-schläge wie bei den Ameisen) erfolgt.

Dass Holmgren sich am Schlusse dieses Abschnittes für die von mir 1897 aufgestellte Amikalselektion ausspricht und dieselbe als Hauptfaktor für die Entstehung der verschiedenen Kasten im Termitenstaate verwendet, ist mir deshalb besonders interessant, weil Escherich, Dahl und manche andere Entwicklungstheoretiker sich bisher gegen jene Form der Selektion ablehnend verhalten haben⁶⁾. Allerdings müssen wir, auf Grund der neuen Termitenstudien Holmgren's, den Begriff der Amikalselektion etwas erweitern, indem wir nicht bloß die Zucht und Pflege fremder Tierarten, die als „echte Gäste“ bei den Ameisen und Termiten leben, unter diesen Begriff fassen, sondern auch die Zucht und Pflege der eigenen Familienglieder, insofern dieselbe durch das „Exsudatverlangen“ jener geselligen Insekten bestimmt wird.

„Die Kastenbildung im Lichte der Exsudattheorie“ (S. 200 ff.) ist ebenfalls ein sehr originelles Kapitel und reich an wichtigen neuen Fingerzeigen für die biologische Termitenforschung. Anknüpfend an die von Grassi und Sandias schon 1893 begründete Ansicht, dass die Differenzierung der Kasten im Termitenstaate hauptsächlich eine Wirkung der verschiedenen Ernährungsweise der Larven sei, bringt Holmgren die Verschiedenheiten der Brutpflege in Verbindung mit den verschiedenen Exsudaten der einzelnen Entwicklungsstadien. Abgesehen von der Differenzierung zwischen männlicher und weiblicher Geschlechtsanlage, die wir wohl als blastogen betrachten müssen, lässt sich in der Tat die Ent-

5) Die Myrmekophilen und Termitophilen, Leyden 1896 (Compt. Rend. III. Congr. Intern. Zool. p. 410—440).

6) Vgl. Über Wesen und Ursprung der Symphilie (Biol. Centralbl. 1910, Nr. 3—5).

wicklung der verschiedenen Kasten einer Termitenkolonie auf Grund von Modifikationen der Brutpflege am besten verstehen; und diese Modifikationen werden nach Holmgren durch die verschiedenen Exsudate der Pflegebefohlenen „ausgelöst“, durch welche letztere ihre Ammen zu einer bestimmten Pflegeweise reizen. Auch die Nachzüchtung einer neuen Königin nach dem Verluste der alten, und die Erziehung neotener Geschlechtsindividuen lässt sich aus dem „Exsudatverlangen“ der Termitenarbeiter recht gut erklären, wenn wir den Brutpflegeinstinkt als selbstverständliche Grundlage dabei voraussetzen.

Wenngleich manche Einzelheiten in Holmgren's Ansichten noch verschiedene Veränderungen erleiden werden, so glaube ich doch, dass seine neue „Exsudattheorie“ zutreffend ist und einen wichtigen Fortschritt in der Termitenbiologie darstellt.

Die Abstammung der Termiten bespricht Holmgren im letzten (XIV.) Abschnitt seines Buches. Er hält die *Termitidae* für eine sehr alte Insektenordnung, welche ebenso wie die *Blattoidea* von den *Protoblattoidea* des Carbons abzuleiten sind, mit den Blattoideen aber keine direkten stammesgeschichtlichen Beziehungen haben. Er erwähnt hierbei auch (S. 212), dass ich bereits 1904 die australische Gattung *Mastotermes* wegen ihres Flügelgäders als einen Kollektivtypus bezeichnet hatte, der noch manche Eigenschaften der gemeinschaftlichen Vorfahren von Termiten und Blattoideen bewahrt habe. Für diese Auffassung spricht auch Holmgren sich aus.

Die deutschen Zoologen werden Herrn Nils Holmgren besonderen Dank dafür wissen, dass er seine „Termitenstudien“ in deutscher Sprache geschrieben hat, trotz der großen Mühe, welche ihm diese Arbeit augenscheinlich kostete. Die kleinen Sprachfehler, die dabei unterlaufen sind, wirken nirgendwo sinnstörend, und es wäre schade gewesen, wenn der Verfasser, um dieselben zu vermeiden, sein Buch in schwedischer Sprache abgefasst hätte. Wir haben ja an wissenschaftliche Arbeiten bei unserer Wertschätzung derselben nicht den Maßstab einer belletristischen Kritik anzulegen.

Die Leistungen des Gehirns bei den krebsartigen Tieren, besonders bei *Cancer pagurus*.

(Auszug.)¹⁾

Von Hermann Jordan (Tübingen).

Das niedere Metazoon, etwa eine Aktinie, zeichnet sich durch funktionelle Gleichberechtigung aller seiner, dem Nervenmuskel-

1) Siehe Pflüger's Archiv Bd. 131, p. 317—386.

system angehörenden Teile aus. Jedes Teilchen des Hautmuskelschlauches, mit Sinnesorganen, Muskeln und — zur Verbindung — mit sogen. Nervennetzen versehen, ist der vollen Reflexfunktion fähig. Aus dieser Reflexfunktion aber leiten sich alle übrigen Erscheinungen ab, die wir an solch niederem Tiere beobachten können.

Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung kommt zu diesem Nervenmuskelsystem unterster Ordnung noch das Oberzentrum. Es entsteht wohl stets im Anschluss an die Hauptsinnesorgane. Dass, ganz allgemein, derartige Oberzentren eine Regulation ausüben müssen, ist verständlich genug: Sie empfangen die Eindrücke oder Reize der Hauptsinnesorgane, auf Grund deren ja die Bewegungen des Tieres beeinflusst werden sollen. Nicht das Geschehen innerhalb des Hirnes selbst, sondern diejenige Mechanik soll uns hier beschäftigen, durch die das Produkt dieses Geschehens, der „Impuls“, das untergeordnete Nervenmuskelsystem zu beeinflussen vermag. Menschlich subjektiv ausgedrückt würde das Problem folgendermaßen lauten: Der Wille vermag den Ablauf der (mechanischen) Reflexe entscheidend zu beeinflussen (Willenshandlung). Wie ist die physiologische Mechanik beschaffen, durch welche der (Willens-) Impuls dies tut?

Ich habe nun früher²⁾ gezeigt, dass z. B. bei den Schnecken die Erregbarkeit der Bewegungsmuskeln (wir beschränken uns auf diese Erscheinungsart) durch das „Cerebralganglion“ quantitativ reguliert wird. Die bloße Gegenwart des Ganglions bedingt in allen Teilen der Muskulatur gleichmäßige Herabsetzung der Erregbarkeit. Entfernen wir nämlich das G. cerebrale, so findet eine wesentliche Steigerung dieser Erregbarkeit statt, und hierdurch werden auch die Bewegungen ausgiebiger, bei deren Zustandekommen übrigens das Gehirn durchaus entbehrlich ist: Eine enthirnte *Aplysia* schwimmt mit starkem Flossenschlage durch das Wasser, außerstande anzuhalten. Und wenn wir die nämliche Schnecke einseitig ihres Hirns berauben, so wird die enthirnte Seite schneller kriechen (oder schwimmen) als die normale — es wird Kreisbewegung nach der normalen Seite hin erfolgen.

Es leuchtet ein, wie durch abgestufte quantitative Beeinflussung der Erregbarkeit, das Hirn imstande sein muss, der Schnecke jede beliebige Art und Richtung der Lokomotion aufzuzwingen.

Nebenbei sei erwähnt (es dient uns diese Feststellung zur Vergleichung der Schnecken mit den Crustaceen), dass, obwohl das Cerebralganglion der Schnecken ein Hemmungszentrum ist, die von ihm zur Peripherie ziehenden Bahnen, auf Reiz, Muskelverkürzung erzeugen³⁾.

2) Vgl. z. B. dies Centralblatt Bd. 26, 1906, p. 124—128 u. 143—158.

3) Bezüglich der Erklärung dieser Erscheinungen muss ich auf meine früheren Arbeiten verweisen.

Wie verhält sich dies alles nun bei den Crustaceen?

Vorab konnte ich zeigen, dass unsere, für die Schnecken gültige Erklärung der in Frage stehenden Erscheinungen für *Cancer pagurus* nicht anwendbar ist: Die Erregbarkeit eines irgendwie gereizten Beinmuskels ist von der Anwesenheit des Gehirns gar nicht abhängig⁴). Nun wissen wir aber durch eine Reihe älterer Untersuchungen, dass z. B. auch der Flusskrebs, einseitig enthirnt, Kreisbewegungen um die gesunde Seite ausführt. Bethe glaubte auch hier gesteigerte Erregbarkeit der operierten Seite (ausgiebigere und schnellere Bewegung der Beine) als Ursache dieser Abweichung vom geraden Gange annehmen zu müssen. Doch war bei Anwendung dieser Erklärungsweise folgende Schwierigkeit zu überwinden: Die Brachyuren (Krabben) sind „Seitengänger“; die Beine der einen Körperhälfte ziehen das Tier nach ihrer Seite, während die Beine der anderen Hälfte, diejenigen der ersten unterstützend, schieben. Quantitatives Übergewicht einer Seite kann hier nie Kreisgang bedingen, der jedoch von den entsprechend operierten Krabben (*Cancer pagurus*, *Carcinus maenas*) mit großer Regelmäßigkeit ausgeführt wird. Bethe sah nun, dass bei der Krabbe die hirnlosen Beine bei jener Kreisbewegung sich bewegten als führten sie einen Vorwärtsgang aus, während die normalen Beine ruhig bei ihrem Seitengange verharrten. Dass diese Kombination zur Kreisbewegung führen muss, ist verständlich⁵). Bethe entschloss sich, für beide Gruppen von Crustaceen durchaus verschiedene Erklärungen der Kreisbewegungen anzunehmen: für Macruren wie dargetan; bei den Krabben aber sprach er das Cerebralganglion als das Zentrum des normalen Seitenganges an; ohne dies Ganglion sei nur Vorwärtsgang möglich.

In eingehenderer Untersuchung habe ich mich mit der Frage beschäftigt: wie beeinflusst das Cerebralganglion von *Cancer pagurus* die ihm unterstellte lokomotorische Muskulatur, und wie sind die Kreisbewegungen zu erklären. Denn die Kreisbewegungen sind ja eine Folge des einseitigen Ausfalles der uns beschäftigenden Regulation, deren Wesen in eben diesen Kreisbewegungen zum Ausdrucke kommen muss.

1. Beeinflussung der Beinmuskulatur von seiten des Cerebralganglions. Richet und Biedermann fanden, dass Reizung einer Krebssehne (wenn die Elektroden z. B. am Scherenerven angebracht wurden) folgende Wirkung hat: Starke Ströme bedingen Scherenschluss, schwache Ströme hingegen Scherenöffnung.

4) Weitere Unterschiede zwischen Schnecken und *Cancer* siehe meine Publikation in Pflüger's Archiv.

5) Wir wollen uns hier und in Zukunft auf Betrachtung desjenigen Falles beschränken, dass die Beine der operierten Seite — wie meist — vorangehen. Der umgekehrte Fall, dass sie nämlich schieben, bietet übrigens keinerlei Besonderheiten.

Ich fand, dass dieser Satz sich in folgender Weise auf die Gangbeine übertragen lässt: Die Gelenke dieser Beine haben abwechselnd vertikal und horizontal liegende Achsen. Der Beugung (von oben nach unten) bei den Gelenken mit horizontaler Achse entspricht bei der anderen Gelenkkategorie eine Bewegung von hinten nach vorn. So finden wir denn, dass Reizung des Beinnerven oder des Bauchmarks mit starken Strömen Beugung zur Folge hat (von oben nach unten bezw. von hinten nach vorn). Anwendung schwacher Ströme bedingt Streckung (von unten nach oben bezw. von vorn nach hinten).

Der Einfluss, den auf diese Bewegung das Gehirn auszuüben vermag, basiert auf der Erscheinung, dass Reizung des Gehirns oder der von ihm ausgehenden Konnektive, genau die umgekehrte Wirkung hat, wie periphere Reizung. Am Hirn bedingen schwache Reize Beugung der Beine, starke Reize aber Streckung.

Es ist leicht zu verstehen, wie — etwa bei einem äußeren, reflektorisch wirkenden Reize — der vom Hirn kommende Impuls mit dem Peripherischen interferieren, und wie dadurch jene Regulation, vorab Reflexhemmung, herbeigeführt werden kann. Diese Interferenz konnte nachgewiesen und mit graphischer Methode festgelegt werden: Ein peripherischer Reiz bedingt Beugung eines Beingliedes. Nun elektrisieren wir das Gehirn, ohne die periphere Reizung zu unterbrechen, und erhalten unmittelbar Streckung des Gliedes, der wieder Beugung folgt, wenn wir die Hirnreizung unterbrechen.

Ob wir mit Hilfe dieser Erscheinung unsere Frage beantworten können, kann nur ein Studium der Kreisbewegungen lehren: Sie kommen ja bei unseren Kurzschwänzern dadurch zustande, dass die hirnlosen Beine, im Gegensatz zu den im Seitengange verharrenden normalen, Vorwärtsgang ausführen. D. h. aber, die hirnlosen Beine greifen bei jedem Schritt weit nach vorn und nicht, wie in der Norm, nach außen. Das liegt daran, dass sich alle Gelenke in der Beugerichtung übermäßig krümmen: Die Gelenke mit Vertikalachse biegen sich unmittelbar nach vorn; aber diese Bewegung wird auch von den anderen Gelenken mit Horizontalachse unterstützt. Wenigstens von denjenigen unter ihnen, die dem distalen Ende des Beines genähert liegen. Ihre Achsen erscheinen nämlich durch die normale Torsion des Beines nicht rein horizontal gestellt, sondern derart geneigt, dass die zugehörigen Beinglieder nicht mit ihrer Unterkante, sondern mit ihrer Rückseite dem Boden aufliegen. Diese Beinglieder werden also in unserem Falle nach vorn-unten gebeugt⁶⁾. Und im ganzen bedeutet also Beugung

6) Was die Unterschiede im Verhalten der vier Beine der operierten Seite untereinander betrifft, so muss auf die ausführliche Mitteilung verwiesen werden. Obiges

der Gelenke, den Ansatz zu einem Schritt im Vorwärtsgang. Dieser Ansatz aber, das Ausgreifen der Beine, das Gewinnen ihres Angriffspunktes bestimmt naturgemäß den ganzen Schritt.

Übermäßige „Beugung“ aber können wir uns als jene rein peripherische Reizwirkung (vom Bauchmarke her) erklären, der die Gegenwirkung des Hirnreizes fehlt. Offenbar arbeitet das Zentralnervensystem dieser Tiere in der Regel mit Impulsen, die quantitativ unseren starken Reizen gleichzustellen sind, so dass der Impuls vom Bauchmark vornehmlich die Beuger, vom Hirn aber die Strecker zur Verkürzung bringt.

Wenn unsere Überlegung richtig ist, wenn wirklich ein einfacher, die Bahnen gleichmäßig durchheilender Hirnimpuls genügt, normalen Gang zu erzielen, so muss auch elektrische Reizung des vom Hirn ausgehenden Schlundkonnectivs diese Hirnwirkung zu ersetzen in stande sein.

Um dies zu untersuchen, wurde bei einer Anzahl Exemplaren von *Cancer pagurus* das Hirn einseitig (rechts) entfernt, das betreffende Konnectiv mit Elektroden versehen und der Panzer hierauf hermetisch verschlossen.

Die Tiere führen (ohne Reizung) die beschriebenen Kreisbewegungen aus, in unserem Falle nach links, im entgegengesetzten Sinne des Uhrzeigers. Reizen wir nun das enthirnte Schlundkonnectiv durch mittelstarke Ströme, so sehen wir, wie unmittelbar die zugehörigen Beine — anstatt wie bisher abnormal nach vorn — nach außen greifen⁷⁾ und es kommt ein durchaus normaler Seitengang in gerader Linie zustande, wobei die Beine der operierten Seite stets voran gehen (ziehen).

Verstärken wir den Strom, so nimmt die durch ihn veranlasste Streckung überhand: Es erfolgt Kreisbewegung nach rechts, in der Richtung des Uhrzeigers, und in entgegengesetzter Richtung wie die Kreisbewegungen des unge reizten, rechtsseitig enthirnten Tieres.

Relativ schwache Ströme wirken der abnormen Beugung der Gelenke zwar entgegen, aber nicht hinreichend: Wir erhalten, wie ohne Konnectivreizung, Kreisgang nach links, doch sind die Bögen (je nach Stromstärke) wesentlich flacher als ohne Reizung.

Genug, wir können durch Abtönung der Stromstärke dem Tiere jedwede gewünschte Richtung aufzwingen, und die Annahme erscheint nicht allzukühn, dass wir mit diesem Versuche den Hirn-

bezieht sich vorab auf die beiden vorderen Beine, die beiden hinteren Beine verhalten sich aber prinzipiell gleich.

7) Dies nach außen greifen ist eben nichts anderes als die oben beschriebene Gelenkstreckung bei Gehirnreizung.

impuls ersetzt und ihn dadurch in seiner Wirkung ergründet haben ⁸⁾).

Wir müssen uns die in Frage stehende Mechanik wie folgt vorstellen: Selbstredend bedarf es an sich nicht eines Oberzentrums, um den peripherischen, vom Bauchmarke kommenden Reiz in zweckmäßiger Weise auf die einzelnen Muskelgruppen einwirken zu lassen. Der eigenartige, die Beuger bevorzugende Reizerfolg peripherischer, und seine Umkehrung bei Gehirnreizung hat vielmehr folgende Bedeutung: Das Oberzentrum vermag der einseitigen Leistung der Peripherie eine solche entgegenzustellen, die, im umgekehrten Sinne, ebenfalls einseitig ist (d. h. sie bevorzugt eine Muskelgruppe der Beine vor der anderen). Es ist dies der Gegensatz, der zwischen Steuer- und Bewegungsmechanismus stets bestehen muss. Durch ihn ist dieses Oberzentrum imstande, der Peripherie jedwede Bewegungsrichtung, sowie durch die von uns nachgewiesene Interferenz, einer besonders gearteten Hemmung, jedwede Bewegungsgröße aufzuzwingen ⁹⁾.

Zum Schluss sei auf den Unterschied hingewiesen, der zwischen der Hirnmechanik der Schnecken und derjenigen der Krebse besteht: Bei den Schnecken allgemeine quantitative Beeinflussung der Erregbarkeit aller Muskeln; bei den Crustaceen einseitige Erregung ¹⁰⁾ besonderer Muskelgruppen. Bei *Cancer pagurus* ist die bloße Gegenwart des Cerebralganglions für die Bewegung (Erregbarkeit) der Extremitäten bedeutungslos; es bedarf eines Impulses zur Regulation, den wir durch elektrische Reizung ersetzen können; bei den Schnecken macht sich der Einfluss des Cerebralganglions auf die Gesamtbeweglichkeit dauernd geltend, und wenn wir diesen Einfluss mit elektrischer Reizung nachzuahmen suchen, so erzielen wir genau den umgekehrten Effekt: Erregung anstatt Hemmung.

Eine Schnecke, die seitwärts ginge, würde nach einseitiger Ent-hirnung keine Kreisbewegungen ausführen, so wenig wie bei Brachyuren Reizbarkeitsunterschiede zur Erklärung ihres Kreisganges hinreichte. In dieser Tatsache aber dürfte der Schlüssel zum Verständnis des wesentlichen Unterschiedes zwischen den skizzierten Einrichtungen bei Schnecken und Krebsen zu finden sein: Mit der Erwerbung von Extremitäten, wie die Arthropoden sie besitzen, und die eine Bewegung in verschiedenem Sinne zulassen, wurde die rein quantitative Regulierung peripher präformierter

8) Die nämliche Erklärungsweise dürfte wohl auch für Macruren zutreffend sein.

9) Jede Erregung einer Muskelgruppe geht Hand in Hand mit der Hemmung (Erschlaffung) ihrer Antagonisten.

10) Die Spannung der Muskeln unterliegt allerdings einem dauernden Einflusse von seiten des Cerebralganglions; doch übermittelt dieses wohl nur die Einwirkung der Statocysten.

Bewegungen unzulänglich. Sie reicht eben nur bei reiner Vorwärtsbewegung hin, jede Richtungsänderung zu erzielen, ein Vermögen, das sich wohl stets bei einseitigem Ausfalle durch Kreisbewegung offenbart.

Im ganzen finden wir also bei Schnecken und Krebsen Gleiches ermöglicht, aber durch verschiedene Mittel, die sich der Verschiedenartigkeit der Organisation beider Tiergruppen angepasst haben.

Explanatory Remarks concerning the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance.

By T. Brailsford Robertson.

(From the Rudolph Spreckel's Physiological Laboratory of the University of California.)

Recent publications by the author¹⁾ on the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance have called forth certain criticisms which, although for the most part devoid of significance, are nevertheless such as might mislead those who lack technical knowledge of the questions at issue, — questions which are, for the most part, mathematical in character.

Enriques²⁾ in a recent number of this journal, has devoted some space to pointing out that other formulae besides my formula $\log \frac{x}{A-x} = K(t-t_1)$ where x is the amount of growth after time t and A , K and t_1 are constants, might be applied to the growth of organisms with equal success. Hence, he argues that there is no reason why the formula which I suggest should be regarded as representing the growth of organisms rather than one of the other formulae which he quotes or suggests. He overlooks the well-known mathematical fact that any regular (non-discontinuous) plane curve can be represented with close approximation to accuracy by a great number of very different formulae³⁾. Thus, for example, any continuous plane curve whatever can be represented to any desired order of accuracy by some formula of the type $y = a + bx + cx^2 + dx^3 + \dots$, provided, only, that we include in our equation a sufficient number of terms. Hence, were we to carry out En-

1) T. Brailsford Robertson. „On the Normal Rate of Growth of an Individual, and its Biochemical Significance.“ Arch. f. Entwicklungsmech., 25 (1908), p. 581. — „Further Remarks on the Normal Rate of Growth of an Individual and its Biochemical Significance.“ Ibid. 26 (1908). p. 108.

2) Paolo Enriques. „Wachstum und seine analytische Darstellung“. Biol. Centralbl., 29 (1909), p. 331.

3) Although this number is exceedingly small compared with the infinite number of formulae which will not represent a given curve.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [30](#)

Autor(en)/Author(s): Wasmann Erich P.S.J.

Artikel/Article: [Nils Holmgren's neue Termitenstudien und seine Exsudattheorie. 303-316](#)