wickelung 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. Nervenetzen 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 Ausdruck 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 durcheilender Hirnimpuls genügt, normalen Gang zu erzielen, so muss auch elektrische Reizung des vom Hirn ausgehenden Schlundkonnektivs 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 Konnektiv 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 Schlundkonnektiv 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 Konnektivreizung, 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): Jordan Hermann Jacques

Artikel/Article: [Die Leistungen des Gehirns bei den krebsartigen Tieren, besonders bei Cancer pagurus. 310-316](#)