

in Stockholm von zufälligen Wärmeperioden (26 bis 27° Schatten-temperatur im Zimmer bei offenen Fenstern) sichtlich lästig berührt wurden.

Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen.

Von **Hans Schildmacher**, Berlin.

(Aus der Ornithologischen Abteilung des Zoologischen Museums Berlin.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	374
II. Bau und Entwicklung der Herbstschen Körperchen	376
III. Die Verteilung der Herbstschen Körperchen und ihre Lagebeziehungen zu den benachbarten Organen	384
a) Die Herbstschen Körperchen in den Mundteilen	385
b) Die Herbstschen Körperchen des Integuments	392
c) Die Herbstschen Körperchen im Unterschenkel der Vögel	394
d) Die Herbstschen Körperchen des Flügels	403
IV. Welche Folgerungen hinsichtlich der Funktion können wir aus den Lage- beziehungen ziehen?	405
V. Experimentelle Untersuchungen an den Herbstschen Körperchen im Unterschenkel der Taube	407
VI. Zusammenfassung und Schluß	412
VII. Literaturverzeichnis	413

Einleitung.

In einer im Jahre 1848 in den „Göttinger gelehrten Anzeigen“ erschienenen Mitteilung berichtet G. HERBST zum ersten Male darüber, daß es ihm gelungen sei, die bei den Säugetieren bereits bekannten VATER-PACINISCHEN Körperchen auch beim Vogel festzustellen. Er fand dieselben zunächst im Flügel, später auch an einigen anderen Stellen des Vogelkörpers. Zahlreiche spätere Autoren beschäftigten sich nach ihm mit der Verteilung dieser Organe im Vogelkörper. Im Laufe der Zeit stellte es sich heraus, daß diese Lamellenkörperchen, die man später ihrem Entdecker zu Ehren und im Gegensatz zu den VATER-PACINISCHEN Körperchen der Säugetiere „HERBSTSche Körperchen“ nannte, in großer Zahl über den ganzen Vogelkörper verteilt sind. Sie

finden sich sowohl in der Haut, als auch in den Mundteilen, ebenso in der Fußsohle, wie in der Muskulatur der Extremitäten.

Um Klarheit über die Funktion dieser so zahlreich verbreiteten Organe zu gewinnen, beschäftigte man sich mit ihrem histologischen Aufbau. Aber es dauerte lange Zeit, bis man hier zu einer genaueren Kenntnis gelangte. Erst neueren Forschern wie E. BOTEZAT (1909) und A. S. DOGIEL (1910) war es vorbehalten, mit Hilfe der modernen mikroskopischen Technik die Fragen hinsichtlich des feineren Aufbaues der HERBSTSchen Körperchen ausreichend zu klären. Damit war nun zwar ein wesentlicher Schritt getan, aber es zeigte sich doch, daß die genaue Kenntnis des Aufbaues durchaus noch nicht genügte, um Endgültiges über die Funktion zu sagen.

Bereits E. GOUJON wies 1869 darauf hin, daß auch die Beziehung der HERBSTSchen Körperchen zu den benachbarten Organen untersucht werden müsse, aber nur ganz wenige Autoren haben in diesem Sinne gearbeitet. Der Erste, der es unternahm, aus der Lagebeziehung der HERBSTSchen Körperchen Folgerungen hinsichtlich der Funktion zu ziehen, war Prinz LUDWIG FERDINAND von Bayern, der zu dem Resultat gelangte, daß die HERBSTSchen Körperchen der Spechtzunge Tastsinnesorgane seien.

Einige andere Autoren erwähnten noch, daß die HERBSTSchen Körperchen der Haut, des Gaumens und des Schnabels so gelagert seien, daß ihre Längsachse mehr oder weniger parallel zur Hautoberfläche liege. Und schließlich beschäftigt sich M. CLARA eingehend mit der Lagerung der HERBSTSchen Körperchen im Schnepfenschnabel. Dies ist alles, was hinsichtlich der Lagebeziehungen zur Veröffentlichung gelangte.

Wenn man berücksichtigt, daß die einzelnen Autoren, so weit sie sich nicht auf den histologischen Bau der HERBSTSchen Körperchen beschränkten, immer nur die an einer bestimmten Stelle gefundenen HERBSTSchen Körperchen betrachteten, dann erscheint es erklärlich, daß die Ansichten über die Funktion dieser Organe so stark auseinandergehen.

HERBST, der als erster versucht hat, Aussagen über die Aufgaben der von ihm entdeckten Organe zu machen, hielt sie zunächst, wohl in Anlehnung an PACINI, für Organe der tierischen Elektrizität. Später änderte er seine Meinung dahingehend, daß er ihnen eine Funktion als Druck- oder Tastsinnesorgane zuschrieb. Diese letztere Ansicht ist auch bis in die neuere Zeit die vorherrschende geblieben. Nur

S. MICHAILOW machte eine Ausnahme, indem er ihnen eine Funktion als Rezeptoren des kapillaren Blutdruckes zuschrieb, und M. CLARA, der letzte Autor, der sich eingehend mit der Funktion der HERBSTSchen Körperchen beschäftigte, gelangte zu der bisher unwidersprochen gebliebenen Ansicht, daß dieselben als Osmometer dienen, d. h. den osmotischen Druck im Gewebe perzipieren.

Angeregt durch Herrn Prof. Dr. E. STRESEMANN, dem ich auch für weitgehende Unterstützung während des Verlaufes meiner Untersuchungen zu großem Danke verpflichtet bin, machte ich es mir nun zur Aufgabe, auf Grund genauerer Untersuchungen möglichst sämtlicher Fundorte HERBSTScher Körperchen die Lagebeziehung derselben zu den benachbarten Organen zu klären, aus den Lagebeziehungen Folgerungen hinsichtlich der Funktion zu ziehen und diese, wenn möglich, auf dem Wege des Experimentes zu erhärten. Ich möchte nicht versäumen, an dieser Stelle allen denjenigen meinen Dank auszusprechen, durch deren Unterstützung allein es mir möglich wurde, meine Untersuchungen in der vorliegenden Form durchzuführen. Zunächst dem Direktor des Zoologischen Museums in Berlin, Herrn Prof. Dr. C. ZIMMER, dem Leiter der Ornithologischen Abteilung des Zoolog. Museums, Herrn Prof. Dr. E. STRESEMANN, ferner der Direktion des Berliner Zoolog. Gartens, die mir in großzügiger Weise den größten Teil der im Garten gestorbenen Vögel zur Verfügung stellte, den Herren Dr. H. DESSELBERGER und Dr. H. SCHARKE und Frl. L. SCHULZ, die mir bei den Operationen behilflich waren, und schließlich allen denjenigen, die mir durch Beschaffung toten und lebenden Vogelmaterials halfen.

* *

Bau und Entwicklung der Herbstschen Körperchen.

Die HERBSTSchen Körperchen der Vögel zeigen in ihrem Bau eine große Ähnlichkeit mit den VATER-PACINISchen Körperchen der Säugtiere. Wie diese bestehen sie aus einem bindegewebigen Lamellensystem, das mehr oder weniger die Form eines Ellipsoids hat (Abb. 1). In diesem Lamellensystem befindet sich ein langgestreckter Innenkolben, in dem wiederum eine Nervenfasern endigt. Diese drei Grundbestandteile waren schon HERBST, der die Lamellenkörperchen der Vögel entdeckte, bekannt. In der langen Zeit, die seit der Entdeckung verstrichen ist, haben sich zahlreiche Forscher mit dem feineren Bau dieser Organe beschäftigt. Mit der zunehmenden Vervollkommnung der histologischen Instrumente und Färbemethoden ging eine Erweiterung unserer Erkenntnis

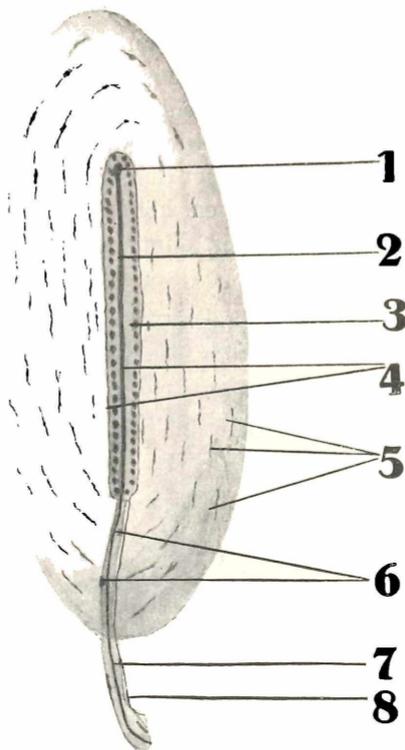


Abb. 1.

Ein HERBSTSCHES KÖRPERCHEN, total. Färbung nach BIELSCHOWSKY.
 (1) Endknopf der Zentralfaser; (2) Zentralfaser; (3) Innenkolben; (4) Geflecht der sympathischen Faser; (5) Bindegewebszellen; (6) Schwannsche Kerne; (7) Markhaltige Nervenfasern; (8) Marklose Nervenfasern.

der feinsten Einzelheiten Hand in Hand. Wir können jetzt, nach fast hundert Jahren, annehmen, daß wir viele wesentliche Einzelheiten, wenigstens soweit sie irgendwie von funktioneller Bedeutung sind, kennen. Die letzte umfassende Zusammenstellung der bekannten Tatsachen findet sich in der Arbeit von MAX CLARA. Da meine eigenen Untersuchungen hinsichtlich des histologischen Aufbaues der in Rede stehenden Organe in den wesentlichen Punkten mit den Angaben dieses Autors übereinstimmen, kann ich mich darauf beschränken, in großen Zügen das diesbezügliche Kapitel der CLARASCHEN Arbeit zu referieren.

Wir beginnen mit dem Außenkolben. Er besteht aus einer Anzahl von bindegewebigen Kapseln, die sich wie die Schalen einer Zwiebel um den Innenkolben schließen. Nach außen wird er in vielen Fällen

durch eine oder mehrere Lagen derberen Bindegewebes abgegrenzt. Die Kapseln des Außenkolbens sind aufzufassen als Doppellamellen, deren Wände von einem Bindegewebshäutchen und daraufgelagerten flachen Zellen gebildet sind. Die beiden Wände jeder solcher Doppellamelle sind miteinander durch Fibrillen oder Fibrillenbündel verbunden. Der Innenraum ist mit einer gallertigen Substanz gefüllt. Dementsprechend müßte man an Schnitten erkennen können, daß jeder der einzelnen „Ringe“ (s. Schema, Abb. 2) einen doppelten Kontur hat, da er ja aus

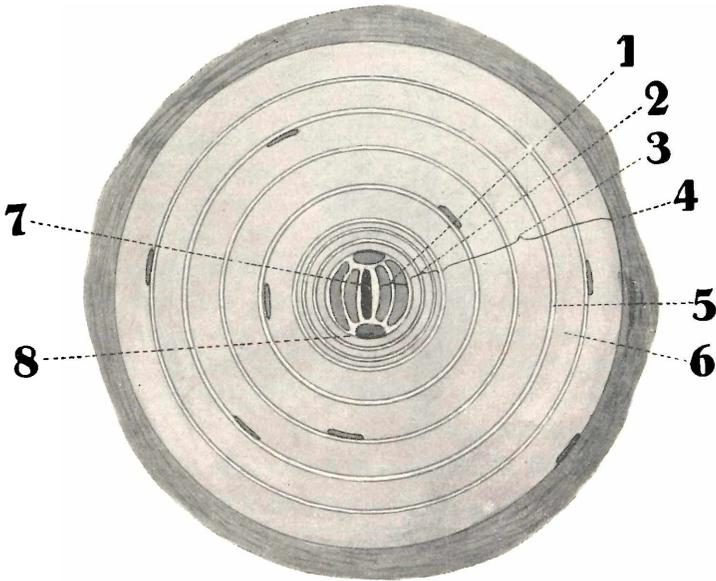


Abb. 2.

Schematischer Querschnitt durch ein HERBSTSCHES Körperchen. (1) Lamellen des Innenkolbens. (2) Inneres Lamellensystem. (3) Aeußeres Lamellensystem. (4) Bindegewebige Hülle. (5) Zwischenlamellenraum. (6) Lamelle. (7) Zentrale Nervenfasern. (8) Kern des Innenkolbens.

den aneinanderliegenden Wänden zweier Hohllamellen, der Außenwand der inneren und der Innenwand der äußeren besteht. An gut fixiertem Material sieht man dies aber nur selten. Es erweckt dann den Anschein, als habe man nur eine einheitliche Schicht vor sich. Ist das Material aber infolge ungeeigneter Fixierung etwas geschrumpft, so kann man oft den doppelten Kontur erkennen. Dieser Umstand läßt darauf schließen, daß intra vitam die einzelnen Kapseln fest aufeinander liegen, sodaß zwischen ihnen kein eigentlicher „Spaltraum“ vorhanden ist.

Wahrscheinlich sind die einzelnen Lamellen untereinander auch durch einzelne Fibrillen verbunden. In vielen Fällen kann man am Außenkolben zwei Teile unterscheiden, ein inneres Lamellensystem und ein äußeres. Dies wurde auch schon von MERKEL erwähnt, der berichtet, daß der Außenkolben der HERBSTSchen Körperchen aus einer inneren zirkulären Faserschicht und einer äußeren Längsfaserschicht besteht. In den Fällen, in denen diese Trennung beobachtet wird, z. B. im Entenschnabel, sieht man tatsächlich, daß die Fasern der inneren Kapseln vorwiegend zirkulär, die der äußeren Kapseln vorwiegend längs verlaufen. In beiden Kapselsystemen treten auch zahlreiche schräg verlaufende Fasern auf. Ob diese Trennung in inneres und äußeres Kapselsystem irgend eine Bedeutung hinsichtlich der Rezeption der aufzunehmenden Reize hat oder ob sie lediglich der Stabilität des Körperchens dient, bleibt dahingestellt. CLARA weist daraufhin, daß bei denjenigen Körperchen, die diese Trennung nicht zeigen (z. B. jenen im Papageienschnabel, Schnepfenschnabel), der Innenkolben eine schärfere Lamellierung zeigt, als bei solchen, an denen diese Trennung deutlich zutage tritt. Ich möchte nicht versäumen, die betr. Stelle wörtlich anzuführen: „Sollte vielleicht bei der Schnepfe und beim Papagei der Ausfall einer Bildung eines inneren Lamellensystem durch eine starke Entwicklung eines lamellentragenden Innenkolbens wettgemacht sein?!“

Der Innenkolben, in dem sich der eigentliche nervöse Endapparat befindet, unterscheidet sich auf den ersten Blick von dem der Säugetierkörperchen durch zwei parallele Reihen ziemlich großer rundlicher Kerne. Am normalen HERBSTSchen Körperchen gelingt es nicht, einen eigentlichen zelligen Aufbau zu erkennen. Zwischen den einzelnen Kernen sind keine Zellgrenzen erkennbar, sodaß wir den Innenkolben als ein Syncytium auffassen müssen. TAMURA (43) fand, daß, wenn nach einer Durchschneidung des zuführenden Nerven die Nervenfasern des Innenkolbens degenerierte, Zellgrenzen auftraten. Betrachtet man den Innenkolben auf Querschnitten, so zeigt er eine mehr oder weniger lamellöse Struktur. Von einem Kerne zum anderen laufen Lamellen mit halbkreisförmigem Querschnitt, die einen axialen Raum umschließen, in dem die Nervenfasern endigt. Dieser Aufbau des Innenkolbens kann in einzelnen Fällen dem der Säugetierkörperchen recht nahe kommen. SALA (37) gibt an, daß von der Außenseite des Innenkolbens verschieden lange häufig verzweigte Fortsätze ausgehen, die in unmittelbarem Zusammenhang mit den Bindegewebszellen des Außenkolbens stehen.

Während sich in den Lamellen und im Innenkolben der Säugetierkörperchen feine Blutkapillaren finden (MICHALLOW, DOGIEL, SCHU-

MACHER), wurden solche bislang in den HERBSTSchen Körperchen der Vögel nicht beobachtet. Letztere werden dagegen von einem feinen Kapillarnetze (SCHUMACHER) umspinnen, dem die Aufgabe zufallen dürfte, das Körperchen zu ernähren.

In jedes HERBSTSche Körperchen treten zwei Nervenfasern ein, eine stärkere markhaltige und eine feinere marklose. Man hatte schon immer angenommen, daß die markhaltige Faser sensibler Natur sei, während die dünne Faser dem sympathischen System angehöre. Diese Annahme wurde in neuester Zeit durch JURJEW (25) bestätigt. Es stellte sich heraus, daß in den VATER-PACINISchen Körperchen des Hundes bei Durchschneidung des *N. lingualis* die dicke Faser degenerierte, während die Exstirpation des ersten sympathischen Halsganglions eine Degeneration der dünnen Faser zur Folge hatte.

Die dicke Faser verliert ihre Markscheide beim Eintritt in den Innenkolben, der daher also nur den Achsenzylinder der Faser enthält. Dieser verbreitert sich bandartig, wobei seine Neurofibrillen etwas auseinanderreten (s. Abb. 1), durchläuft den Innenkolben in seiner ganzen Länge und endet mit einer knopfförmigen Verdickung. In dieser Verdickung bilden die Neurofibrillen, wie ich an Präparaten, die nach der Methode von BIELSCHOWSKY behandelt waren, sehen konnte, Endnetze. Die Angabe DOGIELS, der von einer „pinselförmigen“ Endigung spricht, dürfte ihre Ursachen in einer unvollkommenen Färbung der Neurofibrillen haben. Ich habe keine einzige Neurofibrille gefunden, die frei, d. h. ohne eine Endschlinge zu bilden, endigte. VAN DER VELDE sieht in der Verbreiterung der Nervenfasern eine Einrichtung, deren Zweck eine größere Aufnahmefähigkeit für die zu percipirenden Reize ist (größere Oberfläche, im Verhältnis zum Volumen). Der Achsenzylinder ist umgeben von einem Mantel von interfibrillärer Substanz, die keine Struktur zeigt. Degeneriert der Nerv (TAMURA (43)), so degeneriert diese Substanz mit, während der eigentliche Innenkolben sich nur insofern ändert, daß die oben erwähnten Zellgrenzen auftreten. Hieraus kann man die Folgerung ziehen, daß der eigentliche Innenkolben, d. h. das Syncytium, in keiner direkten nervösen Verbindung mit dem Achsenzylinder steht, sondern diesem nur als Hülle und Reizübermittler dient. Die Auffassung DOGIELS, daß die „Zellen“ des Innenkolbens als „echte sensible periphere Nervenzellen“ anzusehen sind, erscheint mir recht unwahrscheinlich, was ich auch noch später, bei der Besprechung ihrer Entwicklung, erläutern werde.

BOTEZAT und DOGIEL sahen nun vom fibrillären Teile des Achsenzylinders feine Fäden sich abzweigen, „die in die Zwischenräume der Zellen des Innenkolbens eindringen.“ Sie sollen aus Fibrillenbündeln

bestehen, die von einer dünnen Schicht der interfibrillären Substanz umgeben sind und „offenbar in Netzen“ endigen. Es ist mir ebenso wenig wie TAMURA gelungen, dergleichen Gebilde durch Silberimprägnationen (BIELSCHOWSKY und O. SCHULZE) darzustellen.

Die dünne, marklose Faser zieht zusammen mit der dicken Faser bis zum Innenkolben. Dort zerfällt sie in zahlreiche feine Fasern, die Verdickungen und feine Netze tragen. Diese Fasern umspinnen den Innenkolben von außen. In der Regel ist dieses Flechtwerk, das den ganzen Innenkolben umspinnt, so fein, daß man es auch mit den stärksten Systemen nur seitlich vom Innenkolben sieht, wie ich es in der Abbildung 1 dargestellt habe. Dreht man aber das Körperchen, so erkennt man, daß das Netz den Innenkolben von allen Seiten umspinnt.

Die Ontogenese der HERBSTSchen Körperchen wurde zuerst von SCYMONOWICZ (42) und später nochmals von HERINGA (19) an den Schnäbeln von Entenembryonen untersucht. Die ersten Bilder, die mit Sicherheit als Anfangsstadien HERBSTScher Körperchen gedeutet werden konnten, ergaben sich aus Schnäbeln vom 21. Bebrütungstage. SCYMONOWICZ sah einzelne Nervenfasern, die sich nicht teilten. Sie bogen sich so, daß ihre Enden parallel zur Hautoberfläche lagen. „An diesem abgobogenen Stück sieht man sehr feine, kurze, mehr oder weniger senkrecht zu ihm gelagerte Ausläufer.“ HERINGA hat diese feinen Ausläufer nicht gesehen und vermutet, daß es sich um Zellgrenzen handele, die durch die Imprägnation mitgefärbt wurden. Diese Ansicht HERINGAS kann ich durchaus unterstützen, denn ich beobachtete wiederholt, daß in Präparaten, die nach der BIELSCHOWSKYSchen Methode behandelt waren, solche Ausfällungen eintraten, die mit großer Ähnlichkeit feine Neurofirillen vortäuschten. Oft gelang es erst nach Anwendung mehrerer Färbemethoden, Klarheit über die wahre Natur solcher scheinbarer Nervenendigungen zu erlangen.

Am 24. Bebrütungstage haben sich dann Zellen um das Ende des Nerven gelagert, die sich stärker als die Umgebung färben. Drei Tage nach dem Ausschlüpfen war zu erkennen, daß die äußeren Zellagen des Körperchens sich zu Lamellen ordneten. SCYMONOWICZ vergleicht diese Anfänge der Lamellen treffend mit den Blättern einer Rosenknospe.

Als Material für meine eigenen Untersuchungen dienten mir Hühnerier (weiße Leghorn), die ich frisch aus der Geflügelfarm Schildow bei Berlin bezog. Die Eier wurden bei 38,5° C. in einem elektrischen Thermostaten bebrütet. Die Embryonen wurden in Formol fixiert.

Unter Zuhilfenahme eines guten Binokulars gelang es am 14. Bebrütungstage zum ersten Male, die im Unterschenkel befindliche Gruppe

von HERBSTSchen Körperchen zu isolieren. Ich betrachtete diese Gruppen z. T. als Schnittserien, z. T. als Totalpräparate.

Am 14. Bebrütungstage zeigt das HERBSTSche Körperchen die in Abb. 3 dargestellte Form: Man sieht ein Gebilde von ellipsoider Gestalt, dessen Zellen sich mit Hämatoxylin etwas stärker färben als die Umgebung.



Abb. 3.

Anlage eines HERBSTSchen Körperchens aus dem Unterschenkel des Hühnchens.
14. Bebrütungstag.

Die Zellen liegen noch ungeordnet nebeneinander und umschließen einen zylindrischen Raum, der sich nur sehr schwach abhebt und als „Axialraum“ des späteren Innenkolbens aufzufassen ist. Eine Lamellenbildung ist noch nicht zu erkennen, desgleichen keine Differenzierung in Innen- und Außenkolben. Die Kerne sind groß und von unregelmäßiger Form. In den folgenden Tagen beginnen die äußeren Zellen sich abzuflachen. Sie ordnen sich mehr und mehr und es treten Bindegewebsfasern auf. Die innerste Zellgruppe, aus der dann der Innenkolben hervorgehen dürfte, zeigt noch keine erkennbare Ordnung.

Abb. 4 zeigt den Querschnitt eines HERBSTSchen Körperchens vom 17. Bebrütungstage. Man erkennt deutlich die Fibrillenbildung, die Anlagen der Lamellen und die ungeordneten Zellen der inneren Gruppe. Die beiden außerhalb des Körperchens liegenden Bindegewebszellen gehören dem umliegenden Stroma an.

Es handelt sich nun darum, ob das Material des Innenkolbens ektodermaler oder mesodermaler Herkunft ist. DOGIEL faßt die „Zellen“ des Innenkolbens als Neurilemmzellen auf. Sie wären dann als eine Fortsetzung der SCHWANNschen Zellen anzusehen, wären also im Sinne HELDS, der die SCHWANNschen Zellen aus der Spinalganglienzelleiste auswandern läßt, ektodermaler Provenienz. Demgegenüber vertritt HERINGA die Ansicht, daß die SCHWANNschen Zellen und die Zellen des Innenkolbens mesodermaler Abstammung sind. Ich muß gestehen,

daß mir die letztere Meinung recht einleuchtend erscheint. Ich habe den Eindruck, daß das ganze HERBSTSche Körperchen aus einer Gruppe von Bindegewebszellen (Abb. 3) hervorgeht, deren äußere Schichten sich als Außenkolben und deren innere Schicht sich als Innenkolben differenzieren.

Welche Schlüsse hinsichtlich der Funktion lassen sich nun aus dem Bau der HERBSTSchen Körperchen ziehen? Bereits HERBST folgert, daß die Form dieser Organe nur eine sensible, keinesfalls eine motorische Tätigkeit ermöglicht. Dies ist klar, denn eine Nervenendigung, die in der geschilderten Weise von Bindegewebe umschlossen ist, kann keine Erregungen irgendwelcher motorischer Organe auslösen. Die Häufigkeit, mit der die H. K. bei allen Vögeln auftreten, läßt auch, wie HERBST schreibt, „keinen Zweifel darüber, daß sie an gewissen Aeußerungen des Nervenlebens einen beträchtlichen Anteil haben.“

Die Reize, die durch die HERBSTSchen Körperchen aufgenommen werden, könnten thermischer Natur sein, insofern als eine Erwärmung des Körperchens einen veränderten Druck innerhalb desselben hervorrufen könnte. Sie könnten aber auch, und zu diesem Resultate sind die meisten Forscher bisher gelangt, Druckreize sein. Man müßte dann, und das erscheint sehr einleuchtend, das ganze Organ als hydraulischen Körper betrachten. Jeder Druck, der von irgend einer Seite her auf das Körperchen ausgeübt wird, würde dann sich durch dasselbe fortpflanzen und so auf die Nervenfasern im Innenkolben wirken und diese erregen. Die Wahrscheinlichkeit, daß dies tatsächlich der Fall ist, ist so groß, daß man oft die Aeußerung findet (z. B. DOGIEL), die HERBSTSchen Körperchen seien in hervorragender Weise zur Aufnahme von Druckreizen geeignet.

MICHAJLOW, dessen Angaben bereits kurz nach ihrer Veröffentlichung durch DOGIEL eine scharfe Ablehnung erfuhren, schließt aus der Capillarversorgung, daß die HERBSTSchen Körperchen Registratoren des capillaren Blutdruckes seien. Ich möchte mit DOGIEL dem entgegenhalten, daß der Zweck der beschriebenen Capillaren mindestens mit derselben

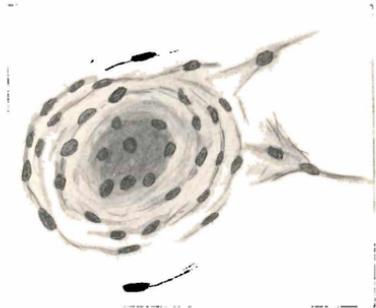


Abb. 4.

HERBSTSches Körperchen aus dem Unterschenkel des Hühnchens. 17. Bebrütungstag. Querschnitt. Zeigt die beginnende Lamellenbildung.

Wahrscheinlichkeit in der Ernährung der HERBSTSchen Körperchen zu suchen ist.

Der letzte Autor endlich, der sich eingehend mit der Funktion der HERBSTSchen Körperchen befaßt, M. CLARA, betrachtet das ganze Kapsel-system als ein semipermeables „Gallertfilter“. Er vergleicht das Körperchen mit einer PFEFFERSchen Zelle und meint, es könne wie eine solche zur Messung des osmotischen Druckes der umgebenden Körperflüssigkeit dienen. „Die einfache Lage der semipermeablen Membran des physikalischen Osmometers erscheint hier durch eine ganze Schicht derartiger Membranen ersetzt, während das Steigrohr, welches zur sichtbaren Darstellung des osmotischen Druckes dient, gegen den nervösen Perceptionsapparat ausgetauscht erscheint.“¹⁾

Diese letztere Ansicht hat viel für sich. Die genaue Kenntnis des histologischen Aufbaues allein genügt aber nicht, um zu entscheiden, ob sie tatsächlich zutreffend ist. Wir müssen mindestens die Lagebeziehungen der HERBSTSchen Körperchen zu den umgebenden Organen betrachten, um einer Entscheidung näher zu kommen. Dies wird die Aufgabe der folgenden Kapitel meiner Arbeit sein.

* * *

Die Verteilung der Herbstschen Körperchen und ihre Lagebeziehungen zu den benachbarten Organen.

Bereits in der Einleitung habe ich darauf hingewiesen, daß die H. K. in sehr großer Zahl, und an den verschiedensten Stellen des Vogelkörpers vorkommen. HERBST selbst entdeckte sie im Flügel, im Unterschenkel, in der Zunge, im Schnabel und in der Haut. Spätere Forscher fanden, daß sie auch noch an einigen anderen Stellen vorkommen, so in der Bürzeldrüse, in der Kloakenschleimhaut, in der Fußsohle, in der Gaumenhaut und an den Schwung- und Schwanzfedern. Man stellte ferner fest, daß sie bei einigen Vögeln häufiger, bei anderen weniger häufig seien, daß sie vorwiegend an solchen Stellen angetroffen werden, die tast- oder druckempfindlich sind. Sie kommen aber auch an einigen Orten vor, an denen sie anscheinend von keinen direkten Druck- oder Tastreizen getroffen werden können, so z. B. an den Knochen des Vorderarmes und des Unterschenkels. Aber, wie ich schon erwähnte,

1) Von mir gesperrt.

haben auch viele derjenigen Forscher, die die Lage von bestimmten H. K. beschrieben, es unterlassen, auf die näheren Beziehungen zu den umgebenden Organen einzugehen. So sah ich mich veranlaßt, die Lagebeziehungen an fast allen bekannten Stellen, an denen H. K. gefunden wurden, zu untersuchen. Ich bin keineswegs der Meinung, mit diesen Untersuchungen alle im Körper der Vögel vorhandenen H.-K. erfaßt zu haben. Ich glaube im Gegenteil, daß sich H. K. auch noch an anderen Stellen finden, und daß man sie dort nur noch nicht entdeckt hat. Immerhin bin ich überzeugt, daß die von mir untersuchten verschiedenen Vorkommen von H. K. weitaus den größten Teil der tatsächlich vorhandenen bilden, sodaß ich mich für berechtigt halte, aus dem untersuchten Material Schlüsse ziehen zu können, die sich auf die Gesamtheit der H. K. beziehen.

Die Herbstschen Körperchen in den Mundteilen.

In den Mundteilen der Vögel finden sich H. K., in ziemlich erheblicher Anzahl. So erklärt es sich, daß gerade diese H. K. die man mit so großer Regelmäßigkeit antrifft, am ausgiebigsten bearbeitet worden sind. Ueber kein anderes Vorkommen der H. K. findet sich eine so umfangreiche Literatur, wie über diese. HERBST entdeckte als erster Lamellenkörperchen in der Zunge und im Schnabel von Singvögeln. Bald nach ihm fand sie LEYDIG (30) im Schnepfenschnabel, GOUJON (11) im Schnabel der Papageien. Im Schnabel des Löffelreihers (*Platalea* L.) und Flamingos (*Phoenicopterus* L.) wurden sie von JOBERT (23, 24) gefunden, im Entenschnabel von HESSE (20). In der Zunge finden sie sich auch bei den Singvögeln, bei Papageien, bei Lamellirostres, und besonders zahlreich bei Spechten. Desgleichen trifft man sie in großer Zahl in der Gaumenhaut von Lamellirostres, und schließlich konnte HEIDECKE (13) sie in den tastempfindlichen Schnabelwülsten junger Fringilliden nachweisen.

Im Schnabel der Singvögel liegen sie im Ober- und Unterschnabel zwischen dem knöchernen Schnabel und der hornigen Schnabelscheide. Von letzterer sind sie durch eine Schicht miteinander verfilzter Fasern getrennt. Ihre Längsachse liegt parallel zur Schnabeloberfläche. Die Nervenfasern, die sie versorgen, sowie die zahlreichen feinen Gefäße, die sich zwischen Schnabelskelett und Schnabelscheide finden, liegen dem Knochen an und ziehen meist in den zahlreichen feinen Rillen entlang, die man am knöchernen Schnabel immer findet. Die H. K. dagegen liegen nicht in Vertiefungen, sondern so, daß ein Druck, den die

Schnabelscheide (z. B. beim Ergreifen eines Gegenstandes) gegen den Knochen ausüben würde, sie treffen muß. Auch im Entenschnabel finden sie sich hier, besonders häufig nach den Rändern des Schnabels zu gelegen. Auch hier ist es schon früheren Beobachtern aufgefallen, daß sie immer parallel zur Schnabeloberfläche orientiert sind. (Vergl. CARRIÈRE (5): „— daß die H. K. immer so liegen, daß ihre Längsachse der Oberfläche nahezu oder vollkommen parallel ist; nie liegen sie so, daß der Innenkolben senkrecht gegen die Oberfläche steht.“ Die H. K. des Flamingoschnabels verhalten sich ebenso wie die der Lamellirostres.

Interessant ist der Stecher der Schnepfen, überhaupt aller *Limicolae*, die mit ihrem Schnabel „wurmen“. Sämtliche Autoren, die sich mit den hier vorkommenden H. K. beschäftigten, untersuchten die Verhältnisse nur bei der Waldschnepfe. Ich konnte aber an Hand gut gelungener Schnitte feststellen, daß in dieser Beziehung sich die Schnäbel der Uferschnepfe (*Limosa* Briss.), kleinen Sumpfschnepfe (*Lymnocyptes* Kaup), Bekassine (*Capella* Frenzel), des Uferläufers (*Tringa* L.) und Strandläufers (*Calidris* Merrem) genau ebenso verhalten. Der knöcherne Schnabel trägt bei diesen Vögeln in seinem distalen Teile kleine Knochenschwaben, in die je ein starkes venöses Gefäß und eine Nervenfasern eintreten. In jeder dieser Waben (s. Abb. 5) liegen mehrere H. K., und zwar so, daß sie der Wand der Wabe anliegen und ihre Achsen parallel zur Schnabeloberfläche verlaufen. Von oben her werden die Waben von der hier sehr weichen, elastischen Schnabelscheide bedeckt, an die sich je ein Bindegewebspfropf anschließt, der in die Mitte der Wabe hineinragt und, wenn ich mich so ausdrücken darf, die H. K. „an die Wand drückt“. Im Schnabel des Löffelreiher (*Platalea* L.) scheint die Lage der H. K. eine ganz ähnliche zu sein. JOBERT (24) berichtet, daß sie auch hier „dans des alvéoles“ liegen. Leider stand mir kein Schnabel dieser Art zur Verfügung, sodaß ich auf eine Nachprüfung verzichten mußte.

Während sich nun diese Verhältnisse noch einigermaßen leicht auf die beim Fringillidenschnabel gefundenen zurückführen lassen, indem wir sagen, „es ist nur insofern eine Änderung eingetreten, als die H. K. in knöcherne Waben versenkt sind“, erscheint der Versuch, auch die H. K. des nun zu beschreibenden Papageienschnabels mit denen des Fringillidenschnabels zu vergleichen, bei oberflächlicher Betrachtung aussichtslos.

Betrachtet man den Ober- und Unterschnabel eines Papageien, so sieht man eine Reihe paralleler dunkler Streifen, die vom Schnabelgrunde her

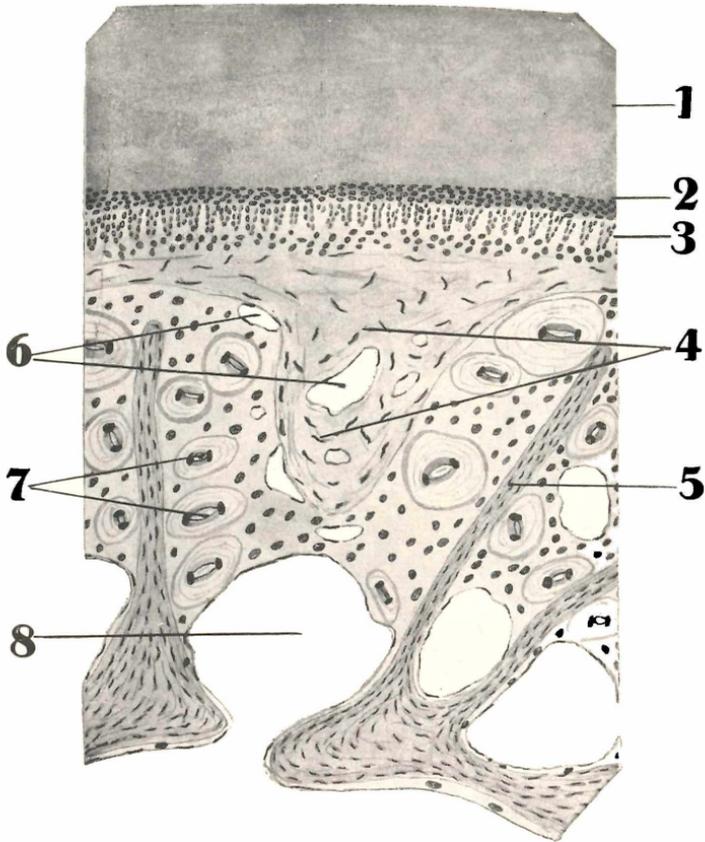


Abb. 5.

Schnitt durch eine Knochenwabe aus dem Schnabel der Bekassine. (1) Stratum corneum; (2) Stratum germinativum; (3) Stratum papillare; (4) Bindegewebspolster; (5) Wand der Knochenwabe; (6) Venöse Kapillaren; (7) HERBSTSche Körperchen. (8) Zentralvene.



Abb. 6.

Unterschnabelspitze eines Papageien, um die parallel angeordneten, durch den Hornmantel hindurchschimmernden Papillen zu zeigen. (Nach GOUJON, 1869.)



Abb. 7. Schema einer Papille aus dem Schnabel eines Papageien (*Ara hyacinthinus* Lath.). Vorderwand abgetragen. (1) Arterie; (2) Nervenstamm; (3) Vene; (4) Zone der HERBSTSchen Körperchen.

aufsteigen und bis zum Schnabelrande sich erstrecken (s. Abb. 6). Mit der Lupe erkennt man, daß es feine Kanälchen sind, die am Rande des Schnabels offen endigen, und die je eine Papille lebender Substanz enthalten. Diese Papillen haben ihren Ursprung in der gefäßreichen Bindegewebsschicht, die den knöchernen Anteil des Schnabels umgibt. Sie verzüngen sich distalwärts allmählich und erfüllen die beschriebenen Kanälchen bis hinauf zum Schnabelrande, wo sie je mit einem Meniskus endigen. In manchen Fällen gelingt es, die hornige Schnabelscheide abzuziehen, sodaß die Papillen aus den Kanälen wie die Finger aus einem Handschuh hervorgezogen werden und nun frei am Kiefer hängen. Die mikroskopische Untersuchung solcher Papillen zeigt, daß es sich um bindegewebige Zapfen handelt, die von einem mehrschichtigen Epithel umgeben sind (s. Abb. 7). In jede Papille tritt eine Arterie, eine Vene und ein Nerv. Während die Gefäße sich nicht sehr stark verzweigen, teilt sich der Nerv in zahlreiche feine Fasern. Diese Fasern tragen an ihren Enden H. K. in solcher Menge, daß im oberen Teile, etwa im letzten Drittel der Papille, das Bindegewebe fast ganz zurücktritt. Hier erscheint dann der Epithelmantel fast vollständig mit zahllosen H. K. vollgepfropft (s. Abb. 8). Charakteristisch für diese H. K. ist, daß sie sehr klein sind, wenig Lamellen haben und daß sie mehr oder weniger parallel zur Oberfläche der Papille stehen. Sie liegen longitudinal und transversal, stehen aber niemals radial, d. h.

so, daß einer ihrer Pole zur Wand hinzeigt. In dieser Hinsicht ist also die Abbildung, die GOUJON (11) veröffentlicht hat, und in der alle H. K. longitudinal liegen, unrichtig. Bevor ich nun Vermutungen ausspreche, welchem Zwecke diese H. K. dienen mögen, sei es mir gestattet, einiges

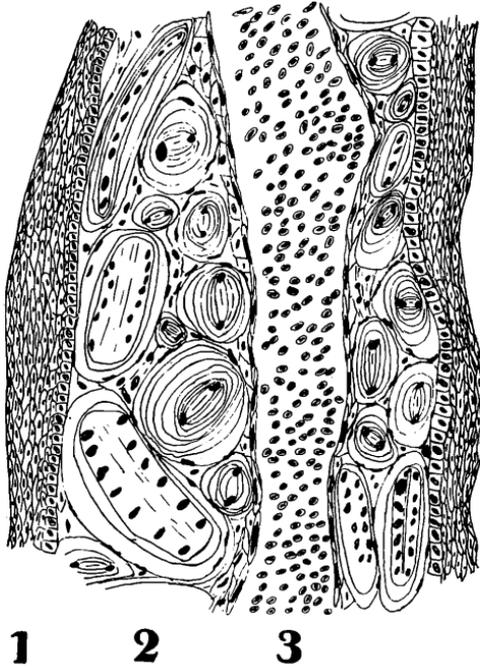


Abb. 8.

Längsschnitt durch den distalen Teil einer Schnabelpapille von *Ara hyacinthinus* Lath. (1) Epithel; (2) HERBSTSche Körperchen; (3) Vene.

über die Aufgaben der Papillen zu sagen. Bei der Betrachtung des Papageienschnabels fällt es auf, daß die äußere Schicht, die in keiner Verbindung mehr mit lebendem Gewebe steht, dazu neigt, abzuschilfern. Auf diese Schicht folgt eine andere, die immer hart ist und die mechanischen Angriffen großen Widerstand bietet. In dieser Schicht aber liegen die Papillen. An Schliffen durch Papageienschnäbel sieht man ferner, wenn man sie mit dem Polarisationsmikroskop betrachtet, daß sich um jede Papille im Horn eine Zone findet, die sich optisch von dem übrigen Horn unterscheidet. Bringt man die Nicols in eine solche Stellung, daß das Horn dunkel erscheint, so zeigt jede Papille

einen hellen Hof, der allmählich in das Dunkel des übrigen Horns übergeht. Dies berechtigt aber zu dem Schlusse, daß von den Papillen aus eine Einwirkung auf das Horn stattfindet. Der Bau des Epithelmantels der Papillen läßt vermuten, daß von den Papillen aus ein Wachstum der hornigen Schnabelscheide vor sich geht. Die starke Gefäßversorgung der Papillen aber, zusammen mit der Widerstandsfähigkeit derjenigen Schicht, in der die Papillen liegen, zwingt mich zu der Annahme, daß von den Papillen aus das Horn des Schnabels in gewissem Grade feucht erhalten wird, wodurch es elastisch und widerstandsfähig bleibt. Die Notwendigkeit einer solchen Einrichtung tritt auch zutage, wenn man den Papageienschnabel mit dem Fringillidenschnabel vergleicht. Bei dem letzteren ist die hornige Schnabelscheide auch in ihrem dicksten Teile, nämlich an der Schnabelspitze noch so schwach, daß man sich ein Elastisch-Erhalten von dem stark durchbluteten lebenden Gewebe aus gut denken kann. Beim Papageienschnabel dagegen reicht die Schnabelscheide am Rande und besonders an der Spitze so weit über den Kiefer hinaus und ist auch so stark, daß eine Durchfeuchtung vom lebenden Gewebe aus unmöglich erscheint. Um dennoch diese dicke Hornschicht, die ja nötig ist, um den Schnabel zur Bearbeitung sehr harten Materials zu befähigen, versorgen zu können, schickt das lebende Gewebe Ausläufer aus, die geeignet sind, diesen Zweck zu erfüllen, ohne der Festigkeit der Schnabelscheide Abbruch zu tun. Diese Ausläufer aber sind die Papillen. Ganz ähnliche Verhältnisse finden wir übrigens bei dickhäutigen Säugern, bei denen lange Cutispapillen in die dicke Epidermis vordringen.

Kehren wir nun aber zu den H. K., die sich in den Papillen in so großer Zahl finden, zurück. Auf den ersten Blick scheinen hier alle Faktoren zusammenzutreffen, die CLARA (6) veranlaßten, den H. K. eine Tätigkeit als Osmometer zuzuschreiben: Die H. K. liegen in großer Menge zusammen, und zwar in unmittelbarer Nähe zweier verhältnismäßig starker Gefäße. Und sie liegen in einem Hornkanal, in dem sie anscheinend von keinem mechanischen Druck getroffen werden können. Dem läßt sich aber entgegenhalten, daß der Papagei in seinem Schnabel, obwohl sich dort keine anderen Nervenendigungen finden, die als Tast- oder Drucksinnesorgane gedeutet werden könnten, ein ausgesprochenes Tastempfinden hat.

Ich habe mich durch Versuche an fast allen Papageien des Berliner Zoologischen Gartens davon überzeugen können, daß der Papagei deutlich unterscheidet, ob ein in seinem Schnabel befindlicher Gegenstand hart oder weich ist, ob er fest genug fixiert ist, oder ob die Schnabelhälften behufs festerer Fixierung stärker aufeinander gedrückt

werden müssen. Die sehr tastempfindliche Zunge übernimmt dann erst die feinere Untersuchung. Sollte tatsächlich eine so ausgesprochene Druckempfindlichkeit (man kann hier schon von Tastsinn reden) nur durch den Muskelsinn vermittelt werden? Viel eher bin ich geneigt, anzunehmen, daß die H. K. der Schnabelpapille diese Druckempfindlichkeit vermitteln, indem ein Druck, der auf den Schnabelrand wirkt, eine „Stauchung“ der Papillen bewirkt.

Ganz kurz sei noch erwähnt, daß diese Papillen bereits beim Embryo angelegt sind und dort, solange die Schnabelscheide noch nicht entwickelt ist, als zähnenartige Gebilde sichtbar sind. Sie wurden ursprünglich für Zahnanlagen gehalten, doch wurde diese Deutung bereits von IHDE (21) widerlegt.

In der Gaumenhaut von Enten, Gänsen und Flamingos finden sich H. K. in außerordentlich großer Zahl, besonders nach den Seiten zu, wo sie auch in den Cutispapillen liegen, die in die Hornlamellen eintreten. Um einen Begriff von der großen Anzahl zu geben, in der sie hier vorhanden sind, gebe ich einige Zahlen an, die GEBERG (10) veröffentlichte:

Im vorderen Drittel des Gaumens	19	HERBSTSche,	18	GRANDRYSche Körperchen;
„ mittleren „ „ „	15	„	14	„ „
„ hinteren „ „ „	19	„	10	„ „

auf einem Quadratmillimeter.

Die H. K. der Gaumenhaut liegen ebenfalls parallel oder doch in sehr spitzen Winkeln zur Oberfläche, und zwar befinden sie sich in der Cutis, niemals im Epithel. Auch sind sie meist etwas tiefer gelegen als die GRANDRYSchen Körperchen. In der Zunge findet man die H. K. ebenfalls in den tieferen Schichten der Cutis, parallel zur Zungenoberfläche, während sich die zahlreich vorhandenen GRANDRYSchen Körperchen in den Cutispapillen finden, die, besonders an der Oberseite der Zunge, in das dicke Epithel vordringen.

Einen besonders spezialisierten Fall stellt die Zunge der Spechte dar, die von Prinz LUDWIG FERDINAND VON BAYERN (31) einer eingehenden Untersuchung unterzogen wurde. Hier finden sich die H. K. im vorderen Teil der Zunge in großer Zahl, sodaß sie dicht gedrängt zwischen der Haut und dem Zungenbein liegen. Ihre Längsachse ist parallel oder in sehr spitzem Winkel zur Längsachse der Zunge gerichtet, „sodaß die mechanischen Einwirkungen, welche an beliebigen Stellen der Zungenoberfläche stattfinden, auf dem direktesten Wege nach den Endkolben der terminalen Nervenendapparate fort-

geleitet werden können.“ Außer diesen in der Zungenspitze gelegenen H. K. befinden sich noch einzelne im mittleren Teile der Zunge, wo sie dem Zungenbein anliegen. Die Zungenspitze der Spechte erinnert in gewissem Sinne an die Schnabelpapillen der Papageien, doch ist die Gefäßversorgung der Zungenspitze beim Specht erheblich geringer als die der Papillen des Papageienschnabels.

Wenden wir uns nun den Schnabelwülsten junger Singvögel zu. Hier liegen die H. K. in kleinen Gruppen in der der Außenwelt zugekehrten Zone. Bei der Rückbildung des Schnabelwulstes degenerieren sie. Das Grundgewebe des Schnabelwulstes wird durch faseriges Bindegewebe gebildet, das von Capillargefäßen und Nervenfasern durchzogen wird. Während nun der Schnabelwulst junger Fringilliden sehr tastempfindlich ist, kann man dies von dem junger Spechte nicht behaupten. Auf die leiseste Berührung des Schnabelwulstes antwortet der junge Fringillide durch „Sperrern“. Beim jungen Specht hingegen, bei dem der Sperreflex im wesentlichen an die Lichtsinnesorgane gekoppelt ist, hat eine Berührung des Schnabelwulstes diesen Erfolg nicht. Es erscheint mir nun bedeutsam, daß ich im Schnabelwulste eines jungen *Dryobates major* (L.) keine H. K. fand.

Die Herbstschen Körperchen des Integuments.

Unter diesem Namen fasse ich alle diejenigen H. K. zusammen, die sich in der Haut und den Gebilden der Haut (an den Federn, in der Bürzeldrüse) befinden, mit Ausnahme der in den Mundteilen und im Schnabelwulste gefundenen, die ich bereits im vorigen Abschnitt beschrieb.

Die H. K. finden sich in der Haut in sehr großer Zahl. WILL (45), der sich eingehend mit ihnen beschäftigte, zählte in der Haut eines Hausrötels 472, gibt aber selbst an, daß in Wirklichkeit die Zahl eine weit höhere sei.

Bei der Durchsicht einer großen Anzahl von Schnittserien durch die Haut verschiedener Vögel fand ich in den Federrainen keine H. K., sehr zahlreich dagegen sind sie in den Federffuren. Sie liegen dort in der Cutis, oft ziemlich tief, und zwar meistens an Federn angeschmiegt, sodaß ihre Längsachse parallel zur Achse der Feder verläuft. Auch finden sie sich zwischen den einzelnen Federn, dann aber immer zwischen den Fasern von Federmuskeln. Hier liegt ihre Längsachse dann parallel zur Richtung der Fasern. Ausnahmen finden sich gelegentlich, doch recht selten, und meist kann man dann feststellen, daß es sich um eine

postmortale Verschiebung handelt, die während der Behandlung des Hautstückes oder beim Schneiden eingetreten ist. Die H. K. unbefiederter Stellen, z. B. der Fußsohle liegen immer parallel oder doch in sehr spitzem Winkel zur Hautoberfläche. Sie verhalten sich also genau ebenso wie die der Gaumenhaut (s. oben).

In der Federfluren finden sich die H. K. nicht an jeder Feder, dafür liegen an manchen Federn mehrere. An einer Schnittserie durch einen Teil der Spinalflur eines Steinschmätzers (*Oenanthe oenanthe* L.) fand ich, daß von 38 Federn 15 mit H. K. besetzt waren, eine davon trug 2 H. K.

An den Schwung- und Schwanzfedern finden sich immer mehrere, wie auch schon WILL (45) erwähnt und wie ich an einigen Schnittserien bestätigen konnte. Einige davon liegen parallel zur Feder, einige aber auch, und manchmal der größere Teil, zwischen den hier ziemlich starken Federmuskeln, sodaß sie parallel zu deren Fasern gerichtet sind. In der Bürzeldrüse fand sie GRANVIK (12) bei *Passer domesticus* L. im interlobulären Gewebe und regelmäßig auch an dem Septum, das den Hohlraum der Drüse durchzieht. Auch ich habe sie bei der Untersuchung einer Bürzeldrüse dort gefunden. GRANVIK spricht die Vermutung aus, daß sie dort Druckempfindungen beim Ausdrücken der Drüse mit dem Schnabel vermitteln.

Wenn man berücksichtigt, wie weit verbreitet die H. K. in der Haut sind, und daß sie ihrer Lage nach immer demjenigen Organ, zu dem sie in Beziehung stehen könnten, die größte Oberfläche bieten, indem sie parallel dazu liegen, dann drängt sich einem der Gedanke auf, daß sie irgendwelche Druck- oder Tastreize aufnehmen müssen. Wären sie Kontrollorgane des Blutdruckes, so würden sie sich doch mehr in der Nähe größerer Gefäße finden und nicht gerade an den Federn in so großer Zahl liegen. Eine jede Feder wirkt ja doch als ein Hebel, indem eine Lageveränderung ihres distalen Teiles sich mit verstärkter Kraft im proximalen Teile äußert. Ob dieser Umstand von den ausgesprochenen Tastfedern zum Tasten benutzt wird, erscheint fraglich. Man könnte aber denken, daß er ausgenutzt wird, um eine geordnete Lage der einzelnen Federn zu gewährleisten.

HEINROTH (14) äußert sich über den Schüttelreflex der Vögel und weist darauf hin, daß jeder Vogel, wenn sein Gefieder irgendwie in Unordnung geraten ist, sich, sobald er sich ungestört fühlt, schüttelt, bis das Gefieder wieder seine geordnete Lage hat. HEINROTH vermutet, daß die unrichtige Lage der Federn auf dem Wege über die Nervenendigungen an denselben ein Gefühl des Unbehages hervorruft, das der Vogel durch

Schütteln beantwortet. Da bei jedem gesunden Vogel das Gefieder immer ordentlich liegt und die Annahme, der Vogel kontrolliere die Lage der Federn mit dem Auge, sehr unwahrscheinlich dünkt, und da ferner auf jede leichte Veränderung in der Lage der Federn das Schütteln erfolgt, müssen wir annehmen, daß eine solche Veränderung gefühlt wird. Dieses „Fühlen“ wäre aber, wenn wir den H. K. eine Druckempfindung zuschreiben, sehr gut eben mit diesen in Zusammenhang zu bringen. Die Feder übt auf das an ihr liegende H. K. einen bestimmten Druck aus, und dieser Druck ändert sich, sobald sich die Lage der Feder ändert. Auch der Umstand, daß nicht jede Feder mit einem H. K. versehen ist, spricht nicht gegen diese Ansicht, denn die Federn mit H. K. stehen zwischen den anderen, und die unordentliche Lage einer einzelnen Feder wird sich auch eben durch die Hebelwirkung den H. K. der benachbarten Federn mitteilen. Bei der Häufigkeit der H. K. an den Federn ist immer die Wahrscheinlichkeit vorhanden, daß sich unter den benachbarten Federn wenigstens eine befindet, die ein H. K. besitzt. Was die H. K. an den Federmuskeln anlangt, so könnten sie, wie ich weiter unten noch eingehend erläutern werde, die Spannung des Muskels kontrollieren. Die starke Versorgung der Schwung- und Schwanzfedern mit H. K. würde sich bei dieser Betrachtungsweise sehr gut damit erklären lassen, daß die richtige Lage dieser großen Federn besonders wichtig ist, und daß sie daher besonders gut mit Kontrollorganen ausgerüstet sein müssen. Um schließlich noch einmal auf die H. K. der Fußsohle zurückzukommen, so brauche ich nur darauf hinzuweisen, daß die Fußsohle, obwohl sie stark verhornt ist, eine Tastempfindlichkeit besitzt. Insbesondere ist dies der Fall bei Papageien. Ich kenne im Berliner Zoologischen Garten einige Papageien, die es sehr lieben, wenn man ihre Fußsohle kitzelt. Auch hier ist es zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die H. K. für Druckschwankungen empfindlich sind.

Die Herbstschen Körperchen im Unterschenkel der Vögel.

Der einzige Autor, der sich eingehend über die Lage dieser Gruppe äußert, ist HERBST, der in seinem Berichte von 1849 (16) schreibt: „Am Unterschenkel . . . liegen sie in dem unteren dreieckigen Raum zwischen Tibia und Fibula, indem sie unmittelbar unter dem Foramen nutritium ossis tibiae ihren Anfang nehmen. Bei Tieren, deren Unterschenkelknochen untereinander verwachsen sind, liegen sie der Insertion des Musculus tibialis posticus entlang.“ Ich habe mich besonders eingehend mit dieser Gruppe beschäftigt, weil gerade für diese H. K., die

von der Körperoberfläche so weit entfernt und durch eine dicke Schicht von Muskeln von ihr getrennt sind, das Argument zuzutreffen scheint, daß sie ihrer Lage nach nicht geeignet sind, mechanische Reize aus der Umwelt aufzunehmen. In Anlehnung an KEY und RITZIUS (27) bezeichne ich diese langgestreckte dichte Gruppe im Folgenden einfach als „Strang“.

Lage:

Der Strang beginnt in der Regel am distalen Ende der Crista fibularis tibiae, also an der Stelle, an der die Arteria tibialis unter der Fibula hindurch auf die Vorderseite der Tibia tritt. Er zieht dann distalwärts auf der Tibia so entlang, daß er immer unter der Fibula liegt, oft auch auf die Membran übergreift, die zwischen Fibula und Tibia ausgespannt ist, und die zwischen beiden Knochen ausgespannten elastischen Bänder verbindet, und endet in der Regel an der Stelle, an der die Fibula mit der Tibia verwachsen ist. Bei manchen Arten liegt der obere Teil des Stranges noch auf der Crista fibularis tibiae (*Ptilonorhynchus* Kuhl, *Alopochen* Stejn., *Limosa* Briss., *Palamedea* L., *Megalornis* Gray.), bei *Limosa* (s. Abb. 9) finden sich sogar oberhalb der Crista noch zwei kleine Gruppen. Andererseits kann der Strang auch distalwärts noch ein Stück über die Verwachsung von Fibula und Tibia hinausführen, so z. B. bei *Rhamphastos* L. und *Colius* Briss.

Bei den meisten Vögeln bildet der Strang eine geschlossene Gruppe, in der ein H. K. das andere berührt (Abb. 10). So bei allen Passeres und Lariformes. In anderen Fällen, insbesondere, wenn die Zahl der H. K. nicht groß ist, wie bei *Limosa*, besteht er aus zwei oder mehreren Gruppen, die sich nicht gegenseitig berühren. Die größte Abweichung vom Normaltyp fand ich bei *Pterocles* Temm. (Abb. 11) wo kein einheitlicher Strang mehr vorhanden ist, sondern die H. K. in kleinen Gruppen verstreut liegen.

Gefäße:

In den Strang treten zwei Gefäße, eine Arterie und eine Vene, die beide so schwach sind, daß man sie erst beim Auseinanderzupfen findet. Sie dienen offenbar nur der Ernährung des Stranges.

Innervierung:

Aus dem zweiten Aste des N. ischiadicus, der auch die tiefen Zehenbeuger versorgt, tritt ein Nerv, der zum proximalen Ende des Stranges zieht und dort zahlreiche Fasern an die einzelnen H. K. abgibt. Er endet im Strang.

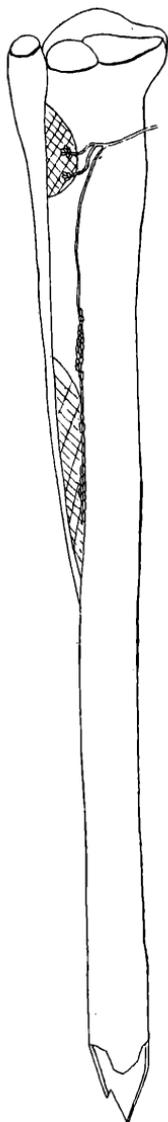


Abb. 9.

Unterschenkel mit Strang von *Limosa lapponica* (L.). Strang unterbrochen, schwach besetzt.

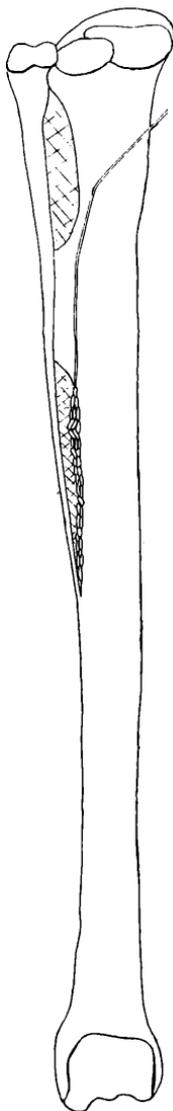


Abb. 10.

Unterschenkel mit Strang von *Fringilla coelebs* L. Strang dicht mit Herbstschen Körperchen besetzt, ununterbrochen.

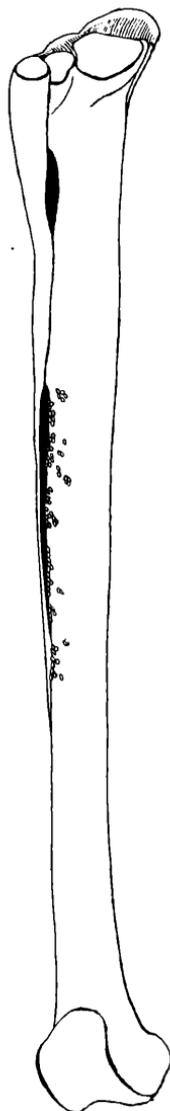


Abb. 11.

Unterschenkel mit Strang von *Pterocles alchata* (L.). Der Strang ist in einzelne Gruppen von Herbstschen Körperchen aufgelöst.

Benachbarte Organe:

Der Strang wird bedeckt vom *Musculus flexor digitorum profundus*, von HERBST als *M. tibialis posticus* bezeichnet, dem die Aufgabe zufällt, die Endphalangen der Zehen zu beugen. Die Sehne des *M. flexor profundus* ist, wie bekannt, durch ein *Vinculum* mit der Sehne des *M. flexor longus hallucis* verbunden, sodaß eine *Contraction* des ersteren Muskels gleichzeitig auch eine *Beugung* der Hinterzehe bewirkt. Der *M. flexor profundus* entspringt von der hinteren Fläche der *Tibia* und der *Fibula*. Zwischen diesen beiden Ursprüngen liegt eine Rinne, aus der keine Muskelfasern entspringen, und in eben dieser Rinne liegt der Strang. Am deutlichsten wird dies bei Betrachtung der Abb. 12, die einen *Querschnitt* durch einen *Unterschenkel* darstellt. Die *Insertionsflächen* sind durch *Schraffen* angedeutet. Man sieht, daß der

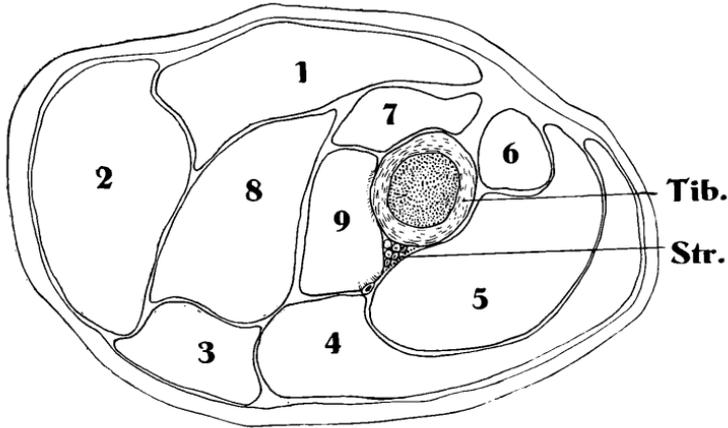


Abb. 12.

Schematischer Querschnitt durch den Unterschenkel eines Bandfinken (*Amadina fasciata* [Gm.]). (1) Cap. intern. *M. gastrocnemii*. (2) Cap. med. *M. gastrocnemii*. (3) Cap. extern. *M. gastrocnemii*. (4) *M. peroneus longus*. (5) *M. tibialis anticus*. (6) *M. extensor digitorum communis*. (7) *M. plantaris*. (8) *M. flexor sublimis*. (9) *M. flexor digitorum profundus*. (Tib.) *Tibia*. (Str.) Strang HERBSTScher Körperchen.

Strang hier vom Muskel direkt berührt wird. Gegen den *M. tibialis anticus*, der auf der Vorderfläche der *Tibia* entspringt, ist der Strang durch die meist ziemlich starke Schicht elastischer Bänder (in der Abb. punktiert) abgegrenzt, die die *Fibula* mit der *Tibia* verbindet. Der *M. flexor digitorum profundus* ist also das einzige Organ, das irgendwie eine *Einwirkung* auf den Strang haben könnte, und so liegt die *Vermutung* nahe, daß zwischen dem Strang und diesem Muskel irgend eine funktionelle *Beziehung* besteht.

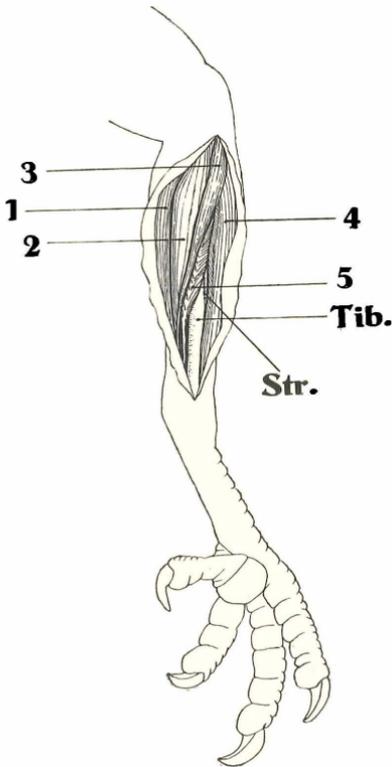


Abb. 13.

Unterschenkel einer Haustaube. Der Strang wurde in derselben Weise freigelegt wie bei den Operationen.

(1) Cap. intern. *M. gastrocnemii*. (2) Cap. med. *M. gastrocnemii*. (3) Cap. extern. *M. gastrocnemii*. (4) *M. peroneus longus*. (5) *M. flexor digitorum profundus*. (Tib.) Tibia. (Str.) Strang.

(vgl. auch Abb. 13). Um dieser Frage auf den Grund zu gehen, untersuchte ich die Unterschenkel einer großen Anzahl von Vögeln. Schon die oberflächliche vergleichende Betrachtung einer Reihe von Strängen zeigt, daß der Strang bei solchen Vögeln besonders stark mit H. K. besetzt ist, bei denen der *M. flexor profundus* stark beansprucht wird, so bei Singvögeln, die viel im Gezweig herumturnen und bei anderen Vögeln, die eine ähnliche Lebensweise führen, z. B. bei der Zwergrohrdommel, die sehr geschickt an Schilfhalmern klettert oder bei Reihern, die ihren Horst auf Bäumen bauen und bei dieser Gelegenheit auch ihre Zehenbeuger stark beanspruchen. Um ganz sicher zu gehen, habe ich bei 57 Species die Zahl der H. K. im Strang genau bestimmt. Dieses Verfahren ist berechtigt, da innerhalb der einzelnen Art die Schwankungen in der Zahl der H. K. nur gering sind. Bei zehn Strängen von *Passer domesticus* fand ich eine Schwankung von ± 5 .

Ich gebe in der Tabelle, um Vergleiche zu ermöglichen, außer der Zahl der H. K. die Länge der Tibia, der Fibula und des Stranges an.

		Länge in mm			H. K. Zahl
		Tibia	Fibula	Strang	
1.	<i>Corvus cornix</i> L.	95	67,5	35,5	117
2.	<i>Coloeus monedula</i> L.	65	44,5	21	160
3.	<i>Garrulus glandarius</i> (L.)	59	43,7	23,3	100
4.	<i>Spreo superbus</i> (Rüpp.)	45,4	27,5	16,8	134
5.	<i>Eulabes religiosa</i> (L.)	48,5	30	16,7	102
6.	<i>Passer domesticus</i> (L.)	27	19	9	80
7.	<i>Passer montanus</i> (L.)	36,3	17,5	6,5	54
8.	<i>Fringilla coelebs</i> (L.)	27	15	5,6	57

		Länge in mm			H. K. Zahl
		Tibia	Fibula	Strang	
9.	<i>Chloris chloris</i> (L.)	28,7	18	7,5	65
10.	<i>Emberiza calandra</i> L.	40	22,7	10,7	71
11.	<i>Muscicapa hypoleuca</i> Pall.	25	13,6	6,4	45
12.	<i>Sylvia borin</i> (Bodd.)	30	18,5	8	84
13.	<i>Lanius minor</i> Gm.	36	24	9,7	67
14.	<i>Laniarius atrococcineus</i> (Burch.)	42,9	25,9	15,7	75
15.	<i>Hirundo rustica</i> (L.)	19	12,5	7	65
16.	<i>Apus apus</i> (L.)	25,8	17	8	60
17.	<i>Rhamphastos toco</i> St.	64	53,5	44	185
18.	<i>Microstictus fulvus</i> (Q. u. G.)	48,1	35,6	18,3	112
19.	<i>Dryobates major</i> (L.)	36,6	18,4	12	59
20.	<i>Picus viridis</i> L.	56,2	—	14,4	98
21.	<i>Jynx torquilla</i> L.	33,5	23,5	12,3	83
22.	<i>Psittacus erithacus</i> L.	65,5	40	21,1	116
23.	<i>Otus leucotis</i> (Temm.)	64	47,7	17,5	119
24.	<i>Accipiter gentilis</i> (L.)	101	68	17,8	144
25.	<i>Rupornis magnirostris</i> (Gm.)	78	51,5	15	65
26.	<i>Ardea purpurea</i> L.	180	110	68	290
27.	<i>Isobrychus minutus</i> (L.)	69	50	22	145
28.	<i>Phoenicopterus ruber</i> Temm.	350	87	45	79
29.	<i>Palamedea cornuta</i> L.	180	125	66,5	71
30.	<i>Alopochen jubata</i> (Spix.)	120	69	30	191
31.	<i>Dendrocygna autumnalis</i> (L.)	56	35	14	102
32.	<i>Podiceps ruficollis</i> (Pall.)	58	40	11	60
33.	<i>Phalacrocorax carbo</i> (L.)	120	100	50	199
34.	<i>Pelecanus onocrotalis</i> L.	165	115	33,2	110
35.	<i>Columba livia domestica</i> L.	60	48,4	24,2	140
36.	<i>Treron vernans</i> Steph.	40	29	15	72
37.	<i>Ptilonorhynchus violaceus</i> (Vieill.)	70	49	29,5	268
38.	<i>Pterocles alchata</i> (L.)	53,5	33,5	20	114
39.	<i>Charadrius hiaticula</i> L.	40	17	4	36
40.	<i>Charadrius apricarius</i> L.	62,5	31,7	14,6	102
41.	<i>Arenaria interpres</i> (L.)	47	25	12	26
42.	<i>Calidris canutus</i> L.	40	22	3,5	44
43.	<i>Calidris minuta</i> Leisl.	33	14	3	36
44.	<i>Calidris alpina</i> L.	37	15	3	35
45.	<i>Calidris maritima</i> L.	38	31	5	32
46.	<i>Tringa totanus</i> (L.)	63	27	6	66
47.	<i>Lymnocyptes minimus</i> (Brünn.)	41,7	24,7	7,7	55
48.	<i>Limosa limosa</i> (L.)	107	40	11,5	80
49.	<i>Haematopus ostralegus</i> L.	82	40	10	41
50.	<i>Larus argentatus</i> Pontopp.	110	52	14	50
51.	<i>Larus fuscus</i> L.	110	55	15	52
52.	<i>Uria aalge</i> Pontopp.	85	58	19	76
53.	<i>Uria grylle</i> (L.)	66	38	13	49
54.	<i>Alca torda</i> (L.)	70	46	7	48
55.	<i>Alle alle</i> (L.)	45	36	14,9	65
56.	<i>Grus grus</i> (L.)	275	150	95	328
57.	<i>Acryllium vulturinum</i> (Hardw.)	132	82	46	138

Die Betrachtung der Tabelle bestätigt die bereits oben gemachten Aussagen: Hohe Zahlen finden sich zunächst bei allen *Passeres*, ferner bei *Rhamphastos*. Alle diese Vögel sitzen oder klettern viel im

Gezweig, beanspruchen also ihren *M. flexor profundus* stark. (Die Zahl 45 bei *Muscicapa hypoleuca* ist nicht gering zu nennen, wenn man die geringe Länge des Unterschenkels berücksichtigt.) Auch *Apus* (60 H. K.) beansprucht seine Krallen stark. Bei den Spechten sind die Zahlen etwas kleiner, doch ist der Grund hierfür m. E. im Bau des Fußes und in der von den Singvögeln abweichenden Funktion der Muskulatur zu suchen. In einem Gegensatz zu diesen Vögeln stehen die *Limicolae*, *Lari* und *Alcae*, die nur selten Gelegenheit finden dürften, beim Sitzen einen Gegenstand zu umklammern. Das gleiche Resultat ergibt sich, wenn man *Ardea purpurea* und *Ixobrychus minutus*, die beide ihre Zehenbeuger stark beanspruchen, mit *Phoenicopterus* vergleicht, der, obwohl seine Tibia viel länger ist, nur 79 H. K. aufzuweisen hat (gegen 290 bei *Ardea purpurea* und 145 bei *Ixobrychus minutus*,) und der ja auch keine Gegenstände zu umklammern pflegt. Interessant sind auch die folgenden Vergleiche: *Palamedea cornuta*, ein ausgesprochener Laufvogel, besitzt nur 79 H. K., während *Alopochen jubata* 191 und *Dendrocygna autumnalis* 102 haben, obwohl sie kleiner sind als *Palamedea cornuta*. *Alopochen* und *Dendrocygna* sind keine Klettervögel, aber sie sind gute Schwimmer, und wir müssen annehmen, daß auch beim Schwimmen die Zehenbeuger stark beansprucht werden. Jedenfalls sind dieselben auffallend stark entwickelt. Herr cand. M. STOLPE, der bei einer Reihe von Vögeln den prozentualen Anteil der Zehenbeuger an der Gesamtmuskulatur des Unterschenkels bestimmte, hatte die Liebenswürdigkeit, mir mitzuteilen, daß bei guten Schwimmern der Anteil der Zehenbeuger an der Gesamtmuskulatur ebenso stark ist wie bei Kletterern, während reine Laufvögel nur sehr schwach entwickelte Zehenbeuger haben. Der gleiche Grund dürfte dann auch für die bei *Pelecanus onocrotalus* und *Phalacrocorax carbo* gefundenen hohen Zahlen verantwortlich zu machen sein. Als Resultat dieser Untersuchungen läßt sich also der Satz aufstellen: Mit der Beanspruchung des *M. flexor profundus* steigt die Zahl der HERBSTSchen Körperchen im Unterschenkel.

Dieser Satz, der durch vergleichende Untersuchungen an Carinaten gefunden wurde, scheint auch für die Ratiten zu gelten. In den beiden Unterschenkeln einer *Rhea americana* fand ich nämlich an der Stelle, an der die Arteria tibialis unter die Fibula tritt, also dort, wo gewöhnlich das obere Ende des Stranges zu liegen pflegt, eine Gruppe von je ca. 150 H. K., die 25 mm lang und 8 mm breit war. Das größte dieser H. K. war 1 mm lang und 0,5 mm breit. Im Verhältnis zur Größe des Tieres (Tibia 350 mm, Fibula 190 mm lang) ist diese Gruppe recht klein.

Herr cand. G. STEINBACHER hatte die Freundlichkeit, mir mitzuteilen, daß er bei *Casuaris bennetti* eine ähnliche Gruppe fand.

Leider war ich nicht in der Lage, Material von den übrigen Ratiten untersuchen zu können, so daß die volle Gültigkeit des oben aufgestellten Satzes für die Ratiten noch zu bestätigen wäre.

Die große Regelmäßigkeit, mit der ich den Strang bei den untersuchten Vögeln fand, legte den Gedanken nahe, daß vielleicht auch andere Sauropsiden über ein solches Organ verfügen. Ich untersuchte daher auch bei einigen Sauriern die Hinterextremität, und zwar bei *Calotes iubatus* Dumeril & Bibron, *Polychrus gutturosus* Berthold, *Laemanctes serratus* Cope und *Chaemaeleon basiliscus* Cope. Diese Formen sind nämlich gute Kletterer, müßten also, wenn bei den Reptilien der Fall ebenso läge wie bei den Vögeln, zwischen den Muskeln oder an den Knochen des Unterschenkels Lamellenkörperchen besitzen, die ja aus ihrer Haut bekannt sind. Da das mir zur Verfügung stehende Material in Alkohol konserviert war, konnte ich keine Nervenfärbungen vornehmen, sondern mußte mich darauf beschränken, mit einem guten Binokular die in Frage kommenden Nervenäste abzusuchen. Es gelang mir jedoch nicht, irgendein Organ zu finden, das mit dem Strange der Vögel vergleichbar gewesen wäre.

Es handelt sich nun um die Frage, wozu denn der Strang vorhanden ist. CLARA (6) begründet seine Ansicht, daß die H. K. Registratoren des osmotischen Druckes seien, wie ich bereits erwähnte, damit, daß er an den von ihm untersuchten Stellen, nämlich in den Knochenfächern an der Spitze des Schnepfenschnabels, immer einen starken Venensinus neben den H. K. fand. Dieses Argument fällt in unserem Falle weg, denn die Gefäßversorgung des Stranges ist (s. d. Beschreibung des Stranges) ziemlich unerheblich, jedenfalls so schwach, daß ich ihr nur eine ernährende Funktion zuschreiben kann. Damit fällt aber auch gleichzeitig die Ansicht MICHAILOWS (35), der die H. K. in Beziehung zum Blutdruck bringt. So bleibt nur noch eine Möglichkeit, nämlich die Annahme einer Beziehung zum *M. flexor dig. profundus*, der erstens das einzige Organ ist, das mit dem Strange durch seine Lage in Wechselbeziehung treten könnte, und dessen auffallende Korrelation mit dem Strange wir bereits oben kennen lernten. Diese Beziehung ist aber nur denkbar, wenn wir annehmen, daß der Strang ein Kontrollorgan für den *M. flexor profundus* ist. Wenn man berücksichtigt, wie außerordentlich wichtig dieser Muskel für den kletternden, auf Aesten sitzenden und wahrscheinlich auch schwimmenden Vogel ist, indem diese Tätigkeiten durch ein ungenaues Arbeiten des Muskels, also durch eine nicht aufs

Feinste der Form und Konsistenz des Substrates angepaßte Beugung und Spannung der Krallenglieder erschwert, wenn nicht ganz unmöglich gemacht werden, dann erscheint die Annahme eines besonderen Kontrollorgans nicht ungerechtfertigt. Eine Kontrolle des Muskels durch H. K. ist aber nur möglich durch eine Kontrolle des Druckes, den der Muskel bei seiner Kontraktion auf die Unterlage ausübt. Daß tatsächlich die Grundlagen für eine solche Kontrolle von außen her gegeben sind, sieht man an einem einfachen Versuche: Wenn man seinen rechten Unterarm mit der linken Hand umspannt und mit der rechten Hand einen Gegenstand umklammert, so kann man mit der linken Hand genau fühlen, ob die rechte Hand den Gegenstand lose, fest oder krampfartig umklammert. Wenn wir an die Stelle unserer doch nur verhältnismäßig grob tastenden linken Hand ein empfindliches Nervenendorgan gesetzt denken, dann können wir uns gut vorstellen, daß dieses Organ die feinsten Unterschiede in der Art des Umklammerns feststellen könnte.

Die Tätigkeit des Stranges wäre dann also folgendermaßen aufzufassen: Der Druck, den der tätige Muskel auf den Strang ausübt, wird vom Strange aufgenommen und als Reiz an das Zentralorgan weitergegeben. Sobald nun der Tonus des Muskels nicht im Einklang steht mit dem Widerstande, den die Krallen im Substrat finden, wird vom Zentralorgan aus der Tonus reguliert und dadurch ein den Umständen entsprechendes festeres oder loserer Umklammern des Astes, auf dem der Vogel sitzt, veranlaßt. Da wahrscheinlich dieser ganze Vorgang sich auf dem Wege eines Reflexbogens abspielt, also garnicht erst zum Bewußtsein des Vogels gelangt, so ist damit, dem Tiere selbst unbewußt, immer ein sicheres Sitzen ohne Ueberanstrengung oder Ermüdung gewährleistet, solange bis zum Zwecke des Abfliegens oder einer Veränderung der Stellung vom Zentralorgan her ein anderer Tonus des Muskels veranlaßt wird. Die ganze Einrichtung hätte dann aber den Zweck, das Zentralnervensystem zu entlasten, sodaß dieses sich nur bei einer absichtlichen Veränderung in der Tätigkeit des Fußes einzumischen brauchte.

Nachdem ich damit etwas vorweggenommen habe, auf das ich in einem späteren Kapitel noch einmal zurückkommen werde, möchte ich hier noch kurz eine andere Frage berühren: ich benutzte des reichhaltige Material, das ich im Verlaufe der eben beschriebenen Versuche gewonnen hatte, um zu ermitteln, ob die Größe der H. K., wie ja zu vermuten ist, in Beziehung zur Größe des Vogels steht. Ich suchte aus einer Reihe von Strängen die größten H. K. heraus und maß dieselben. Dabei ergab sich, daß innerhalb der Familie die Größe der H. K.

tatsächlich weitgehend von der Größe des Tieres abhängt, daß man aber, wenn man Tiere verschiedener Familien miteinander vergleicht, öfters bei dem kleineren Vogel die größeren H. K. findet. So hat z. B. die Uferschnepfe (*Limosa lapponica*) kleinere H. K. als die Rauchschwalbe (*Hirundo rustica*). Um ein Bild davon zu geben, daß tatsächlich innerhalb der Familien die Größe der H. K. mit der Größe des Vogels wächst, gebe ich einige Beispiele:

	Größe der größten H. K. in mm		Körpergewicht (nach Heinroth)
<i>Haematopus ostralegus</i> L.	0,52	0,11	500 g
<i>Tringa totanus</i> (L.)	0,36	0,12	130 g
<i>Lymnocyptes minimus</i> (Brünn)	0,3	0,07	
<i>Charadrius hiaticula</i> L.	0,25	0,04	60 g
<i>Calidris alpina</i> (L.)	0,24	0,05	50 g
oder:			
<i>Garrulus glandarius</i> (L.)	0,65	0,1	175 g
<i>Coccyz monedula</i> L.	0,62	0,15	225 g
<i>Chloris chloris</i> (L.)	0,45	0,1	28 g
<i>Sylvia borea</i> (Bodd.)	0,3	0,06	20 g
<i>Muscicapa hypoleuca</i> Pall.	0,23	0,05	13 g
oder:			
<i>Microstictus fulvus</i> (Q. u. G.)	0,5	0,12	
<i>Picus viridis</i> L.	0,42	0,1	
<i>Dryobates major</i> (L.)	0,25	0,07	80 g

Leider kann ich nicht die Gewichte aller Vögel angeben, da ich vielfach nicht den ganzen Vogel, sondern nur die Beine erhielt. Die angeführten Gewichte entnehme ich dem Werke von HEINROTH „Die Vögel Mitteleuropas“.

Die Herbstschen Körperchen des Flügels.

Auch im Flügel hatte HERBST (16) Gruppen von Lamellenkörperchen entdeckt, und zwar, wie er schreibt, zwischen den Vorderarmknochen. Außer LEYDIG (29) ist kein Autor wieder auf diese Gruppe näher eingegangen. Ich habe auch diesem Fundorte mein Interesse zugewandt und gebe im folgenden eine genaue Beschreibung:

Gewöhnlich finden sich zwei Gruppen von H. K., eine am Radius und eine an der Ulna. Meist liegen die H. K. einzeln oder in kleinen Gruppen hintereinander. Nur, wenn es ihrer sehr viele sind, wie ich das bei *Porphyrio*, *Accipiter* und *Acryllium* fand, kann man hier von einem ununterbrochenen „Strang“ reden. Doch hat ein solcher Strang im Flügel nur geringe Ähnlichkeit mit dem im Unterschenkel gelegenen Strang. Besondere Gefäße sind nicht sichtbar. Außerdem liegt er innerhalb der Ansatzfläche des Muskels, sodaß die

einzelnen H. K. zwischen zahlreichen inserierenden Faserbündeln eingeklemmt sind. Man präpariert die Gruppen am besten, indem man vorsichtig an einem Ende beginnend Millimeter für Millimeter den betreffenden Muskel mit einer Nadel von seiner Ansatzfläche abhebt und dabei ständig die freigelegten Flächen mit einer ca. 40-fachen Vergrößerung betrachtet. Meist wird dann ein Teil der H. K. auf dem Knochen liegen bleiben, während andere zwischen den losgelösten Muskelfasern hängen. Eine genaue Zählung der H. K. ist sehr schwierig, da man immer damit rechnen muß, einzelne zwischen den Muskelfasern versteckte Exemplare zu übersehen.

Die Gruppe am Radius liegt in der Ansatzfläche des *Musculus extensor pollicis longus*, die Gruppe an der Ulna in der Ansatzfläche des *Musculus flexor digitorum profundus*. Beide Muskeln sind Hilfsmuskeln beim Fliegen, die unabhängig von der Bewegung des Armes und der Hand eine Veränderung in der Stellung der äußersten Handschwingen hervorzurufen vermögen. *M. extensor pollicis longus* streckt den Daumen, *M. flexor digit. profundus* streckt den Index, zieht die Finger abwärts und bewirkt dadurch eine leichte Pronierung der äußeren Handschwingen.

Beide Muskeln besorgen also zusammen das, was der Flieger „Verwindung“ nennt, d. h. sie ändern während des Fluges die Form der Flügelenden. Wir müssen daher annehmen, daß die beiden Muskeln von Bedeutung für die Stabilisierung des Fluges sind. Hierfür spricht auch der Umstand, daß ich beim Brillenpinguin, dessen Vorderarmmuskulatur sehr schwach entwickelt ist, keine H. K. im Flügel fand.

Ich gebe in der folgenden Tabelle die Zahl der bei einigen untersuchten Arten im Flügel gefundenen H. K. an, weise aber darauf hin, daß diese Zahlen Mindestzahlen sind, d. h. daß es aus den oben erwähnten Gründen nicht unmöglich ist, daß mir bei der Untersuchung einzelne H. K. entgangen sind:

	Am Radius, in der Insertion des <i>M. ext.</i> <i>pollicis longus</i>	An der Ulna, in der Insertion des <i>M. flex.</i> <i>digitorum profundus</i>
<i>Columba livia domestica</i>	6	28
<i>Alectoris saxatilis</i> Meyer	—	8
<i>Pavo cristatus</i> L.	16	9
<i>Spheniscus dermersus</i> L.	—	—
<i>Porphyrio calvus</i> Vieill.	56	8
<i>Accipiter nisus</i> L.	73	30
<i>Acryllium vulturinum</i> (Hardw.)	46	38

Ich habe mir große Mühe gegeben, möglichst genaue Zahlen zu erzielen, doch stellte sich heraus, daß es technisch unmöglich war, sicher zu sagen, daß mit der Zählung auch wirklich alle H. K. erfaßt wurden.

Wenn wir in diesem Falle die Frage nach der Funktion stellen, so müssen wir, ebenso wie bei dem im Unterschenkel gelegenen Strange, eine Beziehung zu den Muskeln annehmen, in deren Ansatzfläche sie liegen. Andere Organe, die einen Einfluß ausüben könnten, liegen nicht in der Nähe, und die Gefäßversorgung ist minimal. Eine Kontrolle der Tätigkeit der betr. Muskeln scheint sogar noch besser möglich zu sein, da die H. K. ja zwischen den einzelnen Faserbündeln des Muskels liegen und so auch den geringsten Schwankungen im Tonus des Muskels ausgesetzt sind. Daß die einzelnen Faserbündel des Muskels aber bei ihrer Kontraktion, bei der sie sich ja verdicken, einen zwischen ihnen liegenden Körper dem Grade ihrer Kontraktion entsprechend drücken müssen, liegt klar auf der Hand. Auch in diesem Falle ist die nächstliegende Annahme die, daß die H. K. der Kontrolle der beiden Muskeln dienen, also ebenfalls an der Stabilisierung des Fluges, vermutlich auf dem Wege eines Reflexbogens, beteiligt sind.

Welche Folgerungen

hinsichtlich der Funktion können wir aus den Lagebeziehungen ziehen?

Überschauen wir nun alle die beschriebenen Vorkommen von H. K., so finden wir einige Züge, die allen gemeinsam sind: Sämtliche HERBSTSche Körperchen liegen an Stellen, an denen sie irgendwelchen mechanischen Druckschwankungen ausgesetzt sind, und alle liegen sie so, daß sie demjenigen Organ, von dem die Druckschwankungen ausgehen, eine möglichst große Oberfläche bieten.

Ein großer Teil von ihnen liegt an Stellen, an denen sich nur wenige Gefäße finden. Gerade die Anwesenheit von Gefäßen in den Knochenwaben des Schnepfenschnabels aber dient CLARA (6) als wichtiges Argument für seine Theorie, daß die H. K. als Osmometer funktionieren. Das andere Argument, nämlich die Annahme, daß die Schnepfe in ihrer Schnabelspitze gar kein Tastgefühl braucht, da sie nicht fähig sei, ihre Schnabelspitze zu öffnen, wenn sie dieselbe in den Boden eingebohrt hat, ist bereits von SCHUMACHER (39) widerlegt worden. SCHUMACHER zeigt, daß ein Öffnen der Schnabelspitze in eingebohrtem Zustande sehr wohl möglich ist, und daß die Schnepfe wahrscheinlich auch mit der Schnabelspitze fühlt, ob ein Wurm in der Nähe sich bewegt. Ich selbst habe mich bei *Limosa limosa* davon

überzeugen können, daß sie nicht etwa durch Bohren mit dem Schnabel die Würmer veranlaßt, zur Oberfläche zu kommen, sondern daß sie die Würmer aus dem Boden hervorzieht. Um die Würmer aber im Boden zu finden, muß die Schnepfe ein deutliches Tastempfinden im Schnabel haben. Ja, ich möchte sogar so weit gehen, anzunehmen, daß die Bildung der Knochenwaben keinem anderen Zweck dient als dem, die einzelnen Gruppen von H. K. gegeneinander abzuschirmen, sodaß das Tier nicht nur die Druckschwankungen wahrnimmt, die ein sich bewegender Wurm verursacht, sondern auch feststellen kann, aus welcher Richtung der Reiz kommt. Dann wäre also der Schnepfenschnabel ein Organ zum „Richtungsfühlen“. Berücksichtigt man ferner, wie weich die Schnabelhaut der Schnepfe gerade im Gebiete der Knochenwaben ist, so verliert auch die Annahme CLARAS, daß durch die Schnabelhaut jede äußere mechanische Druckeinwirkung abgeschirmt wird, an Wahrscheinlichkeit. Auch beim festen Hornschnabel der Fringilliden ist die Annahme berechtigt, daß hier die H. K. den Druck perzipieren, den die Schnabelscheide gegen den knöchernen Schnabel ausübt. Die Gründe, die mich veranlassen, auch den H. K. des Papageienschnabels eine Druckperzipierende Funktion zuzuschreiben, habe ich bereits oben erörtert. Auch die Anwesenheit von H. K. in der außerordentlich tastempfindlichen Spechtzunge, in der Gaumenhaut, an den Federn, in der Fußsohle, im Schnabelwulst und in der Kloakenschleimhaut spricht für eine solche Funktion.

Und endlich sei noch folgende Erwägung angestellt: Wenn die H. K. wirklich Osmometer wären, dann würde sich ihre Tätigkeit so vollziehen, daß sie je nach der Stärke des osmotischen Druckes in der umgebenden Körperflüssigkeit mehr oder weniger Wasser durch Diffusion in sich aufnehmen. Dadurch würde sich ihr innerer Druck und die Ionenkonzentration ihres Inhaltes ändern, und diese beiden Faktoren würden zusammen eine veränderte Wirkung auf die Nervenendigung ausüben. Ein mechanischer Druck aber, der von außen auf das H. K. wirken würde, wäre geeignet, dieses Resultat zu fälschen, da er sich zu dem Innendruck des H. K. addieren würde und so eine Veränderung in der Ionenwirkung auf den Nerven zur Folge hätte. Da aber alle H. K. an Stellen liegen, an denen sie solchen wechselnden mechanischen Drucken ausgesetzt sind, erscheint mir eine Funktion als Osmometer undenkbar. Ich möchte im Gegenteil behaupten, daß sie die mechanischen Druckschwankungen aufnehmen, und daß eine Fälschung dieser Empfindungen durch den osmotischen Druck, wenn sie überhaupt vorhanden ist, so gering ist, daß sie praktisch keinen Einfluß hat.

Experimentelle Untersuchungen an den Herbstschen Körperchen im Unterschenkel der Haustaube.

Um mich davon zu überzeugen, daß die im Flügel und im Unterschenkel befindlichen Gruppen tatsächlich, wie ich das schon vermutet hatte, Kontrollorgane derjenigen Muskeln seien, an resp. in denen sie liegen, unternahm ich eine Reihe von Versuchen an lebenden Tauben. Ich wählte für meine Untersuchungen den im Unterschenkel gelegenen Strang, da dieser am leichtesten auf operativem Wege erreichbar ist. Wichtig war es nun, für diese Versuche die geeignete Methode zu finden. Eine Durchschneidung des N. ischiadicus, wie sie bereits KRAUSE (28) durchführte, kam nicht in Frage, da durch einen solchen Eingriff ja nicht nur der Strang, sondern auch dessen ganze Umgebung, an deren Intaktbleiben mir sehr liegen mußte, ausgeschaltet würde. Eine Beeinflussung des Stranges allein war nur möglich durch dessen Durchschneidung in seinem obersten Teile, oder aber durch eine Reizung mittels eingeeilter Elektroden. Ich wählte nach einem Durchschneidungsversuche, der zu keinem einwandfreien Resultat führte, den letzteren Weg. Die Versuche, die nun durchzuführen waren, mußten sich folgendermaßen gestalten:

1. Anlegen einer Elektrode an den Strang. Nach erfolgter Einheilung der Elektrode: Reizung des Stranges mittels elektrischer Ströme und Beobachtung des Reizerfolges.

2. Feststellung, wie weit sich die Reizung in der Umgebung des Stranges bemerkbar macht, wie weit also bei der Versuchsanordnung eine Beeinflussung des Reizerfolges durch Mitreizung anderer Organe eintritt.

3. Kontrolle der Ergebnisse aus 1) und 2) durch Reizung desjenigen Organes, dessen Tätigkeit durch den Strang reguliert oder kontrolliert wird.

Versuchstiere:

Als Versuchstiere wählte ich Haustauben, einerseits, weil sie mir wegen ihrer bequemen Haltung und ihrer für die Operationen geeigneten Größe brauchbar erschienen, andererseits weil ihr Strang durchaus dem „Normaltyp“ entspricht.

Elektrode:

Die Verwendung unpolarisierbarer Elektroden schloß sich aus, da es wesentlich war, daß die Elektrode einen möglichst geringen Raum einnahm. Ich wählte als Material feinen Silberdraht. Zwei Drähte

wurden zunächst einzeln mit Gummilösung bestrichen, bis der entstandene Mantel stark genug war, um ein Durchschlagen der Isolation zu verhindern. Alsdann wurden die nun gegeneinander isolierten beiden Drähte parallel aneinander gelegt, durch einige Fadenschlingen aneinander gebunden und noch mehrmals mit Gummilösung bestrichen. Nachdem das Drahtpaar vollkommen getrocknet war, wurde die Spitze hergerichtet: Die Enden der beiden Drähte wurden nach einer Seite herausgebogen, sodaß sie in ca. 1 mm Abstand voneinander aus dem Stabe herausragten. Dann wurden die beiden Enden blank geschabt. Die Elektrode hatte nun die in Abb. 14 dargestellte Form. Sie wurde mehrmals an eine Batterie von ca. 4 Volt Spannung angeschlossen und in einer Lösung von Kochsalz und Phenolphthalein geprüft. Wenn sich dann herausstellte, daß die Elektrode gut isoliert war und nur an den beiden Häkchen in leitende Verbindung mit der Lösung trat, so schritt ich zur Operation. Es zeigte sich, daß die verwendete Gummiisolierung hinreichend elastisch war, sodaß sie auch bei Biegung der Elektrode nicht litt.

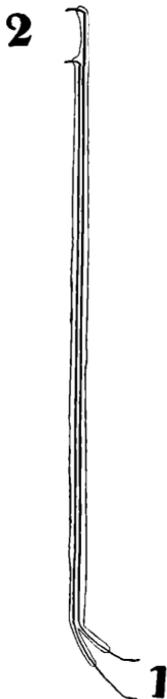


Abb. 14.

Elektrode, wie sie bei den Reizversuchen verwendet wurde. (1) Freie Pole, die an den Stromkreis angeschlossen werden; (2) Die in den Strang einzuwickelnden Pole.

Technik der Operation:

Das Versuchstier wurde in ein Leinentuch eingewickelt, sodaß es sich nicht bewegen konnte. Durch einen Schlitz im Tuche wurde das zu operierende Bein herausgezogen. Dann wurden, um eine örtliche Betäubung hervorzurufen, durch mehrere Einstiche teils subcutan, teils intramuskulär, zwei ccm einer wässerigen $\frac{1}{2} \text{ } \frac{0}{10}$ igen Novokainlösung injiziert, der einige Tropfen Suprarenin zugesetzt waren. Nunmehr wurde das Bein, das nach der Injektion unbeweglich war, gerupft. An der äußeren Seite wurde die Haut vom Intertarsalgelenk aufwärts bis fast zum Kniegelenk aufgeschnitten. Nach Durchtrennung der darunter gelegenen Fascie wurden abermals zwei ccm des Anästheticums injiziert. Nun wurden mittels stumpfer Lidhalter (um

eine Beschädigung der Muskeln zu vermeiden), *M. peroneus longus* und *M. tibialis anticus* nach der einen, und *M. gastrocnemius externus* sowie die Gruppe der tiefen Beuger nach der anderen Seite gezogen, sodaß *M. flexor profundus* frei lag. Letzterer wurde dann vom Intertarsalgelenk aufwärts gehend so weit als jeweils erforderlich von seiner Insertionsfläche an der Fibula abgetrennt. Nunmehr lag der Strang frei (Abb. 13). Die Elektrode wurde eingeführt und mit den beiden Haken in die elastischen Bänder, die die Fibula mit der Tibia verbinden, eingehakt. Dann wurden die Muskeln wieder in ihre alte Lage gebracht, die durchtrennte Fascie zusammengeschoben und der Hautschnitt durch eine Knopfnah geschlossen. Die Elektrode ragte dann dicht oberhalb des Intertarsalgelenkes aus dem Unterschenkel heraus und konnte durch ihre Lage in der von Fibula und Tibia gebildeten Rinne die Muskeln nicht in ihrer Tätigkeit behindern. Das Tier wurde in einen kleinen Käfig gebracht, in dem es wenig Bewegungsfreiheit hatte. Meist begann es schon wenige Stunden nach der Operation Nahrung zu sich zu nehmen. Schwere Schädigungen des Allgemeinbefindens traten nicht auf, lediglich das operierte Bein wurde mehrere Tage lang geschont. Der Blutverlust während der Operation war, dank dem Zusatz von Suprarenin zum Anästheticum, verhältnismäßig geringfügig.

Nach 5--6 Tagen, in manchen Fällen schon früher, konnte das operierte Bein wieder (anscheinend ohne Beschwerden) benutzt werden. Die Zehen wurden wieder gebeugt und gestreckt und das Tier schonte das Bein nicht mehr. Nur in einem Falle beobachtete ich, daß das Tier an der herausragenden Elektrode herumarbeitete.

Die Reizung:

Einige Tage nachdem das Tier keinerlei Störungen mehr zeigte, erfolgte die Reizung. Den Strom entnahm ich einer Laternenbatterie, (Kastenbatterie) von 4 Volt Spannung. In den Stromkreis wurde eine Wasserstrecke von variabler Länge eingeschaltet, die als Widerstand diente. Das Tier wurde in Rückenlage so festgehalten, daß es das zu untersuchende Bein frei bewegen konnte. Darauf wurden die beiden freien Pole der Elektrode blank geschabt und zur Reizung kurz mit den angefeuchteten Polen des Stromkreises in Berührung gebracht. Es mußte dann, so lange die Berührung andauerte, ein Gleichstrom zwischen den beiden Haken der Elektrode fließen, der das zu reizende Organ bei richtiger Lage der Elektrode berührte.

Zunächst betrug die Länge der eingeschalteten Wassersäule 20 cm. Bei diesem hohen Widerstande erfolgte in keinem Falle eine Beant-

wortung des Reizes. Allmählich wurde der Widerstand dann verringert, bis eine Reaktion erfolgte. Durch dieses Verfahren wurde eine Beeinträchtigung des Ergebnisses durch zerstörende Wirkung zu starker Ströme ausgeschaltet. Auch war durch einen Vergleich der Länge der eingeschalteten Wassersäulen ein Vergleich der Reizschwellen bei den einzelnen Versuchen möglich. Ich gehe nunmehr zu einer kurzen Beschreibung der einzelnen Versuche über:

I. Der erste Versuch diente lediglich als Vorübung. Die Operation erfolgte in der beschriebenen Weise, doch wurde keine Elektrode eingelegt. Nach 11 Tagen war die Wunde vollkommen verheilt. Eine Schädigung durch das Anästheticum resp. eine Sepsis trat nicht ein.

II. Es wurde der Versuch gemacht, den Strang zu durchschneiden. Hierbei wurden jedoch *M. flex. digit. profundus* und *Art. tibialis* beschädigt. Die Blutung konnte durch Kompression gestillt werden. Infolge der Verletzung des Muskels trat jedoch eine Störung in der Funktion der vierten Zehe ein. Diese wurde wie eine Wendezehe beim Sitzen nach rückwärts geschlagen.

III. Die Elektrode wurde in der geschilderten Weise an den Strang gebracht. Nach 4 Tagen war das Bein wieder gebrauchsfähig. Am 8. und 9. Tage nach der Operation wurde je eine Reihe von Reizversuchen gemacht. Die Reizschwelle lag etwa bei einer Länge der Wassersäule von 10 cm. Bei jedem Stromstoße trat eine ganz leichte Flexion im Intertarsalgelenk ein, verbunden mit einer deutlichen Streckung der Zehen, insbesondere der 2. und 4. Sehr schön war dies sichtbar, wenn der Fuß einen Gegenstand (Stab, Finger) umklammert hielt, der dann bei jeder Reizung losgelassen wurde. Der Befund am getöteten Tier ergab, daß die Elektrode in der beabsichtigten Weise am Strange lag. Herr Prof. Dr. STRESEMANN hatte die Güte, sich an dieser Untersuchung zu beteiligen.

IV. Eine Elektrode, deren gabelförmig auseinanderragende blanke Pole ca. 1 mm lang waren, wurde so unter den *M. flexor profundus* gebracht, daß ein zwischen den Polen fließender Strom wohl den *M. flexor profundus*, nicht aber den Strang treffen konnte. Nach 5 Tagen, nachdem die Wunde verheilt und der Fuß vollkommen gebrauchsfähig war, wurde die Reizung vorgenommen. Bei derselben Reizschwelle wie im vorigen Versuche wird bei jeder Reizung die Hinterzehe leicht

gebeugt. Bei einer Verkürzung der Wassersäule auf 5 resp. 3 cm wurden auch die 4. und die 3. Zehe gebeugt. Dies war einerseits sichtbar, wenn die Zehen vor der Reizung gestreckt waren, andererseits wurde es deutlich, wenn der Fuß einen Finger umklammerte. Bei jeder Reizung wurde der Griff für einen Augenblick fester. Auch bei diesem Versuche war Herr Prof. Dr. STRESEMANN anwesend.

Bei den Versuchen V, VI und VII beabsichtigte ich, wie im Versuch III eine Elektrode an den Strang zu legen, um dann später, nachdem dieselbe eingehilt war, den Strang oberhalb der Reizstelle zu durchtrennen. Die drei Versuche mißlingen jedoch. Bei V wurde Art. tibialis verletzt und das hierbei entstandene Hämatom zusammen mit der Elektrode ausgestoßen. Bei VI verschob sich die Elektrode während des Einheilungsprozesses und behinderte den Muskel. Bei VII wurde die Elektrode nach 11 Tagen ausgestoßen, vermutlich, weil sie nicht genügend befestigt war.

VIII. Diese drei Mißerfolge veranlaßten mich, im folgenden Versuche die Durchschneidung des Stranges gleichzeitig mit dem Anlegen der Elektrode an den Strang vorzunehmen. Dadurch wurde erreicht, daß zwar der Strang gereizt wurde, daß der Reiz aber nicht zum Zentralorgan gelangen konnte, sodaß die Beantwortung der Stromschläge anzeigen mußte, wie stark die Umgebung des Stranges durch den Reiz beeinflußt wird.

Drei Tage nach der Operation war das Bein wieder voll gebrauchsfähig. Eine Reizung unter Vorschaltung des bei den früheren Versuchen verwendeten Widerstandes hatte keinen Erfolg. Erst nach Ausschaltung des gesamten Widerstandes, also bei der vollen Stromstärke der Batterie wurde die Reizung durch eine ganz schwache abduktorische Zuckung der vierten Zehe beantwortet.

Diskussion der experimentellen Ergebnisse.

Eine Reizung des Stranges hat zum Erfolg ein Erschlaffen des *M. flex. profundus* und eine Kontraktion der Zehenstrecker (III). Wird der Strang oberhalb der Reizstelle durchtrennt, sodaß die vom Strange selbst aufgenommenen Reize nicht fortgeleitet werden können, so tritt keine Reaktion ein (VIII). Die im Versuch VIII erfolgende Zuckung der vierten Zehe ist so schwach und tritt erst bei so starken Reizen ein, daß wir eine Beeinflussung des Ergebnisses von Versuch III durch Mitreizung der Umgebung des Stranges nicht annehmen können.

Da außerdem eine direkte Reizung des *M. flex. profundus* (IV) gerade den entgegengesetzten Erfolg hat wie die Reizung des Stranges, kommen wir zu dem Resultat, daß die Reizung des Stranges durch ein Erschlaffen des *M. flexor profundus* und Kontraktion der Zehenstrecker beantwortet wird.

Dieser Vorgang dürfte rein reflektorisch sein, da die Tiere während der Reizung durch keine Bewegung verrieten, daß ihnen die Reize zu Bewußtsein kamen. Dieses Resultat bestätigt aber die auf pag. 401 ausgesprochene Vermutung, daß zwischen Strang und Muskel eine Wechselbeziehung besteht, die wir uns nur erklären können, wenn wir annehmen, daß der Strang ein Kontrollorgan des für die Funktion des Kletterns und Sitzens außerordentlich wichtigen *M. flexor digit. profundus* ist. Eine solche Kontrolle ist aber nur möglich durch Perzeption der Druckschwankungen des tätigen Muskels. Eine zu starke Anspannung des Muskels (die zu vorzeitiger Ermüdung führen würde) hat also denselben Erfolg wie die in den Versuchen angewandte künstliche Reizung des Stranges. Mithin sind also die HERBSTSchen Körperchen des Unterschenkels druckempfindlich.

Zusammenfassung und Schluß.

Die Betrachtung der Lagebeziehungen zu den umgebenden Organen hat gezeigt, daß die HERBSTSchen Körperchen eine druckregistrierende Tätigkeit ausüben. Aus dem Experiment sahen wir, daß auch diejenigen H. K., die sich an oder in Muskeln finden, Druckschwankungen aufnehmen. Der perzipierte Druck ist rein mechanischer Natur. Eine Aufnahme der Veränderungen im osmotischen Druck der Gewebsflüssigkeit kommt nicht in Frage, da die Lage der H. K. keine unverfälschte Perzeption osmotischer Drucke zuläßt. Auch eine Beziehung zum Blutdruck ist nicht anzunehmen, da sich ein großer Teil der HERBSTSchen Körperchen an Stellen findet, an denen die Versorgung mit Gefäßen sehr schwach ist.

Das regelmäßige und häufige Vorkommen HERBSTScher Körperchen in den Federfluren und an den Schwung- und Schwanzfedern berechtigt zu der Vermutung, daß die HERBSTSchen Körperchen für die Ordnung des Gefieders verantwortlich sind und bei unordentlicher Lage der Federn den Schüttelreflex auslösen.

Die an nackten Hautstellen, in der Fußsohle, in der Gaumenhaut, in der Zunge und im Schnabel befindlichen HERBSTSchen Körperchen nehmen mechanischen Druck im Sinne von Tastreizen wahr.

Die HERBSTSchen Körperchen an oder in Muskeln sind Kontrollorgane, die die Spannung der betreffenden Muskeln perzipieren.

Die HERBSTSchen Körperchen der Bürzeldrüse dürften den Druck registrieren, den die in der Drüse befindliche Flüssigkeit ausübt, werden also den Füllungsgrad der Drüse anzeigen. Außerdem nehmen sie den Druck auf, den der Vogel beim Ausdrücken der Drüse mit dem Schnabel auf dieselbe ausübt.

Von den HERBSTSchen Körperchen der Kloakenschleimhaut können wir annehmen, daß sie als Genitalnervenkörperchen der Vermittlung von Wollustempfindungen dienen.

Im Gegensatz zu M. CLARA, der aus der Lage der HERBSTSchen Körperchen in den Knochenwaben des Schnepfenschnabels folgerte, daß eine Tastfunktion derselben ausgeschlossen sei und daß sie der Perzeption osmotischer Druckschwankungen dienen, kommen wir durch die Untersuchung aller bisher bekannten HERBSTSchen Körperchen und durch das Experiment zu dem Ergebnis, daß die HERBSTSchen Körperchen mechanischen Druck aufnehmen und daß diese Perzeption mechanischen Druckes an manchen Stellen (z. B. im Schnepfenschnabel, in der Zunge) in einer solchen Form vor sich geht, daß wir von einer Vermittlung von Tastempfindungen reden können.

Ein Vergleich des Baues und der Lage der VATER-PACINISchen Körperchen der Säugetiere und der Kolbenkörperchen der Reptilien mit den HERBSTSchen Körperchen der Vögel läßt vermuten, daß dieselben den gleichen Funktionen dienen. RAMSTRÖM (36) wies nach, daß eine Verschiebung des Peritoneum parietale beim Menschen Schmerzen verursachte, die vom Patienten als „Bauchgrimmen“ empfunden wurden. Die Vermutung, daß diese Empfindung von den VATER-PACINISchen Körperchen vermittelt wurde (die bei der Verschiebung des Peritoneums gezerzt, resp. gedrückt wurden) liegt nahe.

Literaturverzeichnis.

1. ASKANAZY, M. VATER-PACINISche Körperchen im Stamme des menschlichen Nervus tibialis. *Anatom. Anz.* 8, 1893, p. 423.
2. BOTEZAT, E. Die Nervenendapparate in den Mundteilen der Vögel. *Zeitschr. f. wissenschaft. Zoolog.* 84, 1906, p. 205.
3. — Die sensiblen Nervenendapparate in den Hornpapillen der Vögel. *Anatom. Anz.* 34, 1909, p. 449.
4. BRAUN, M. Die Entwicklung des Wellenpapagei's. Würzburg 1879.
5. CARRIÈRE, J. Kurze Mitt. zur Kenntnis der HERBSTSchen und GRANDRYschen Körperchen im Schnabel der Ente. *Arch. f. mikrosk. Anatomie*, 21, 1882, p. 146.

6. CLARA, M. Ueber den Bau des Schnabels der Waldschnepfe. Zeitschr. f. mikr.-anat. Forschung, 3, 1925, p. 1.
7. DOGIEL, A. S. Zur Frage über den Bau der HERBSTSchen Körperchen und die Methylenblaufixierung nach BETHE. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie, 66, 1899, p. 358.
8. — Ueber die Nervenendigung in den GRANDRYschen und HERBSTSchen Körperchen im Zusammenhang mit der Frage der Neuronentheorie. Anatom Anz. 25, 1904, p. 558.
9. DOGIEL, A. S. Zur Frage über den Bau der VATER-PACINISchen und HERBSTSchen Körperchen und über das Verhalten der Blutgefäße zu denselben. Folia neuro-biologica. IV, 1910, p. 218.
10. GEBERG, A. Ueber die Innervation der Gaumenhaut bei Schwimmvögeln. Intern. Monatsschr. f. Anatomie und Physiologie. X, 1893, p. 205.
11. GOUJON, E. Sur un appareil de corpuscules tactiles dans le bec des perroquets. Journ. de l'anatomie et de la physiologie 6, 1869, p. 449.
12. GRANVIK, H. Untersuchungen über die Glandula uropygii. Arkiv för Zoologi 8, 1913, p. 1.
13. HEIDECCKE, E. Ueber den Schnabelwulst des jugendlichen Sperlings. Inaug.-Diss. Leipzig 1897.
14. HEINROTH, O. Bewegungsstudien. Sitzungsber. Ges. naturf. Freunde Berlin 1929, p. 333.
15. HERBST, G. Die PACINISchen Körperchen und ihre Bedeutung. Göttinger gelehrte Anzeigen. 1848, p. 1617.
16. — Göttinger gelehrte Nachrichten 1849, nr. 5, p. 129.
17. — " " " 1850, p. 204.
18. — " " " 1851, nr. 12, p. 161.
19. HERRINGA, G. C. Le développement des Corpuscules de GRANDRY et de HERBST. Archives néerl. des Sciences exactes. Sér. III, B. Tome III, 1917, p. 235.
20. HESSE, FR. Ueber die Tastkugeln des Entenschnabels. Arch. f. Anatomie und Entwicklungsgesch. 1878, p. 288.
21. IHDE, Ueber angebliche Zahnanlagen bei Vögeln. Arch. f. mikrosk. Anatomie. 79, 1912, p. 247.
22. IHLDER, Die Nervenendigung in der Vogelzunge. Arch. f. Anatomie, Physiol. und wissensch. Medizin. 1870, p. 238.
23. JOBERT, Etudes d'anatomie comparée sur les organes du toucher. Annales des Sciences Naturelles. V. Sér., Tome XVI, 1872.
24. — Recherches sur la structure intime du bec de la Spatule. Compt. rend. de l'Académie des Sciences 75, 1872, p. 1780.
25. JURJEW, E. Ueber die Natur der zweiten dünnen Faser, die an die inkapsulierten sensiblen Nervenendapparate herantritt. Archiv. Russ. Anat. Hist. Embryol. 1927, 6, p. 319.
26. KALLIUS, E. Endigungen sensibler Nerven bei Wirbeltieren. Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgesch. 5, 1895, p. 55.
27. KEY, A. und RETZIUS, G. Studien in der Anatomie des Nervensystems und des Bindegewebes. Bd. II, Stockholm 1876.
28. KRAUSE, W. Die terminalen Körperchen der einfach sensiblen Nerven. Hannover 1860.

29. LEYDIG, FR. Ueber die VATER-PACINISCHEN Körperchen der Taube. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. 5, 1854, p. 75.
30. — Ueber den Bau, insbesondere der VATERschen Körper, des Schnabels der Schnepfe. Arch. f. mikrosk. Anat. 4, 1868, p. 195.
31. LUDWIG FERDINAND, PRINZ VON BAYERN. Ueber Endorgane der sensiblen Nerven in der Zunge der Spechte. Sitzungsber. k. bayr. Akademie d. Wissensch. math.-physik. Klasse. 1884, p. 183.
32. MERKEL, FR. Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut. Göttinger gelehrte Nachrichten. 1875, nr. 5, p. 123.
33. — Die Tastzellen der Ente. Archiv f. mikrosk. Anatomie. 15, 1878, p. 415.
34. — Ueber die Endigungen der sensiblen Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock 1880.
35. MICHALLOW, Die Struktur der typischen VATER-PACINISCHEN Körperchen und ihre physiologische Bedeutung. Folia neuro-biologica 2, 1909, p. 603.
36. RAMSTRÖM, M. Anatomische und experimentelle Untersuchungen über die lamellosen Nervenendkörperchen im Peritoneum parietale des Menschen. Anatom. Hefte Abt. I, Bd. 36, 1908, p. 308.
37. SALA, G. Untersuchungen über die Struktur der PACINISCHEN Körperchen. Anatom. Anz. 16, 1899, p. 193.
38. SCHUMACHER, S. Arterio-venöse Anastomosen in den Zehen der Vögel. Arch. f. mikrosk. Anatomie, 87, 1916, p. 309.
39. — Zur Mechanik und Verwendungsart des Schnepfenschnabels. Zeitschr. f. Morphologie und Oekologie. 15, 1929, p. 90.
40. SOKOLOV, A. Zur Frage über die Endigungen der Nerven in den VATER-PACINISCHEN Körperchen. Anatom. Anzeiger 16, 1899, p. 452.
41. STRESEMANN, E. Aves, in Handbuch der Zoologie, Bd. VII, 2. Hälfte.
42. SZYMONOWICZ, L. Ueber den Bau und die Entwicklung der Nervenendigungen im Entenschnabel. Arch. f. mikrosk. Anatomie 48, 1897, p. 329.
43. TAMURA. Die Folgen der Nervendurchschneidung im Entenschnabel. Arch. f. Entwicklungsmech. 51, 1922, p. 552.
44. VAN DE VELDE, E. Die fibrilläre Struktur in den Nervenendorganen der Vögel und Säugetiere. Anatom. Anzeiger, 31, 1907, p. 621.
45. WILL, J. G. Einige Bemerkungen über die VATERschen Körperchen der Vögel. Sitzungsberichte der mathemat.-naturwissensch. Klasse der Kaiserl. Akademie d. Wissenschaften, Wien 1850, p. 213.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Journal für Ornithologie](#)

Jahr/Year: 1931

Band/Volume: [79_1931](#)

Autor(en)/Author(s): Schildmacher Hans Egon Wilhelm

Artikel/Article: [Untersuchungen über die Funktion der Herbstschen Körperchen 374-415](#)