

Unter den Beiträgen der Mitarbeiter im systematischen Anhang (S. 180ff.) sei besonders auf Holmgren's Synopsis der Termiten von Ceylon und des angrenzenden Festlandes aufmerksam gemacht sowie auf die vortrefflichen Photographien derselben auf Taf. II und III. Überhaupt sind die Abbildungen in diesem Buche recht gut und machen auch der Verlagshandlung Ehre.

Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie.

Von Dr. V. Franz, Frankfurt a. M.

(Aus dem Neurologischen Institut.)

Nach Abschluss von Kleinhirnstudien an Knochenfischen möchte ich im folgenden einige allgemeinere Ergebnisse und einige sich daran knüpfende Erwägungen hervorheben. In den an anderer Stelle erscheinenden ausführlicheren Arbeiten¹⁾ mussten dieselben in das umfangreiche, in erster Linie den Hirnanatomen interessierende Tatsachenmaterial eingestreut und mit Rücksicht auf den im Grunde anatomischen Charakter der Untersuchungen etwas kürzer angedeutet werden, als es wünschenswert erscheint, wenn man auch den Fernerstehenden anregen will.

Welche Rolle spielt das Kleinhirn im Leben des Tieres, welche physiologische Bedeutung kommt ihm zu? Auf diese Frage weiß die vergleichende Anatomie unter Führung von Eddinger einiges zu antworten, was sich mit den heute in der Hirnphysiologie der Menschen herrschenden Ansichten wohl vereinigen lässt.

Die Luciani'sche Lehre²⁾ von der Funktion des menschlichen Kleinhirns besagt bekanntlich, dass das Kleinhirn die Funktionen der willkürlichen Körpermuskulatur verstärkt, und zwar macht es eine sthenische (d. i. die Energie der willkürlich Kontraktionen erhöhende), statische (d. i. Stetigkeit garantierende) und tonische (die Spannung des ruhenden Muskels erhöhende) Wirkung geltend. Nach Munk³⁾ soll dagegen das Kleinhirn auf Augen- und Kopfmuskeln gar keinen Einfluss ausüben, seine spezifische Funktion soll vielmehr in der feineren Gleichgewichtserhaltung oder Gleichgewichtsregulierung beim Sitzen, Liegen, Gehen, Stehen u. s. w. beruhen. Nach Luciani ist das Kleinhirn nicht geradezu das Organ der Gleichgewichtserhaltung, wohl aber ist es an der Erhaltung des Gleichgewichts beteiligt durch die oben besagten Wirkungen⁴⁾. --

1) Franz, V., Das Kleinhirn der Knochenfische. Zool. Jahrbücher, Abt. f. Anatomie, zurzeit im Druck. — Derselbe: Das Mormyridenhirn. Ebenda.

2) Luciani, L., Das Kleinhirn. Leipzig 1893.

3) Munk, H., Über die Funktionen des Kleinhirns. I und II. Sitzungsber. d. kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Math.-physik. Klasse 1906 u. 1907.

4) Ich nenne nur die wichtigsten heutigen Theorien. Weiteres siehe bei G. van Rynerk: Die neueren Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Kleinhirns der Säuger. Sammelreferat. Folia neurobiologica Bd. I, 1908.

Welche Ansicht auch die richtige sein mag, in jedem Falle ist dann das Kleinhirn von hoher Bedeutung bei der Lokomotion.

Und so viel hat sich auch bereits aus der vergleichenden Anatomie ergeben. „Die minimale Ausbildung des ganzen Organes bei den kriechenden Tieren und seine Zunahme bei den großen Schwimmern weist darauf hin, dass es im wesentlichen nur Funktionen hat, die irgendwie mit der Lokomotion zusammenhängen . . .

„Auch die mächtigen Verbindungen mit dem Tonusnerven des Labyrinthes und mit dem Trigemini lassen schon als sehr wahrscheinlich erscheinen, dass das Cerebellum irgendwie zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichts und des Muskeltonus in einer Beziehung stehen muss“ (Edinger, Vorlesungen, Bd. II, 7. Aufl., 1908).

Was den Parallelismus zwischen der Ausbildung des Kleinhirns und der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit betrifft, so sei mit Edinger daran erinnert, dass nicht nur von Klasse zu Klasse, von Familie zu Familie, sondern selbst von Art zu Art (sicher wenigstens von Gattung zu Gattung) die Kleinhirngröße variiert je nach der Stärke der Lokomotion. So findet sich ein besonders einfaches und kleines Cerebellum bei den Cyclostomen, Amphibien und vielen Reptilien. Aber bei den Schwimmern unter den Reptilien, wie Alligator, Krokodil, *Chelone midas*, ist das Kleinhirn schon bedeutend vergrößert. Groß und stark gefaltet ist die Kleinhirnplatte bei den Haien. Unter den Teleostiern finden sich enorme Unterschiede, z. B. ist es bei den Schollen (*Pleuronectes*), ausgesprochenen Wenigschwimmern, sehr klein, beim Thunfisch (*Thynnus*) dagegen, vielleicht dem schnellsten Schwimmer, sehr groß und massiv. Sehr trägen Tieren, wie *Myxine* und *Proteus*, fehlt das Cerebellum ganz (Holm⁵), Edinger⁶), Hirsch-Tabor⁷)).

Edinger führt auch an, dass der Flusssaal *Anguilla*, ein Schlammleber, ein kleineres Cerebellum besitzt als der Meeraal *Conger*. Diese Angabe schien unwahrscheinlich, nachdem bekannt geworden war, dass auch der Flusssaal zum Laichen eine große Wanderung weit ins Meer hinaus ausführt (Joh. Schmidt⁸)). Wir haben sie daher nachgeprüft und gefunden, dass sie tatsächlich auf Irrtum beruhte.

Für möglich konnte man halten, dass der junge, noch in den Flüssen lebende Aal ein kleineres Cerebellum besitzt als der zur Laichwanderung sich anschickende, wie ja der Aal bei seinem Tiefseeleben auch bedeutend vergrößerte Augen bekommt. Ich habe aber wenigstens an abwandernden Aalen aus der Unterelbe, die ich Herrn Lübbert-Hamburg verdanke, eine Kleinhirnzunahme noch nicht konstatieren können.

5) Holm, The finer Anatomy of the nervous system of *Myxine glutinosa*. Morpholog. Jahrb. Bd. XXIV, 1901.

6) Edinger, L., Über das Gehirn von *Myxine glutinosa*. Abh. Kgl. preuß. Akad. d. Wissensch., Berlin 1906, Anhang.

7) O. Hirsch-Tabor, Über das Gehirn von *Proteus anguineus*. Archiv. f. mikrosk. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 72, 1908.

8) Schmidt, Joh., Contribution to the Life-history of the Eel *Anguilla vulgaris* Flem.). Conseil permanent pour l'exploration de la mer. Rapports et procès-verbaux vol. V, Kopenhagen 1906.

Die Sichtung eines großen, mir vorliegenden Teleostiergehirn-Materials ergab zunächst viele neue Beispiele für den Parallelismus zwischen Kleinhirngröße und Bewegungsfunktion. Ebenso groß wie bei *Thynnus* ist das Cerebellum bei dessen nahen Verwandten *Pelamys* und *Scomber*, nicht viel kleiner beim fliegenden Fisch (*Exocoetus*), demnächst beim Hering (*Clupea harengus*). Auch *Gadus morrhua*, der Dorsch, hat noch ein recht ansehnliches Kleinhirn. Sehr klein ist es jedoch außer bei den Schollen bei dem sehr trägen *Lophius*, der wohl meist am Meeresgrunde liegt und wartet, bis ihm die Nahrung vor sein riesiges Maul kommt, ferner bei *Scorpaena*, *Agonus*, Seepferdchen und Seenadel u. s. w. Auch fanden sich neue Beispiele für Unterschiede in der Kleinhirngröße bei nahe verwandten Arten. So unterscheidet sich der überaus schwerfällig gebaute *Cyclopterus lumpus* von seiner nächsten Verwandten, der nur viel beweglicheren *Liparis*, oder der glasdurchsichtige, wahrscheinlich mehr oder weniger planktonisch lebende Salmonide *Salanx* aus Japan⁹⁾ von der Forelle, oder der rein planktonische, glasdurchsichtige *Crystallogobius* der Nordsee von *Gobius* durch ein jeweils viel geringeres Cerebellum.

Dass die planktonische Lebensweise, das Schweben, als Ausführung geringer Lokomotionen zu bewerten ist und demgemäß nur ein kleines Cerebellum benötigt, dafür fand sich noch eine ganz besonders interessante Bestätigung in den Fischlarven. Alle diese planktonischen, glasdurchsichtigen, rund 1 cm langen Jugendstadien, die kleinsten aller Wirbeltiere, haben, wie ich an *Trutta*, an einem japanischen *Leptocephalus* und an vielen Typen aus der Nordsee¹⁰⁾ feststellen konnte, ein verhältnismäßig viel kleineres Cerebellum als die voll entwickelten Stadien. Bei der Larve des wohlbekannten Sandpiers *Ammodytes* wurde sogar, zum bedeutenden Unterschiede vom Vollfisch, statt des Kleinhirns nur ein ganz dünnes, epitheliales und wahrscheinlich noch ganz funktionsloses Blättchen gefunden.

Natürlich führt auch die planktonisch lebende Fischlarve gewisse Lokomotionen aus, aber sicher in geringerem Grade als andere Fische, schon deshalb, weil sie auf den frühesten Stadien noch nicht Nahrung zu erhaschen braucht, sondern sich vom Dottersack aus ernährt; vor allem aber dürfte wichtig sein, dass sie der Statik¹¹⁾ nicht in hohem Grade bedarf; es wäre wohl zwecklos, wenn sie im Hin und Her der Wellenbewegungen jeden Stoß, der sie aus der Gleichgewichtslage zu bringen droht, sofort kompen-

9) Aus Doflein's Sammlung.

10) Ich verdanke dieselben der Kgl. Biolog. Anstalt auf Helgoland, der geeignetsten Stätte zum Sammeln von Fischlarven.

11) „Statik“ = Fähigkeit zur Erhaltung der Gleichgewichtslage; also hier und im folgenden nicht in dem speziellen Sinne wie bei Luciani gebraucht.

sierte, eben weil sie glasdurchsichtig ist und sich dadurch den Blicken von Verfolgern entzieht, während der Vollfisch, am Rücken dunkel pigmentiert und an den Seiten wie am Bauche spiegelglänzend, nur in der Gleichgewichtslage seinen Verfolgern optisch entschwindet¹²⁾. Diejenigen Fischlarven, die beim Übergang vom 2 cm langen Stadium zum 3 cm langen vorübergehend das stark silberglänzende Kleid der nektonischen Fische bekommt, die Larve von *Pholis* (*Centronotus*), erhält auch auf diesem Stadium ein bedeutend größeres Cerebellum. Der Dottersack der Fischlarven hat schließlich, wie Bethe¹³⁾ hervorhebt, noch die Wirkung, dass er durch seine Schwere auch das gänzlich ruhende, selbst das tote Lärvlein noch in der Gleichgewichtslage erhält, so dass schon aus diesem Grunde die Larve, solange der Dottersack noch nicht resorbiert ist, gar nicht aktiv zu balancieren braucht.

Auch histologisch ist ein Parallelismus zwischen Lokomotion und Kleinhirngröße erkennbar, indem nämlich bei Fischen wie *Scomber*, *Exocoetus* und *Clupea* die Molekularschicht im Verhältnis zur Körnerschicht viel massiver wird, was auf Zunahme der Zeldendriten hindeuten dürfte (zumal wenn man annimmt, dass die Dendriten der „kleinen Körnerzellen“ nicht in den kurzen, klauenförmigen Fortsätzen zu erblicken sind, sondern dass diese nur zur Verankerung dienen und erst an der in der Molekularschicht gelegenen T-Verzweigung des langen Fortsatzes der Körnerzelle sich Dendrit und Neurit trennen, so dass dann, da mir die ins Kleinhirn eindringenden Bahnen alle in der Molekularschicht zu endigen scheinen, die weitaus meisten Zellkontakte im Kleinhirn auf die Molekularschicht beschränkt sind. Die Gründe für diese hier nur schnell angedeuteten Ansichten kann ich an dieser Stelle nicht ausführlich anführen).

Wollen wir nun die Funktion des Kleinhirns so scharf angeben, wie es die vergleichende Anatomie gestattet, so wären nach dem Vorstehenden noch zwei Annahmen möglich:

a) Entweder das Kleinhirn dient der Statik, der Erhaltung des Gleichgewichts, einer Funktion, die ja offenbar für die schnelleren Tiere von größerer Bedeutung ist und für sie eine schwierigere Aufgabe darstellt als für die langsameren,

b) oder aber: das Kleinhirn dient der präziseren Regulierung aller — auch der nicht-statischen — Innervationen der willkürlichen Muskulatur, sei es beim Schwimmen überhaupt, sei es beim Ergreifen der Nahrung oder bei sonstigen Bewegungsfunktionen. Das Kleinhirn könnte dann vielleicht als ein Präzisionsorgan des Organismus bezeichnet werden.

Es ist wohl einwandfrei zu sagen, dass letztere Funktion erstere umfasst, dass also die Statik, die genaue Innehaltung der Gleichgewichtslage, ein Teil — wahrscheinlich ein besonders wichtiger — der präzisen Dosierung der motorischen Innervationen überhaupt

12) Franz, V., Die biologische Bedeutung des Silberglanzes in der Fischhaut. Biolog. Centralbl., Bd. XXVII, 1907.

13) Bethe, Albr., Notizen über die Erhaltung des Körpergleichgewichts schwimmender Tiere. Festschr. f. R. Hertwig, Bd. III, 1910, Jena, G. Fischer.

ist. Denn sie beruht auf der präzisen Innervierung bestimmter Muskelgruppen. Die Statik kommt also dem Kleinhirn in jedem Falle zu, wofür namentlich die Verhältnisse bei den Fischlarven wohl unumstößliche Beweise liefern. Fraglich bleibt höchstens, ob das Kleinhirn noch mehr leistet als die Erhaltung des Gleichgewichts.

Dies dürfte nun in der Tat der Fall sein. Es gibt nämlich auch Kleinhirne, die bei ihrer Größe in keinem rechten Verhältnis zu den geringen Lokomotionen der Tiere stehen: bei den trägen Rochen, von denen dies schon Fritsch¹⁴⁾ hervorhob; wahrscheinlich bei manchen Cypriniden, sicher aber bei den Mormyriden, gewissen afrikanischen Süßwasserfischen.

Das von Erdl¹⁵⁾, Ecker¹⁶⁾, Marcusen¹⁷⁾ und Oeffinger¹⁸⁾ beschriebene und von mir aufs neue untersuchte Mormyridenhirn kann ohne Übertreibung als das merkwürdigste aller Tiergehirne bezeichnet werden, und zwar infolge einer enormen Kleinhirnhypertrophie. In gleichem Maße etwa, wie das Großhirn des Menschen sich gegenüber dem Großhirn der übrigen Säuger als „hypertrophiert“ erweist und hierdurch eine im ganzen Bereiche der Wirbeltiere einzig dastehende Ausbildung gewinnt, ist auch das Kleinhirn bei den Mormyriden durch seine exzessive Größenentwicklung und durch strukturelle Neubildungen (eigenartige Furchen auf seiner Oberfläche) zu ganz einzig dastehender Ausbildung gelangt. Die Mormyridenhirne übertreffen infolge dieser Kleinhirnhypertrophie an relativer Größe nicht nur alle Knochenfischgehirne, sondern überhaupt alle Wirbeltiergehirne, nur beim Menschen mit seinem gewaltigen Großhirn und bei einigen Tieren von außerordentlich leichtem Körperbau, wie Vögeln und kleinen Affen, kehren etwa dieselben Proportionen zwischen Gehirn- und Körpergröße wieder. Meine Untersuchung hat gezeigt, dass zwar das ganze Kleinhirn der Mormyriden hypertrophiert ist, aber nicht alle seine Teile in gleichem Maße, sondern hauptsächlich ein Teil, der Lobus lateralis valvulae cerebelli. In diesen Teil aber strahlt bei den Mormyriden wie bei anderen Knochenfischen eine Bahn ein, welche wahrscheinlich (wie auch Herrick¹⁹⁾ annimmt) Eindrücke eines sensiblen Kopf-

14) Fritsch, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns. Berlin 1878.

15) Erdl, Mormyridenhirn. Münchener gelehrte Anzeigen, Bd. XXIII, 1846, S. 403.

16) Ecker, A., Anatomische Beschreibung des Gehirns vom karpfenartigen Nilhecht, *Mormyrus cyprinoides*. Leipzig 1854.

17) Die Familie der Mormyriden. Mém. Acad. St. Petersbourg 1864.

18) Oeffinger, H., Neue Untersuchungen über den Bau des Gehirns vom Nilhecht. Arch. f. Anat. (u. Physiol.), 1867.

19) Herrick, C. J., The central gustatory paths in the brains of bony fishes. The Journal of Comp. Neurology and Psychology vol. XV, 1905.

hautnerven, des Nervus facialis, ins Cerebellum führt. Das Cerebellum der Mormyriden dürfte also u. a. die Aufgabe haben, die Eindrücke des Nervus facialis — wahrscheinlich Chemorezeptionen — unermesslich fein miteinander, demnächst auch mit Eindrücken anderer Sinnesnerven zu assoziieren. Diese Funktion aber hat wohl weder mit der Erhaltung des Gleichgewichts, noch mit der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit etwas Wesentliches zu tun, und wir haben demnach oben die Funktion des Kleinhirns noch nicht umfassend genug angegeben.

Um die Funktion des Cerebellums bei den Knochenfischen so vollständig wie möglich zu erschließen, wird es gut sein, Schritt für Schritt die Bedeutung der einzelnen Kleinhirnbahnen, die wir bei den Knochenfischen fanden, möglichst zu ergründen.

Ins Kleinhirn führen „afferente“ Bahnen aus verschiedenen Sinnesgebieten, und aus dem Kleinhirn führen „efferente“ Bahnen zu motorischen Kernen des Tegmentum (Edinger).

An afferenten Bahnen fanden sich

1. zunächst eine direkte: es dringen nämlich Fasern aus dem Nervus lateralis, dem Nerv der Sinnesorgane der Seitenlinie, geradeswegs ins Kleinhirn ein, so dass dieses Organ zum Teil Endkern des genannten Nerven ist (Wallenberg²⁰) und ich). („Tractus laterali-cerebellaris“.)

Sodann eine Anzahl indirekter Bahnen, Bahnen, die nicht direkt von den peripheren Sinnesorganen, wohl aber indirekt, von den zentralen Endigungen der Sinnesnerven aus, ins Cerebellum ziehen. Solche sind

2. der Tractus tecto-cerebellaris, wie ich ihn nennen muss (früher wurde er für efferent gehalten und unter Namen wie Tractus cerebello-mesencephalicus, cerebello-tectalis u. s. w. beschrieben). Er kommt aus dem Mittelhirn, steht in seiner Stärke in Proportion zur Entwicklung der Augen und signalisiert dem Kleinhirn optische Eindrücke.

3. Eine indirekte, vielleicht zum Teil auch direkte Acusticus- oder Vestibularisbahn, Tractus vestibulo-cerebellaris, meldet dem Kleinhirn zweifellos Eindrücke des statischen Sinnesapparates und ist daher besonders wichtig für die statische Funktion des Kleinhirns, wie er denn auch in seiner Stärke der Stärke der lokomotorischen Tätigkeit parallel geht.

4. Sodann hätten wir einen „Tractus tegmento-cerebellaris“ zu nennen; dies ist die schon erwähnte indirekte Facialisbahn, die dem Kleinhirn wahrscheinlich Chemorezeptionen meldet.

20) Wallenberg, A., Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. Anat. Anzeiger Bd. XXXI, 1907.

5. Schon durch Wallenberg steht fest, dass der früher so genannte Tractus cerebello-diencephalicus zu einem Tractus diencephalo-cerebellaris werden muss. Welche Sinneseindrücke er dem Cerebellum zuführen mag, steht nicht fest. Doch kommen die Eindrücke vom Riechorgan vielleicht am ehesten in Frage.

6. Recht unsicher ist, ob wir einen weiteren Faserzug als Tractus trigemino-cerebellaris deuten dürfen. Bis jetzt spricht nur die Lebensweise der Arten, bei denen er deutlich ist, für seine Beziehung zu dem sensiblen Kopfhautnerven Nervus trigeminus, keine sicheren anatomischen Tatsachen.

7. Ein bei nur wenigen Arten gefundener Faserzug scheint den Namen Tractus vago-cerebellaris zu verdienen, weil er aus dem Vagus kern zum Cerebellum zieht, also wohl Empfindungen der Eingeweidenerven dem Kleinhirn meldet.

8. Endlich haben wir wohl einen Tractus spino-cerebellaris zu vermelden, welcher Eindrücke aus der sensiblen Rückenmarkskernsäule, also wohl im wesentlichen Rezeptionen der Körperhaut, ins Cerebellum führen dürfte.

Über die Bedeutung manches afferenten Faserzuges sind wir ja noch im Ungewissen, aber wenn wir nur damit rechnen, dass alle diese Faserzüge dem Kleinhirn sensible Eindrücke melden müssen und dass eine Anzahl Sinnesqualitäten darunter mit Sicherheit vertreten sind, so ergibt sich, dass das Kleinhirn ein Zentrum für viele Sinnesgebiete ist. Ja es scheint ein Universalzentrum der verschiedensten Gebiete zu sein.

Seine Tätigkeit muss also wohl darin bestehen, Eindrücke aus den verschiedensten Sinnesgebieten vielfältig miteinander zu assoziieren und einzelne oder assoziierte Impulse auf die efferenten Bahnen zu übertragen. Hierbei ist wahrscheinlich jedes efferente Fäserchen einem bestimmten Teil der Peripherie zugeordnet, denn wir finden den vorderen Teil der efferenten Bahnen besonders kräftig bei den Fischen, bei denen auch die vordere Extremität besonders entwickelt ist u. s. w.

Diese Impulse der efferenten Bahnen wirken aber — bekanntlich — nicht direkt auf irgendwelche Effektoren (Muskeln u. s. w.)²¹⁾, sondern nur auf motorische Kerne, die auch anderweitige Impulse erhalten und ihrerseits Impulse an die Peripherie abgeben.

Das Kleinhirn der Fische stellt also einen dem übrigen Gehirn aufsitzenden Apparat dar, seine Impulse addieren sich zu den direkteren und modifizieren (dosieren) daher in wahrscheinlich sehr feiner Weise alle die Effekte, die auch ohnedies, dann freilich

21) Wir haben sicher in erster Linie durchaus an die willkürliche Körpermuskulatur zu denken.

in größerer, plumperer Weise stattfinden könnten. Es beherrscht, beaufsichtigt oder reguliert sie gewissermaßen. Es spricht mit.

Experimentelle Beobachtungen stehen mit dieser Auffassung wohl in Einklange. Steiner²²⁾ fand, dass Kleinhirnexstirpationen bei Fischen ziemlich symptomlos verlaufen, höchstens schwanken die Tiere bei der Bewegung ganz leicht nach der Seite. Es ergibt sich also tatsächlich wenigstens so viel, dass der Organismus auch ohne das Kleinhirn funktionieren kann; und wenn wir eine verminderte Präzision der effektorischen Impulse nach Kleinhirnabtragung bei Fischen nicht wahrnehmen, so darf uns dies nicht verwundern. Selbst beim Menschen, wo unser Blick für normalen Gang u. dergl. doch viel geübter ist, ist es sehr schwer, die Symptome von Kleinhirnerkrankungen zu erkennen, und dass unsere Beobachtungen an den uns ferner stehenden Tieren, wie z. B. den Fischen, verhältnismäßig noch viel gröber sind, ist fast selbstverständlich und ergibt sich auch aufs neue aus den Mormyriden. Kein Mensch, der diese Tiere lebend gesehen hat, konnte bisher irgend etwas feststellen, was auf ein besonderes Maß von Leistungen des Zentralnervensystems, das doch tatsächlich vorliegen muss, hätte schließen lassen.

Ich glaube daher die Funktion des Kleinhirns bei Fischen in folgende Sätze zusammenfassen zu dürfen:

Das Kleinhirn reguliert effektorische Innervationen nach Maßgabe der verschiedensten Sinnesreize. Diese Tätigkeit tritt in den Vordergrund bei der Erhaltung des Gleichgewichts.

Der erste dieser beiden Sätze drückt das aus, was mit dem Worte „Universalzentrum“ gemeint ist. Das Wort „reguliert“ will hierbei besagen, dass die vom Kleinhirn ausgehenden Impulse — akkumulierende oder auch hemmende — sich zu den unmittelbareren addieren, weil ja das Cerebellum dem übrigen Gehirn „aufsitzt“ oder übergeordnet ist.

Dass das Kleinhirn der Fische in diesem Sinne ein Universalzentrum des Organismus sei, ist, die Tatsächlichkeit der noch nicht voll beweisbaren Afferenz aus allen wesentlichen Sinnesgebieten vorausgesetzt, bis zu gewissem Grade Sache der Auffassung. Denn zweifellos dient jeder Hirnteil, der einem anderen übergeordnet ist, dazu, die von ihm ausgehenden Impulse zu denen der untergeordneten zu addieren. Es besteht dann also zwischen Kleinhirnen und anderen Hirnteilen kein prinzipieller, sondern nur ein gradueller Unterschied.

Bisher gilt zwar meist das Mittelhirn der Fische als derjenige Apparat, der die mannigfachsten Beziehungen zu anderen

22) Steiner, J., Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogene. II. Abteilung: Die Fische. Braunschweig 1888.

Hirnteilen hat. Gewiss ist auch das Mittelhirn der Fische ein bedeutender Assoziationsapparat, und bei Fischen mit kleinem Cerebellum ist es mächtiger als dieses. Aber nach den oben erwähnten Tatsachen ist es ja dem Cerebellum untergeordnet, da wir afferente Kleinhirnbahnen aus dem Mittelhirn haben (Tractus tectocerebellaris, Tractus tegmento-cerebellaris). Vielleicht könnte nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnisse der Thalamus als ein dem Cerebellum an Universalität gleichartig dastehender Hirnteil bei den Fischen in Betracht kommen²³⁾. Aber vielleicht sind wir doch berechtigt, diese Auffassung für das Cerebellum ganz besonders zu betonen, und zwar aus folgenden Erwägungen heraus.

Bei den Säugern gibt es einen Hirnteil, der sicher die Bezeichnung eines Universalzentrums verdient und in ganz ähnlicher Weise funktioniert, wie es hier für das Kleinhirn der Fische abgeleitet wurde: das Pallium, die Großhirnrinde, wofern man von der Lokalisation des Bewusstseins in ihr absieht und sich frei macht von der nur für den Menschen gültigen Auffassung, dass das Großhirn als „Intelligenzorgan“ aufgefasst werden und damit vom übrigen Nervensystem seiner Funktion nach abgesondert werden müsse.

Jedenfalls kann man eine andere Funktion als die besagte auch beim Großhirn aus den anatomischen Tatsachen nicht ablesen. Es ist ihm natürlich außer dem Assoziieren der zugeleiteten Eindrücke und dem Übertragen derselben auf motorische Zentren auch das Gedächtnis, die Fähigkeit, Eindrücke zurück zu behalten, eigen; anatomisch gibt es aber hierfür keine Anhaltspunkte, und dieselbe Fähigkeit ist sicherlich auch den Fischen eigen²⁴⁾ und wir sind nicht berechtigt, irgend einen Hirnteil der Fische mit Bestimmtheit als einen lediglich reflektorisch (gedächtnislos) arbeitenden Apparat zu betrachten.

Es scheint mir nun kaum zu leugnen, dass zwischen dem Cerebellum der Wasserwirbeltiere und dem Pallium der Landwirbeltiere teilweise eine funktionelle Analogie besteht. Außer den angeführten Gründen und der Größe und dem Reichtum an assoziierenden Zellelementen, der vom Cerebellum bei vielen Wassertieren, vom Pallium bei vielen, aber auch längst nicht allen Landtieren, alle übrigen Ganglien des Zentralnervensystems übertrifft, scheint mir auch folgendes für diese Anschauung zu sprechen. Kappers²⁵⁾ hat dargelegt, dass das Pallium sich im Anschluss an

23) Andererseits ist übrigens auch damit zu rechnen, dass vielleicht weder das Mittelhirn noch der Thalamus einen einheitlichen Apparat darstellt, sondern jedes ein Konglomerat von vielen Einzelapparaten, die alle nur partiellere Beziehungen haben.

24) Efinger, L., Haben die Fische ein Gedächtnis? Münch. Allgem. Zeitung vom 21. u. 23. Oktober 1899.

Franz, V., Über Ortsgedächtnis bei Fischen und seine Bedeutung für die Fischwanderungen. Arch. f. Hydrobiol. u. Planktonk., zurzeit im Druck.

25) Kappers, C. U. A., Die Phylogenese des Rhinencephalons, des Corpus striatum und der Vorderhirnkommisuren. Folia neurobiologica, Bd. I, 1908.

die Riechrinde, also einem besonders wichtigen Sinnesapparat für das Landleben, entwickelt. In ganz entsprechender Weise entwickelt sich das Cerebellum im Anschluss an den Nucleus acustico-lateralis, also einen für das Wasserleben besonders wichtigen Sinnesapparat, eine Ansicht, die schon oft betont wurde und der ich mich aus hier nicht darzulegenden embryologischen und histologischen Gründen anschließen muss.

Ich meine also, das Kleinhirn hat sich bei den Fischen über dem Acusticuskern, einem besonders wichtigen Sinnesapparat für das Wasserleben, zu einem hochgradig universellen, herrschenden Zentralorgan entwickelt, in ähnlicher Weise, wie später, beim Übergange zum Landleben, die Entwicklung eines neuen derartigen Zentralorgans, des Palliums (der Großhirnrinde) über dem Riechzentrum notwendig wurde.

Hieraus würden sich folgende phylogenetische Erwägungen ergeben:

Das Kleinhirn ging nach dem Übergang zum Landleben, den zwar wohl kein echter „Fisch“ mehr vollzog, wohl aber die gemeinsamen wasserlebigen Vorfahren aller Wirbeltiere, nicht verloren, sondern wurde beibehalten; bei den Amphibien und Reptilien in stark reduzierter Form, bei den Vögeln aber gewann es an Zellen- und Faserzahl, und bei den Säugern dazu noch an morphologischer Differenzierung. Ihnen blieb vor allem die Bedeutung, die es für die statische Funktion hat. Aber es verlor bei der stärkeren Ausbildung des Großhirns (bei den Landtieren) wahrscheinlich an der Universalität seiner Leistungen, sicher jedoch an seiner herrschenden Stellung im Nervensystem, indem es seinerseits bei den Säugern in Abhängigkeit vom Großhirn, vom „Neuhirn“ geriet. Denn bei den Säugern treten Bahnen aus dem Großhirn ins Kleinhirn, speziell in die Alae cerebelli, die jetzt erst entstehen, auf²⁶⁾. —

Nach dieser Auffassung käme dem Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie, eventuell auch in der vergleichenden Psychologie, eine viel höhere Bedeutung zu, als ihm bisher zuerkannt wird. So erklärt sich jetzt die bisher recht merkwürdige Tatsache, dass die Teleostier und Ganoiden einen so wichtigen Hirnteil, wie ihn die Großhirnrinde darstellt, bis auf verschwindende Spuren²⁷⁾ gänzlich entbehren können. —

26) Edinger, Über die Einteilung des Cerebellums. Anat. Anz., Bd. 35, 1910.

Comolli, A., Per una nuova divisione del cervelletto dei mammiferi. Archivio di Anat. di Embriol., Vol. IX, Firenze 1910.

27) Unter diesen Spuren ist nicht das rein epitheliale Vorderhirndach der Teleostier zu verstehen, sondern die Riechrinde der Teleostier, denn diese, nicht das Epithel, ist dem Pallium anderer Tiere homolog. Studnicka, Kappers.

Beim Durchdenken der hier dargelegten Anschauungen über die Rolle des Kleinhirns in der vergleichenden Anatomie wird es sich empfehlen, weniger an das Großhirn der Säuger zu denken, sondern an das viel kleinere und einfacher gebaute, wie wir es etwa bei den Vögeln und Reptilien finden. An dem Prinzip der Sache ändert dies nichts.

Auch dann ist zurzeit noch mancher Einwand möglich, denn die dargelegten Anschauungen enthalten noch manches hypothetische Moment. Mindestens aber dürften sie sich als „Rastvorstellungen“, um ein von Ratzel geprägtes Wort zu gebrauchen, empfehlen.

Einem prinzipiellen Bedenken sei jedoch noch begegnet, nämlich dem, welches in der Bewusstseinsfrage gefunden werden könnte.

Es könnte ja der Einwand erhoben werden, dass das Bewusstsein im Großhirn des Menschen lokalisiert sei, dass dieser Hirnteil also eine besondere Stellung im Nervensystem einnehme; und wenn man nun weiter folgerte, dass auch bei Tieren das Bewusstsein nur an das morphologische Korrelat des Großhirns gebunden sein könne (so dass auf die Fische nur verschwindend wenig davon entfele), dann dürfte man nun- und nimmermehr bei irgendeinem Tiere dem Kleinhirn eine ähnliche Wirkungsweise zuschreiben wie dem Großhirn bei Säugern, Vögeln u. s. w.

Nun steht zunächst nicht einmal für den Menschen ganz fest, dass alle bewussten Vorgänge im Großhirn lokalisiert wären. Es wäre möglich, dass z. B. das Übelkeitsgefühl im Vagus Kern, das Schwindelgefühl im Kleinhirn seinen „Sitz“ hätte. Sodann scheint die häufig gemachte Annahme, dass die bewussten Vorgänge im Tierreiche nach und nach aus unbewussten entstanden und im Großhirn des Menschen zur höchsten Entwicklung gelangt wären, schon mindestens deshalb bedenklich (ganz abgesehen von dem unwahrscheinlichen Anthropozentrischen dieser Vorstellung), weil die alltägliche Erfahrung nur das Gegenteil lehrt: bewusste Vorgänge werden durch häufige Wiederholung zu unbewussten. Mithin scheint mir annehmbarer, das Bewusstsein bleibt denjenigen Hirnteilen, welche am häufigsten Neuleistungen vollbringen — und das sind natürlich die am kompliziertesten gebauten und am stärksten assoziierenden Hirnteile —, während es den übrigen, mehr stereotyp arbeitenden Hirnteilen nach und nach verloren ging.

Von diesem Standpunkte aus erscheint es nicht mehr erstaunlich, dass das Bewusstsein beim Menschen an das Großhirn gebunden auftritt, und gleichzeitig entfällt jede Berechtigung, irgendeinen Hirnteil bei erheblich anders organisierten Tieren das Bewusstsein abzusprechen. Und das ist das Wesentliche, was ich hierüber zu sagen hätte.

Ja nach den obigen Darlegungen über das Kleinhirn würde dieses sogar in erster Linie als Träger bewusster Vorgänge bei den Fischen in Frage kommen — was jedoch für heute durchaus nebensächlich ist.

Bewusstsein und „Intelligenz“ sind weder identisch noch aneinander gebunden. Rein physiologisch betrachtet ist Intelligenz nichts anderes als ein besonders hoher Grad von mnemischen und Assoziationsfähigkeiten. Diese könnten bei irgendwelchen Organismen vorhanden sein auch ohne Bewusstsein, und umgekehrt wäre ein sehr hoher Grad von Bewusstsein denkbar auch ohne mnemische und Assoziationsfähigkeiten.

Ich denke nicht daran, die Bewusstseinsfrage hiermit ihrer Lösung wesentlich näher zu führen, denn die Grenze zwischen Bewusstem und Unbewusstem an der Schwelle des Lebens bleibt so nebelhaft wie zuvor; noch will ich auch nur die Bewusstseinsfrage bei Fischen erörtern. Nur streifen mussten wir dieses Problem, einige Möglichkeiten erwähnen, um das Bild, das die Tatsachen geben, abzurunden.

Die Stützen der Bütschli'schen Gel-Theorie.

Von Raphael Ed. Liesegang.

(Neurologisches Institut, Frankfurt a. M. Dir. L. Edinger.)

In seinen Untersuchungen „über den Bau quellbarer Körper“ (Göttingen 1896) bezeichnete Bütschli „einen äußerst feinen schaumartigen Bau für eine der wesentlichen Eigentümlichkeiten der quellbaren Körper“ (p. 1). „D. h. die Substanz der quellbaren Körper ist direkt durchsetzt von äußerst kleinen, in der Regel einen Durchmesser von ca. 1μ nicht überschreitenden Hohlräumen, die nach den Gesetzen der Schaumbildung zusammengefügt sind, dementsprechend also durch sehr zarte (ca. $\frac{1}{10} \mu$ dicke) Lamellen der Substanz des quellbaren Körpers voneinander geschieden werden“ (p. 36).

Dieser Satz hat sich zum Schlagwort „Bütschli'sche Schaumtheorie“ verdichtet. Bütschli selbst ist nicht so weit gegangen wie die meisten Benutzer dieses Wortes. Er hat zwar mit bewusster Einseitigkeit die Bedenken gegen die anderen Theorien betont, so gegen Nägeli's Idee von der festen Lösung, gegen Lehmann's Vergleich mit einem Schwamm u. s. w. Aber Bütschli hat doch auch Brücken zu jenen, auch zu Quincke, zu bauen versucht. Er hält es z. B. von einzelnen quellbaren Körpern für „sehr wahrscheinlich, dass die feinsten Hohlräumen, welche sie durchsetzen, untereinander größtenteils kommunizieren, so dass der Bau dieser Körper ein mehr schwammartiger ist“ (p. 38).

Wenn also im folgenden gezeigt wird, dass die alten Beweise aus der Perspektive der heutigen Gel-Physik sich etwas anders ansehen müssen als damals, so richten sich die Worte eigentlich an jene, welche mit dem Schlagwort Bütschli kleiner machen als er ist.

Bütschli geht z. B. aus von einer Gallerte, welche durch Abkühlung einer 10⁰/₀igen Gelatinelösung entstand. Irgendwelche Struktur ist darin nicht zu erkennen. Wird sie in einen schwachen Alkohol gebracht, so tritt eine weißliche Färbung der Gelatine ein (p. 5). Bütschli nimmt mit Recht an, dass dies optische Verhalten auf eine Inhomogenität hinweise. Von dieser glaubt er nun nicht, dass sie erst durch den Alkohol entstanden, sondern dass sie in der ursprünglichen Gallerte präformiert sei (p. 33).

Dass in der mit Alkohol behandelten Masse Hohlräume seien, d. h. Stellen, die nicht mit Gelatine ausgefüllt sind, wird kaum bestritten werden können. Bezweifelt kann nur werden, ob sie vor der Alkoholbehandlung schon da waren; dass der Alkohol die Struktur also nur deutlich gemacht habe. —

Bütschli ließ Gallertkugeln, die durch Erstarrung von 12- bis 20⁰/₀iger Gelatinelösung entstanden waren, an der Luft trocknen. Zuerst verkleinern sie ohne Deformation ihr Volum. Der weitere Verlauf ist so, dass „von einem gewissen Zeitpunkt an, d. h. wenn eine oberflächliche Schicht so stark eingetrocknet ist, dass sie der weiteren Zusammenziehung genügenden Widerstand leistet, luft-erfüllte Hohlräume im Innern der Kugeln auftreten. Entweder bildet sich auf diese Weise eine ansehnliche große Höhle aus oder gleichzeitig mehrere kleinere und schließlich sinkt die äußere Wand der Kugel über diesen Hohlräumen unregelmäßig dellenartig ein“ (p. 4). — Von einer Möglichkeit der Präexistenz dieser großen Hohlräume spricht Bütschli natürlich nicht. Nur dann, wenn die nach anderem Verfahren erzeugten Lufträume außerordentlich klein sind, sollen sie ebenso wie die mit Alkohol gefüllten Hohlräume Präformiertes verdeutlichen.

Man weiß jetzt, dass durch ein sehr rasches Gefrieren eines Gelatinegallertstückes eine emulsionsförmige Verteilung von kleinsten Eisteilchen in der (fast) entwässerten Gelatine entstehen kann. Lässt man dagegen schwachen Frost lange wirken, so bilden sich nicht so viele Kristallisationskeime, sondern wenige, und diese wachsen zu größeren Kristallen an, welche die Gelatine zur Seite drängen (Molisch). Nur die Schwierigkeit des Wasserdurchtritts durch die trocknen Gelatinehüllen hindert, dass die erstere, fast eutektische Form bald in die zweite übergeht. Die Eisverteilung entspricht nun hier vollkommen der Verteilung des Alkohols oder der Luft bei den Präparaten Bütschli's. Man würde mit nicht ge-

ringern Recht die größeren gelatinefreien Stellen als präformiert bezeichnen können, wie es Bütschli bezüglich der kleinen tut.

Wird einem Stück Gallerte, das durch Erstarren einer 5⁰/₁₀igen Gelatinelösung entstand, das Wasser entzogen, so verschwindet ¹⁹/₂₀ seiner bisherigen Masse. Äußerlich wird aber das Stück fast nie entsprechend kleiner. Der von Bütschli studierte, an der Luft trocknende Würfel kam dem Erwarteten noch am nächsten: Zwar blieben die zuerst trocknenden Kanten fast in halber ursprünglicher Ausdehnung bestehen, aber es fiel wenigstens jede Würfelfläche (in Form einer vierseitigen Pyramide stark ein (p. 3). Bei der schon beschriebenen Kugel trat dagegen die Schrumpfung in makroskopisch sichtbarer Form größtenteils im Innern ein.

Eine solche durch behindertes Einfallen des Ganzen bedingte Innenschrumpfung kann auch jene mikroskopischen und ultramikroskopischen Räume erklären, welche in der Bütschli'schen Theorie eine solche Rolle spielen. Dass sie in einer getrockneten Masse vorhanden sein können, soll deshalb nicht angezweifelt werden.

Hierdurch erklärt sich das, was Bütschli als weiteren Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Richtigkeit seiner Erklärung (p. 33) anführt: dass trockene Gelatine beim Aufquellen in Wasser deutlich, wenn auch schwach weißlich trübe wird. (Es sei hinzugefügt, dass hierauf wohl gewisse Unterschiede von zwei Gallertschichten zurückzuführen sind, von denen die eine durch Erstarren einer Gelatinelösung entstand, während die andere hiernach erst getrocknet und dann wieder angefeuchtet wurde). — Ein Beweis für die Existenz der gelatinefreien Hohlräume in der ursprünglichen Gallerte ist also hierdurch ebenfalls nicht erbracht.

Wie der Gefrierversuch zeigte, ist es für die Bildung von gelatinefreien Hohlräumen durchaus nicht nötig, dass das Wasser aus der ganzen Masse heraustrete. — Das Wasser blieb auch dann darinnen, wenn Bütschli eine Gallerte mit Chromalaunlösung behandelte (p. 23). Die Gelatine ist hier wasserärmer geworden, ein Teil des Wassers liegt in Hohlräumen und lässt sich deshalb ebenso abpressen wie aus einem Stück, das gefroren und eben wieder aufgetaut war. — Dass ein solches Getrenntsein von Wasser und Gelatine aber schon vor der Chromalaunbehandlung dagewesen sei, ist nicht bewiesen.

Wahrscheinlich ist aber, dass Agargallerte einen ähnlichen Aufbau habe wie die mit Chromalaun gegerbte Gelatinegallerte.

Bisher wurde nur von Hohlräumen im allgemeinen gesprochen. Die Frage wurde nicht darauf zugespitzt, ob diese allseitig geschlossen seien, wie Bütschli es vermutet, oder ob sie mehr oder weniger kommunizieren.

Die an sich so wertvollen Einzelbeobachtungen Bütschli's werfen auch hierauf Licht: Eine mit Alkohol behandelte Gallerte, welche in einem Fall zusammengesetzt war aus 17,5% Gelatine und 82,5% Alkohol (p. 10), verlor ihren Alkohol an der Luft. Aus einer getrockneten Emulsion von Öl in Gelatine trat ein Teil des Öls aus (p. 14). Alkohol und Öl sind in Gelatine nicht diffusibel. Es sind deshalb offene Bahnen wahrscheinlicher. Für eine Kommunikation der Hohlräume spricht auch die Auspressbarkeit des Wassers aus Agargallerte und aus einer der Chromgerbung unterworfenen Gelatinegallerte. — Der Einwand, dass die Pressung anormale Verhältnisse schaffen könne, indem sie die Waben sprengt, ist damit zu entkräften, dass die Masse doch auch nach dieser Deformation in allen Teilen noch ein Gel und quellbar ist.

Auch bei der Ultrafiltration kolloider Lösungen sind nach Bechhold durchlaufende Poren in den betreffenden Gelatinemembranen anzunehmen. (Dieselben brauchen allerdings nach der Quellung ebensowenig dauernd offen zu sein wie jene minimalen Spalten, durch welche z. B. die in einer Gelatinegallerte entwickelte Kohlensäure entweicht.)

Poren und geschlossene Hohlräume brauchen sich durchaus nicht gegenseitig auszuschließen. Aber der Beweis für die Existenz der letzteren in einer durch Erstarren einer Gelatinelösung entstandenen Gallerte ist noch nicht erbracht.

In mancher organisierten Materie findet man allerdings die Bütschli'sche Struktur, auch in jenem Größengebiet, mit dem er operiert. Aber es scheint, dass man hier doch mehr als es bisher geschah, den Blick auf den Inhalt als auf die Hülle richten müsse. Wenn sich z. B. ein Fett tröpfchenförmig abscheidet, so ist das andere Material wabenförmig darum gelagert. Leider achtet aber vorläufig der Histologe im allgemeinen noch zu sehr auf das, was sich zufällig gefärbt hat; also event. auf die Hüllen statt auf den Inhalt. — Übrigens darf man auch deshalb keine Rückschlüsse aus organisierter Materie auf eine reine Gelatinegallerte machen, weil erstere in chemischer Beziehung nicht so einheitlich zusammengesetzt ist. —

Ob sich die Bütschli'sche Theorie auf eine sehr viel geringere Größenordnung übertragen lässt, wie es kürzlich Procter (Kolloidchem. Beihefte II, p. 243) mit einem Heruntergehen auf molekulare Dimensionen versucht hat, das ist eine andere Frage. Dafür können aber die von Bütschli angeführten Beobachtungen noch viel weniger beweiskräftig sein als für das, was er selber glaubt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: [31](#)

Autor(en)/Author(s): Franz Viktor

Artikel/Article: [Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie. 434-448](#)