

ERGEBNISSE DER BIOLOGIE

HERAUSGEGEBEN

VON

K. v. FRISCH · R. GOLDSCHMIDT
MÜNCHEN BERLIN-DAHLEM

W. RUHLAND · H. WINTERSTEIN
LEIPZIG ISTANBUL

REDIGIERT VON

W. RUHLAND
LEIPZIG

ELFTER BAND

MIT 142 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1935

ISBN -13: 978-3-642-89201-1 e-ISBN-13: 978-3-642-91057-9

DOI:10.1007/ 978-3-642-91057-9

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1935 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

Softcover reprint of the hardcover 1st edition 1935

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
von Skramlik , Professor Dr. Emil, Jena	
Über den Kreislauf bei den Fischen. (Mit 88 Abbildungen)	I
Jacobs , Dr. Werner, München	
Das Schweben der Wasserorganismen. (Mit 28 Abbildungen)	131
Fischel , Dr. Werner, Münster (Westfalen)	
Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere. (Mit 6 Abbildungen)	219
Marx , Dr. Lore, Kopenhagen	
Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls. (Mit 12 Abbildungen)	244
ten Cate , Dr. J., Amsterdam	
Physiologie des Zentralnervensystems der Fische. (Mit 8 Abbildungen)	335
Namenverzeichnis	410
Sachverzeichnis	418
Inhalt der Bände I—XI	430

Über den Kreislauf bei den Fischen.

Von **EMIL VON SKRAMLIK**, Jena.

Mit 88 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	2
II. Anatomische Vorbemerkungen über das Kreislaufsystem der Fische	3
Bau und Anordnung des Herzens. Arterielle und venöse Bahnen bei verschiedenen Fischarten.	
III. Physiologie des Fischherzens	7
1. Allgemeine Arbeitsbedingungen für das Herz	7
Makroskopischer und mikroskopischer Aufbau des Herzens. Klappen an der Sinus-Vorhof-, Vorhof-Kammergrenze, sowie im Anfangsteil des arteriellen Gefäßstammes, Conus bzw. Bulbus arteriosus. Herzgewicht im Verhältnis zum Körpergewicht. Einbau des Herzens in die Perikardialhöhle. Schlagfrequenz des ausgeschnittenen Herzens und des Herzens im unversehrten Tierkörper. Beziehungen zwischen Herz- und Atemfrequenz; die Lösbarkeit dieses Zusammenhanges. Ernährung des Fischherzens. Überlebensdauer des Herzens.	
2. Die automatischen Eigenschaften des Herzmuskels.	30
Begriff der Automatie. Automatiezentren, sowie Verfahren zu ihrer Ermittlung. Gliederung der verschiedenen Fischarten nach der Anordnung der Automatiezentren. Herzen vom Typus A, Typus B, Typus C. Verhalten der Fischherzen nach Anlegen einer 1. bzw. 2. STANNIUSschen Ligatur. Automatie der Grenze zwischen Kammer und Truncus arteriosus. Leistungsfähigkeit der verschiedenen Automatiezentren. Mikroskopisch-anatomische Beschaffenheit der Automatiezentren.	
3. Die normale Tätigkeitsweise der einzelnen Herzabteilungen	42
Phasen der Herztätigkeit: Systole, Diastole, Ruhepause. Aktive Diastole. Refraktäre Phase. Alles-oder-Nichts-Gesetz. Ausnahmen davon: übermaximale Kontraktionen und Herztreppe, Alternans. Erregungsleitung im Fischherzen. Recht- und rückläufige Erregungsleitung. Leitungsbehinderung bei kurzem Reizintervall. WENCKEBACHsche Perioden. „Sinoven-trikulärer“ Rhythmus. Erregungsleitung und Bahnbreite. Beziehung zwischen recht- und rückläufiger Erregungsleitung. Bahnung der Erregung. Grundlage für die koordinierende Tätigkeit des Fischherzens. Ring-Rhythmus.	

	Seite
4. Die Abhängigkeit der Fischherztätigkeit von der Temperatur.	58
Verhalten der Automatiezentren und der abhängigen Herzabteilungen bei verschiedener Temperatur. Wärmostillstand und Wärmestarre des Herzens. Temperaturgrenzen für die Leistung des Herzens.	
5. Wirkung der künstlichen Reizung auf das spontan schlagende Fischherz	67
Reizung durch konstanten Strom. Chronaxie. Latenz der verschiedenen Herzabteilungen für künstliche Reizung. Erfolg der künstlichen Reizung bei den Fischherzen vom Typus A, B und C. Angaben für die Gültigkeit bzw. Ungültigkeit des Gesetzes der Erhaltung der physiologischen Reizperiode von ENGELMANN. Eingestrente Extrasystolen. Flimmern, Wühlen und Wogen des Fischherzens. Erfolg der frequenten Reizung des Herzens. Tonusfunktion.	
6. Begleiterscheinungen der Herztätigkeit	83
Herzspitzenstoß. Negativer Druck in der Perikardialhöhle. Die elektrischen Erscheinungen am Fischherzen bei der Tätigkeit.	
7. Die Wirkung der äußeren Herznerven auf das Fischherz.	86
Die alleinige parasympathische Innervation des Fischherzens. Herzvaguszentrum und Vagusverlauf. Vagustonus. Fischherztätigkeit nach Durchschneidung der Vagi. Chronaxie der Vaguserregung. Latenz der Vaguswirkung. Die Vaguswirkung bei den Herzen vom Typus A, B und C. Vergleich der Vaguswirkung mit der beim Amphibien- und Reptilienherzen. Reflektorische Beeinflussung des Vaguszentrums. Nervus depressor. Örtliche und intrazentrale Beeinflussung des Vaguszentrums.	
IV. Physiologie des an das Herz angeschalteten Kreislaufsystems	110
Der Blutdruck an verschiedenen Stellen des Kreislaufsystems. Arterien, Kapillaren, Venen. Die Blutdruckschwankungen im Kreislaufsystem. Strömungsverhältnisse in den Fischgefäßen.	
Literatur	123

I. Einleitung.

Der *Kreislauf des Blutes* bei den Fischen ist gegenüber anderen Tierklassen bisher in der Forschung stark vernachlässigt worden. Das hängt zum Teile damit zusammen, daß vielfach die Ansicht vorherrscht, man könnte alle Befunde bei den Amphibien auch auf die anderen niederen Wirbeltiere übertragen, so daß sich eine nähere Untersuchung der Eigentümlichkeiten beim Fisch gar nicht lohnt. Zum anderen Teile hängt dies damit zusammen, daß sich die Fische bei verschiedenen Untersuchungen als sehr empfindlich gegenüber verschiedenen Eingriffen erwiesen haben, so daß man natürlich lieber zu denjenigen Versuchstieren griff, die sich durch eine große Widerstandsfähigkeit auszeichnen, wie z. B. zum Frosch. Zuletzt mag hier

auch ein ökonomischer Standpunkt eine Rolle gespielt haben. Sind ja doch im allgemeinen Fische nicht so leicht zu bekommen und zu halten wie Amphibien.

Und doch hat sich gerade bei *neueren Untersuchungen* herausgestellt, daß die verschiedenen Anteile des Kreislaufsystems der Fische Eigentümlichkeiten aufweisen, durch die uns die Funktion der gleichen Organe bei anderen Tierklassen in ein neuartiges Licht gerückt wird. Das ist eben der Vorzug der vergleichenden Forschung, daß sie sich nicht auf ein einzelnes Versuchstier beschränkt, sondern prüft, z. B. in welcher Beziehung die einzelnen Kreislaufsysteme gleichartig gebaut sind und funktionieren, und in welcher sie abweichen. Gerade aus den Abweichungen ergeben sich Eigentümlichkeiten, die manches aufzuzeigen und aufzuklären vermögen, was bei der Benutzung bloß einer Tierart entweder der Beobachtung gänzlich entgeht oder aber in seinem Zweck unverständlich erscheint.

In den nachfolgenden Zeilen ist der Versuch unternommen, alle Eigentümlichkeiten der Vorgänge im Kreislaufsystem der Fische zu beschreiben, soweit sie als gesichert gelten können. In erster Linie sollen die Ergebnisse der Untersuchungen der letzten 10 Jahre auf diesem Gebiete berücksichtigt werden.

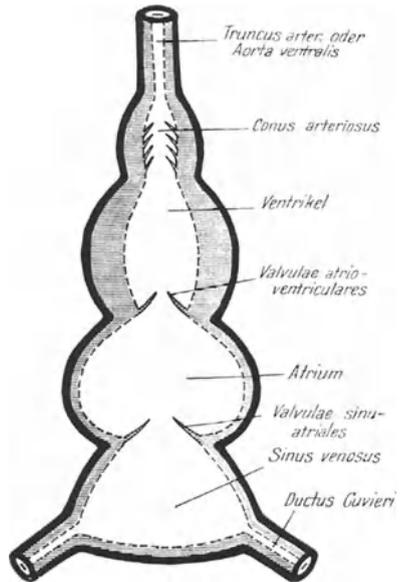


Abb. 1. Schema des Fischherzens.
(Nach IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASZ
und VERSLUYS.)

II. Anatomische Vorbemerkungen über das Kreislaufsystem der Fische.

Das Kreislaufsystem der Fische ist, wie das der übrigen Wirbeltiere, geschlossen. Die aus dem Herzen hervorgehenden Gefäße teilen sich in Kapillarsystemen auf, aus denen die Venen hervorgehen, die wieder zum Herzen ziehen. Da in diesem Kreislaufsystem an verschiedenen Stellen *Klappen* eingeschaltet sind, so kann der Blutumlauf in der Regel nur in *einer* Richtung vor sich gehen.

Das Herz der Fische liegt schwanzwärts von den Kiemen. Da es das Blut nach den Kiemen treibt, wird es *Kiemenherz* bezeichnet. Diese Benennung ist allerdings für die *Dipnoer* nicht mehr zutreffend, die neben den Kiemen auch eine Lunge besitzen, so daß hier von einem kombinierten Kiemen- und Lungenherz gesprochen werden muß.

Die anatomischen Abteilungen des Fischherzens sind: Sinus, Vorhof und Kammer (s. Abb. 1). Die Abschnitte sind unpaarig. Etwas anders

liegen die Verhältnisse für das Herz der *Dipnoer*. Hier stößt von dessen Dorsalwand in die Herzhöhlen ein median gelegener Wall vor, der die ventrale Wand von Vorhof und Kammer indessen nicht erreicht (s. Abb. 2). Der Venensinus ist bei diesen Tieren etwas nach rechts verlagert und mündet vorzugsweise rechts von dem median gelegenen Wall in den Vorhof ein. Links von diesem Wall gelangen in den Vorhof die zu einer unpaaren Vene verschmolzenen Venae pulmonales. In dem Falle der *Dipnoer* befördert

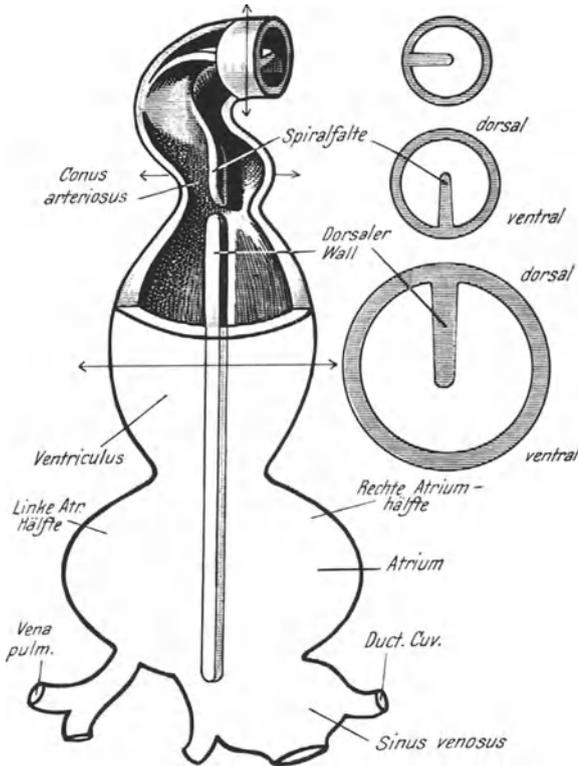


Abb. 2. Schema des Herzens von *Neoceratodus*, gesehen von der dorsalen Seite aus. (Nach IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASZ und VERSLUYS.)

Sein Anfangsteil wird bei den *Knorpelfischen* *Conus arteriosus* bezeichnet. Er ist hier nahezu wie ein Zylinder gebaut. Bei den *Knochenfischen* weist er an dem dem Herzen zugekehrten Anteil eine Anschwellung von Zwiebelform auf [vgl. hier BOAS (2)]. Deswegen wird bei diesen Fischen nicht von einem Conus, sondern von einem *Bulbus arteriosus* gesprochen.

Der *Truncus arteriosus* geht in die Aorta ventralis über, von der zu beiden Seiten, also links sowohl wie rechts, jene Arterien abzweigen, die das Blut den Kiemen zuführen, die *Arteriae branchiales* (s. Abb. 3). In der Regel handelt es sich um fünf solcher Branchialarterien. Diese Arterien verzweigen sich in den Kiemen zu einem Kapillarsystem, das in die *Arteriae epibranchiales* führt, die fälschlich Kiemenvenen genannt werden. Die Mehrzahl dieser *Arteriae epibranchiales* vereinigt sich zu einem paarig angeordneten Blutgefäß, das in der Längsachse des Fischkörpers verläuft. Es sind dies die

also das Herz nicht, wie bei den übrigen Fischen, nur venöses Blut, sondern auch arterielles, das aus den Lungen kommt. In einem gewissen Maße werden aber natürlich venöses und arterielles Blut miteinander im Herzen vermengt, da ja durch den medianen Wall eine strenge Sonderung des Herzens in zwei Hälften nicht herbeigeführt ist [vgl. hier BOAS (1)].

Im Fischherzen (vgl. hier auch BENNINGHOFF) befinden sich an verschiedenen Stellen Klappen, von denen noch bei der Besprechung des histologischen Aufbaues des Herzens die Rede sein wird. Sie sind an den Grenzen zweier Herzabschnitte gelegen, und zwar zwischen Sinus und Vorhof, Vorhof und Kammer, sowie Kammer und Conus arteriosus, dem Anfangsteil des Gefäßsystems.

Aus der Kammer geht ein großes Gefäß hervor, der *Truncus arteriosus*.

beiden *Aortenwurzeln*, aus denen kranialwärts die beiden *Arteriae carotides internae*, kaudalwärts die unpaarige *Aorta dorsalis* hervorgehen. Die erste Epibranchialarterie hat keine Verbindung zu der auf ihrer Seite gelegenen

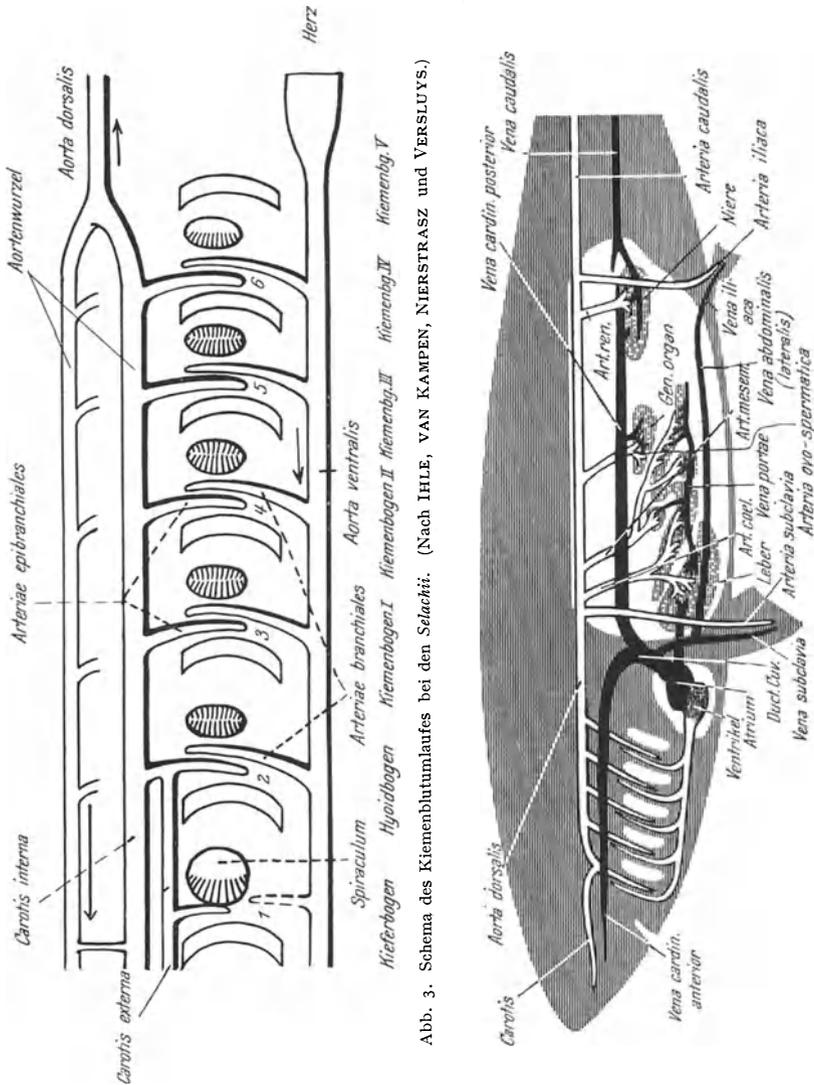


Abb. 3. Schema des Kiemenblutlaufes bei den *Selachii*. (Nach IHLE, VAN KAMPEN, NIERSTRASZ und VERSLUYS.)

Aortenwurzel. Sie verbindet sich vielmehr mit der zweiten Epibranchialarterie und verläuft dann als *Arteria carotis externa* zum Kopf. Die vier Carotiden (zwei internae und zwei externae) verlaufen zum Gehirn bzw. Rückenmark und bilden zusammen den *Circulus cephalicus*. Der *Herzmuskel* selbst wird von einem Gefäßzweig versorgt, der durch Anastomosen der Epibranchialarterien gebildet wird.

Es handelt sich hier bloß um eine schematische Darstellung des arteriellen Anteiles des Kreislaufsystems der Fische, von der verschiedene Abweichungen, besonders bei den *Hai*fischen, vorkommen.

Bei den *Dipnoern* stellen die beiden Lungenarterien jeweils einen Zweig der sechsten Epibranchialarterie dar, die am weitesten kaudalwärts gelegen ist. Die Lungenarterien führen das Blut bei diesen Tieren in die Lungen, von denen es durch die Venae pulmonales zum Sinus des Herzens zurückgelangt. Von einem richtigen Landleben, während dessen die Lungen gebraucht werden, kann allerdings nur bei bestimmten Arten der *Dipnoer* die Rede sein. Während der Trockenperiode findet sich dann in den Carotiden ziemlich viel sauerstoffhaltiges, in der Aorta dagegen vorzugsweise reduziertes Blut, das nur mit wenig sauerstoffhaltigem Blut vermischt ist. Dieses strömt aus der dritten und vierten Kiemenbogenarterie zu. In den Lungenarterien fließt beinahe völlig reduziertes Blut, in den Lungenvenen selbstverständlich mit Sauerstoff gesättigtes Blut, sowie die Lungentätigkeit eingeschaltet wird. Während der Wasserperiode erhalten dagegen die Carotiden, die Aorta und die Arteria pulmonalis sauerstoffhaltiges Blut. Die Lungen sind dann nicht genötigt zu arbeiten.

Die *Hauptbahnen*, in denen das Blut wieder zum Herzen zurückströmt, sind die paarig angeordneten Venae cardinales anteriores bzw. posteriores. Die erstgenannten führen das Blut vom Kopfteil des Fisches zum Herzen zurück. Doch sind dies nicht die einzigen venösen Rückflußbahnen. Die beiden Venae jugulares kommen hier unterstützend hinzu. Aus dem Schwanzteil selbst geht die Vena caudalis hervor. Dieses Gefäß spaltet sich in zwei Äste, die an der Seite der Nieren verlaufen und sich in die Venae renales advehentes verzweigen. Diese bilden das Nierenkapillarsystem, aus dem das Blut in die Venae renales revehentes strömt. Die letztgenannten Venen gehen in die Venae cardinales posteriores über, die in die Ductus Cuvieri führen (s. Abb. 4).

Aus dem *Darmtraktus* strömt das Blut durch die Vena portae zur Leber. Hier ist ein neues Kapillarsystem gegeben, aus dem die beiden Venae hepaticae hervorgehen, die ebenfalls in die Ductus Cuvieri einmünden. In die Ductus Cuvieri münden auch die paarigen Venae abdominales, welche in der ventralen Seitenwand verlaufen.

Die Ductus Cuvieri übernehmen also das Blut aus den beiden Venae cardinales anteriores und posteriores, den beiden Venae abdominales und endlich den beiden Venae hepaticae.

Bei den Knorpelfischen, vor allem den *Haien*, erweitern sich viele Venen zu großen Sinus. Die Lebervenen, die Kardialvenen und die Ductus Cuvieri sind hier außerordentlich weit. Außerdem sind bei diesen Tieren stärkere Seitenvenen vorhanden, die beiderseits unter der Haut oder an der Außenseite des Bauchfelles gegen das Herz zu verlaufen und ihr Blut in die Ductus Cuvieri oder direkt in den Sinus ergießen.

Eigenartige Abweichungen von dem eben beschriebenen venösen System finden sich wieder bei den *Dipnoern*, indem die beiden Venae cardinales posteriores durch eine unpaare Vena cava posterior ersetzt sind, die unmittelbar zum Sinus venosus zieht. Ebenso besteht bei diesen Tieren nur eine unpaare Vena abdominalis, die in den rechten Ductus Cuvieri übergeht.

Bezüglich der Entwicklung des arteriellen und venösen Anteiles des Kreislaufsystems der Fische verweise ich auf zwei neuere Arbeiten von SHEARER (1, 2) an Embryonen von *Torpedo ocellata* RUD., *Amia calva* sowie *Salvelinus fontinalis*¹.

¹ Vgl. hier auch die Untersuchungen von RÜCKERT, J.: Über die Entwicklung der ersten Blutgefäße und des Herzens bei *Torpedo* in morphologischer und histogenetischer Hinsicht. II. Teil. Z. Anat. **67**, 331 (1923).

III. Physiologie des Fischherzens.

1. Allgemeine Arbeitsbedingungen für das Herz.

Wie schon unter den anatomischen Vorbemerkungen gesagt wurde, setzt sich das Fischherz aus mehreren Abteilungen zusammen, die meist unpaarig angeordnet sind: Sinus, Vorhof, Kammer und Truncus arteriosus. Gleich an dieser Stelle soll hervorgehoben sein,

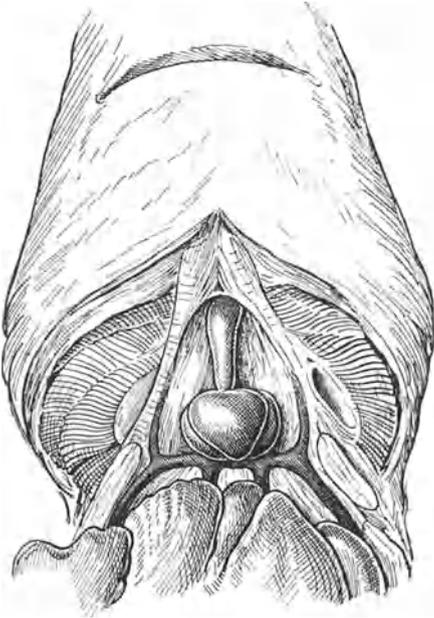


Abb. 5. Herz von *Acanthias vulgaris* RISSO, in $\frac{2}{3}$ natürlicher Größe. Man beachte die starke Entwicklung der Ductus Cuvieri. (Nach BIELIG.)

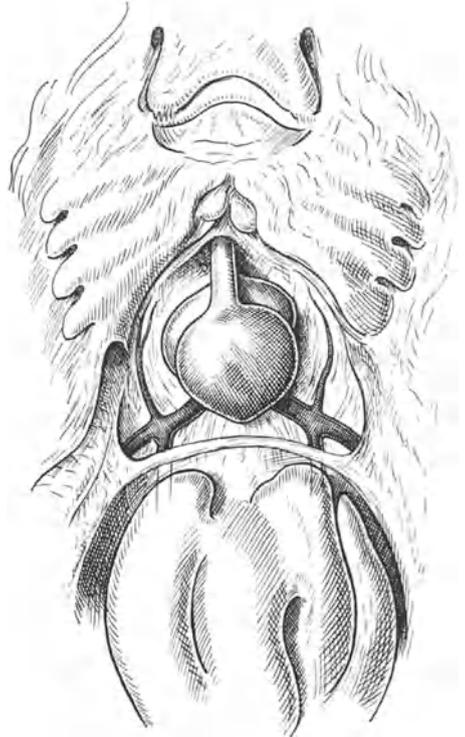


Abb. 6. Herz von *Raja clavata* L. in natürlicher Größe. Man beachte die starke Entwicklung der Ductus Cuvieri. (Nach BIELIG.)

daß sich nicht bei allen Fischen die genannten Herzabteilungen auch aktiv an der Zusammenziehung beteiligen. Es kontrahieren sich stets Vorhof und Kammer. Die beiden anderen Herzabteilungen, der Sinus und der Anfangsteil des großen arteriellen Gefäßes, sind nur bei den Herzen gewisser Fischarten aktiv kontraktile.

Bau und Anordnung des Herzens schwanken auch schon in makroskopisch-anatomischer Beziehung bei den einzelnen Fischarten außerordentlich stark. Es gibt Fischherzen, die sich durch eine starke Entwicklung der *Ductus Cuvieri* auszeichnen und solche, bei denen die *Ductus Cuvieri* nicht sehr weit sind (vgl. hierüber Abb. 5, 6, 7 und 8). Ferner gibt es Fischherzen,

die sich durch einen relativ großen *Sinus* auszeichnen und solche, bei denen der *Sinus* gerade nur angedeutet ist (vgl. in der Abb. 8 das Herz von *Gadus morrhua* L., das einen kräftig entwickelten *Sinus* besitzt, im Gegensatz zu dem schwach entwickelten *Sinus* bei *Agonus cataphractus* BL.). Diese vier Abbildungen lehren auch, daß genau so wie der *Sinus* auch der *Vorhof* verschieden stark entwickelt ist. Einen besonders großen *Vorhof* besitzt das Aalherz. Allerdings ist er in diesem Falle sehr zartwandig gebaut. Die *Kammer* der Fischherzen weist verschiedenartigste Formen auf, doch kann



Abb. 7. Herz von *Agonus cataphractus* BL. in vierfacher Vergrößerung. Man beachte den relativ kleinen *Sinus*. (Nach BIELIG.)

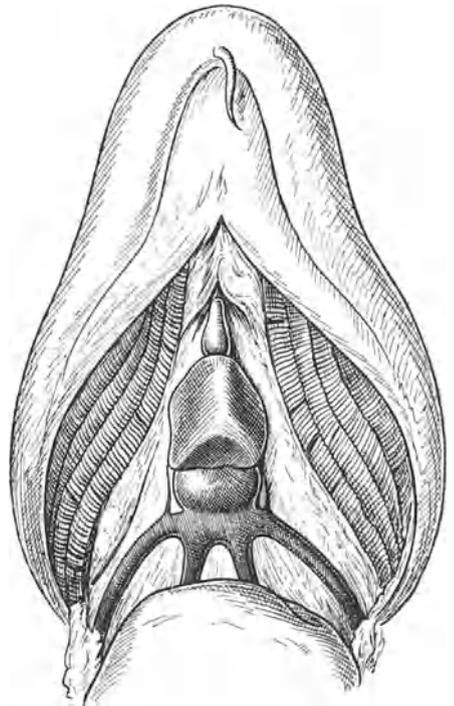


Abb. 8. Herz von *Gadus morrhua* L. in natürlicher Größe. Man beachte die kräftige Entwicklung des *Sinus*. (Nach BIELIG.)

man von einer gewissen Grundform reden, die sich dadurch kennzeichnet, daß die *Kammer* vieler Fischherzen, von der *Ventralseite* des Tieres aus gesehen, eine Art von prismatischem Körper darstellt.

Daß der Anfangsteil der großen Gefäße, der *Truncus arteriosus*, bei den Knochen- und Knorpelfischen ganz verschiedenartig gebaut ist, darauf wurde schon hingewiesen. Der *Conus arteriosus* der Knorpelfische ist in seinem Anfangsteil mit Muskulatur ausgestattet und dementsprechend einer Zusammenziehung fähig. Wegen der aktiven Beteiligung an der Herzrevolution wurde dem *Conus arteriosus* von JOHANNES MÜLLER die Bedeutung eines *akzessorischen Herzens* zugeschrieben. Der Anfangsteil des arteriellen Gefäßes der Knochenfische besitzt Zwiebelform; deshalb wird von einem *Bulbus arteriosus* gesprochen. Dieser ist zum Teil einer außerordentlichen Ausdehnung fähig, zieht sich aber infolge Mangels an Muskulatur

selbständig nicht zusammen. Er erfüllt einfach die Aufgabe eines Windkessels. Nach v. BRÜCKE werden die Kiemenkapillaren durch das Auffangen großer Blutmengen im Bulbus arteriosus vor dem unmittelbaren Stoß der Blutwelle geschützt. Bei manchen Fischarten ist der Bulbus mit einem schwammigen, kavernösen Gewebe ausgefüllt (s. Abb. 9).

Das Herz der *Knorpelfische* ruht (s. Abb. 10) auf einer Knorpelplatte von entsprechender Aushöhlung, die mit Perikard ausgekleidet ist. Bei den *Knochenfischen* ist das Herz zumeist in einen sehr festen Perikardialsack eingebaut, der das Herz allseitig umhüllt. Die Menge der in der Perikardialhöhle vorhandenen Flüssigkeit ist stets sehr gering.

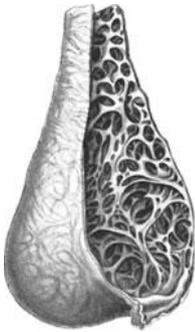


Abb. 9. Bulbus arteriosus von *Silurus glanis*, aufgeschnitten, so daß man das kavernöse Gewebe in seinem Inneren sieht, in $\frac{2}{3}$ der wirklichen Größe.
(Nach v. BRÜCKE.)

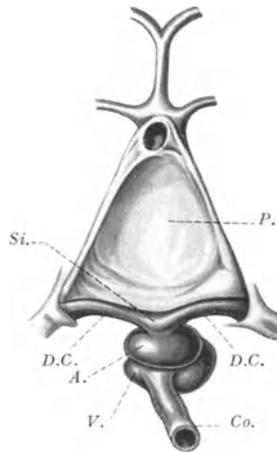


Abb. 10. Herz von *Torpedo marmorata* RISSO, kaudalwärts umgeklappt zur Anlegung der 1. STANNIUSschen Ligatur, in $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe. Es bedeuten: D.C. die Ductus Cuvieri, Si. den Sinus, A. den Vorhof, V. die Kammer, Co. den Conus arteriosus, P. die dem Rücken zugekehrte Wand der Perikardialhöhle.
(Nach KOEHNLEIN.)

Interessant ist, daß manchmal Verbindungen der einzelnen Herzabteilungen mit dem Perikardialsack bestehen. So ist vor allem darauf hinzuweisen, daß nach den Beobachtungen von McQUEEN und BRELIG (1) an *Raja clavata* L. sowie *Raja batis* L. die Kammer mit der Perikardialhöhle an der Brustseite durch ein breites Band verbunden ist. Beim *Aal* bestehen zahlreiche Verbindungen des Vorhofes sowohl als auch der Kammer mit dem Perikardialsack durch Bindegewebsfasern verschiedener Dicke (s. Abb. 11).

Eine ganz besonders große Rolle spielt beim Herzen zahlreicher Fischearten, vor allem der *Knochenfische*, der sog. *Ohrkanal*. Es ist dies eine eigenartige kurze Verbindung zwischen Sinus und Kammer. Man bekommt sie, z. B. beim Aalherzen, zu Gesicht, wenn man die Kammer nach Durchtrennung ihrer bindegewebigen Verbindungen mit dem Perikardialsack mit Hilfe eines Finders hochhebt (s. Abb. 12). Man sieht dann, wie sich der Sinus entlang der Ventralwand des Vorhofes in der Richtung gegen die Kammer zu fortsetzt. Das eigentliche Vorhofgewebe baut sich auf der rechten und linken Seite des Ohrkanals auf, während dieser selbst in die Kammer einmündet, und zwar annähernd in deren Mitte.

Das Herz der Fische stellt histologisch, genau so wie das der Amphibien, ein muskuläres Kontinuum dar, d. h. wir haben in allen Teilen Muskelfasern aneinandergeschlossen. Wenn auch an verschiedenen Stellen Bindegewebe in größeren Mengen in die Muskulatur eingelagert ist, so besagt dies noch lange nicht, daß die Muskelfasern nicht etwa kontinuierlich von einer Herzabteilung auf die andere übergehen (vgl. hier McWILLIAM, KEITH und FLACK, KÜLBS, NUKADA). Bei der eigenartigen Form des Baues des Fischherzens und seiner anatomischen Anordnung innerhalb der Perikardialhöhle lassen sich histologische Schnitte durch das Fischherz lang nicht so einfach

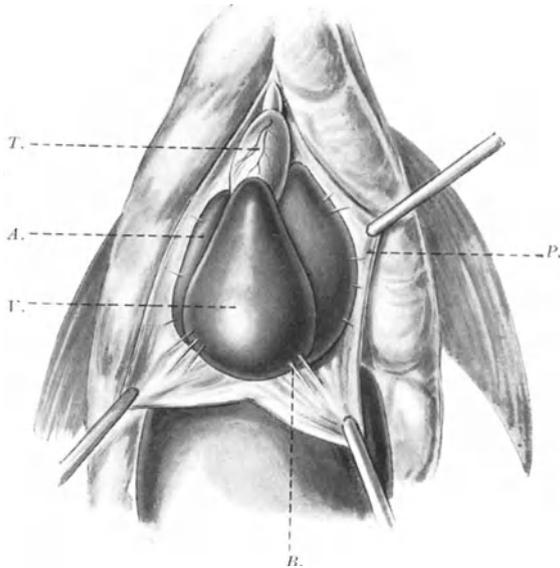


Abb. 11. Herz von *Anguilla vulgaris* L. in $1/2$ facher linearer Vergrößerung nach Eröffnung des Perikardialsackes. Es bedeuten: P. den Perikardialsack, A. den Vorhof, V. die Kammer, T. den Truncus arteriosus. Man beachte die zahlreichen Bindegewebsfäden B., mittels derer der Vorhof sowohl wie die Kammer mit dem Perikardialsack verbunden sind. Vom Sinus ist infolge der eigenartigen Lagerung des Herzens im Perikardialsack nichts zu sehen. (Nach TROEMER.)

in einer bestimmten Richtung legen, wie dies z. B. beim Amphibienherzen möglich ist. Deswegen ist es nicht leicht möglich, die zirkulär angeordneten Muskelfasern an der Sinus-Vorhof-, Vorhof-Kammer- sowie Kammer-Bulbusgrenze in einer so einwandfreien Weise zur Darstellung zu bringen, wie dies beim Froschherzen der Fall ist. Trotzdem kann es auf Grund der bisher vorliegenden histologischen Untersuchungen keinem Zweifel unterliegen, daß im Fisch- genau so wie im Froschherzen die an einzelnen Stellen vorzugsweise längs gelagerten Muskelfasern *zirkulär* gestellt sind. Dies ist in ganz besonderem Maße an den obengenannten Grenzen zwischen den einzelnen Herzabteilungen der Fall. Innen ist der Herzmuskel mit Endothel ausgekleidet, dem, wenigstens beim embryonalen Tier, nach den Befunden von CITTERIO an der *Spöke*, eine blutbildende Eigenschaft zugeschrieben werden muß.

Eigenartig ist der *Klappenapparat* im Fischherzen. An der Einmündungsstelle des Sinus in den Vorhof befinden sich im allgemeinen

zwei bindegewebige Sichelklappen (vgl. RÖSE), welche halbmondförmig an dieser Stelle an die Muskulatur angesetzt sind (s. Abb. 13). Bei der Kontraktion dieses Herzanteiles werden die Sichelklappen übereinander gelagert, wie die beiden Anteile eines üblichen photographischen Verschlusses. Ob allerdings bei der Zusammenziehung des Vorhofes durch die Anordnung dieser Klappen die Rückströmung von Blut aus dem Vorhof nach dem Sinus zu völlig unmöglich gemacht

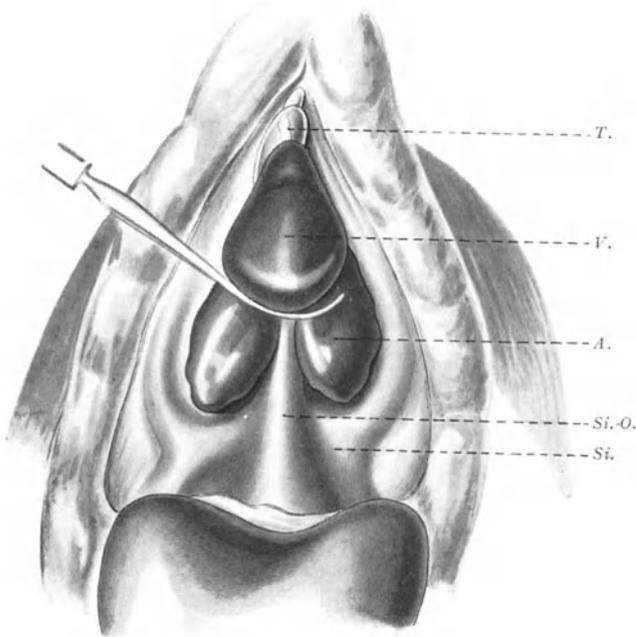


Abb. 12. Herz von *Anguilla vulgaris* L. in $1\frac{1}{2}$ facher linearer Vergrößerung nach Eröffnung des Perikardialsackes. Die Kammer ist mit Hilfe eines Finders eigens in die Höhe gehoben. Es bedeuten: Si. den Sinus, Si.-O. den Übergang des Sinus in den Ohrkanal, A. den Vorhof, V. die Kammer, T. den Truncus arteriosus. Man beachte den eigenartigen allmählichen Übergang des Sinus in den Ohrkanal. (Nach TROEMER.)

wird, muß dahingestellt bleiben. So hatte ich Gelegenheit, bei Forellenembryonen einen gewissen Blutrückfluß bei jeder Zusammenziehung des Vorhofes nach dem Sinus zu beobachten. Die Menge des Blutes, das nach der falschen Richtung (nach dem Sinus und den Ductus Cuvieri zu) fließt, ist allerdings gering. Immerhin kann man den Rückfluß des Blutes deutlich sehen.

Zwischen Vorhof und Kammer ist ein Klappenapparat eingeschaltet, der bei den meisten Fischen aus zwei Taschenklappen besteht. Diese setzen sich an zwei einander gegenüberliegenden Wänden der Kammer an. Bei manchen Fischarten, vor allem den *Ganoiden*, sind sie in mehrere kleine Klappen geteilt. Es handelt sich um einen Klappenapparat, der sehr an den der Amphibien

erinnert. Der Verschluß der Atrioventrikularklappen zu Beginn der Kammerzusammenziehung wird vorzugsweise durch die Kontraktion der ringförmig angeordneten Muskulatur im Atrioventrikulartrichter herbeigeführt (s. Abb. 14). Dadurch werden einander die Klappen bis nahe zum Verschluß genähert. Der vollkommene Verschluß wird offenbar durch das Blut herbeigeführt, das sich zwischen Klappen und Wand befindet. Die Taschen werden in ganz besonderem Maße gefüllt und so die Klappen gegen den Vorhof zu ausgebaucht. Ein Durchschlagen der Klappen nach dem Vorhof wird aber durch die zahlreichen bindegewebigen Fäden verhütet, durch die die Klappen in ihrem dem Kammerinneren zugekehrten Teile mit der Muskulatur der Kammer verbunden sind.

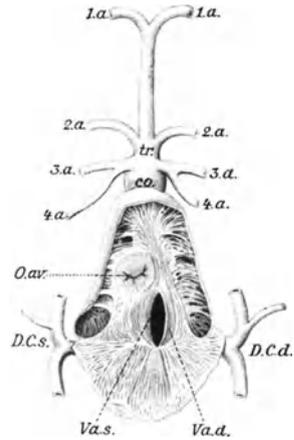


Abb. 13. Herz von *Acanthias vulgaris* RISSO, von hinten gesehen. Der obere Vorhofsteil ist abgelöst und zurückgeschlagen, um Einblick ins Innere desselben zu gewähren. Es bedeuten: D.C.d. Ductus Cuvieri dexter, D.C.s. Ductus Cuvieri sinister, Va.d. Valvula dextra = rechte Sinusklappe, Va.s. Valvula sinistra = linke Sinusklappe, O.av. Ostium atrioventriculare commune, Co. Conus arteriosus, tr. Truncus arteriosus, 1a, 2a, 3a, 4a 1., 2., 3. und 4. Kiemenarterie. Natürl. Größe. (Nach RÖSE.)

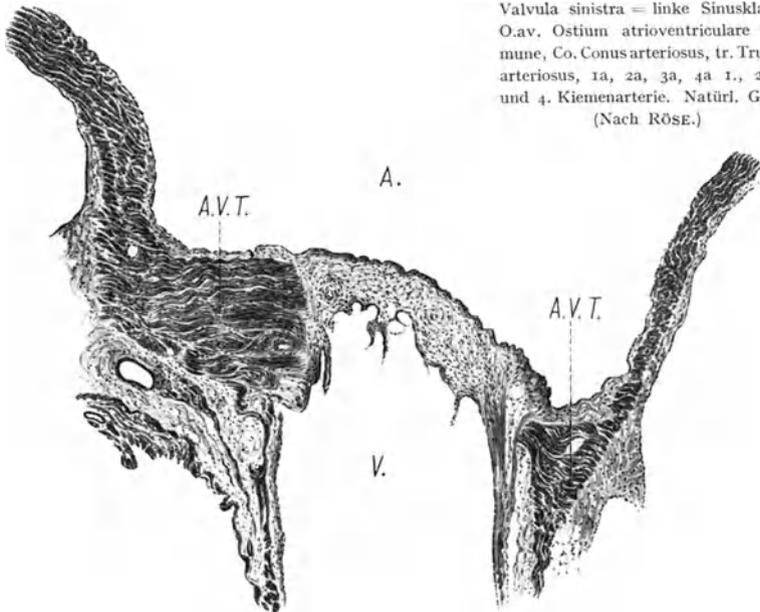


Abb. 14. Schnitt durch die Vorhof-Kammergrenze beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. in 12facher linearer Vergrößerung nach eigenen Präparaten. Man sieht die bindegewebige Klappe trennend zwischen Vorhof (A.) und Kammer (V.) ausgespannt, ebenso die zirkulär verlaufenden Fasern des Atrioventrikulartrichters (A.V.T.), die sowohl nach oben gegen den Vorhof als nach unten gegen die Kammer zu in longitudinal gestellte Fasern übergehen.

Ganz besonders interessant ist der Klappenapparat zwischen Kammer und Anfangsteil der großen arteriellen Gefäße. Hier kann man bei den Fischen im wesentlichen zwei Gruppen unterscheiden. Bei den *Knorpelfischen* ist der Conus arteriosus mit Muskulatur ausgestattet, die allerdings je nach der Fischart verschieden hoch in den Conus hinaufreicht. Bei manchen Knorpelfischen ist dieses bis zu etwa $\frac{1}{3}$ des Conus arteriosus der Fall; bei anderen ist nahezu der gesamte Conus arteriosus mit Muskulatur ausgestattet. Im Inneren des Conus arteriosus sind klappenartige Gebilde (s. Abb. 15) in mehreren Reihen, oft 7 und mehr, übereinander angeordnet, wobei jede Reihe zumeist aus 5—6 größeren Taschenklappen besteht, zwischen die nicht selten kleinere Taschen eingeschaltet sind. Diese Taschenklappen sind an ihrem freien Ende zum Teil mit der Conuswand durch Bindegewebsfasern verbunden. Es ist wenig wahrscheinlich, daß der Abschluß des Blutes gegenüber der Herzkammer nur durch die Wirkung dieser Taschenklappen zustande kommen sollte. Offenbar spielt hier eine ganz ausschlaggebende Rolle, daß der Anfangsteil des Conus arteriosus mit Muskelfasern ausgestattet ist, durch deren Zusammenziehung die Taschenklappen einander weitgehend genähert werden. Gleichzeitig wird das Lumen des Conus verengt.



Abb. 15. Klappenapparat im Conus arteriosus von *Lepidosteus osseus*, 9 Querreihen von Klappen. In diesen, einschließlich rudimentärer Zwischenklappen, bis zu 11 einzelne Klappen. (Nach STÖHR.)

Über die Art, wie sich der Conus arteriosus beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. aus der Kammer entwickelt, gibt die beifolgende Abbildung von Serienschnitten (Abb. 16), die ich angefertigt habe, Auskunft. Es zeigt sich da, wie sich, von der ventralen Seite aus gesehen, der linke Anteil der Kammerhöhle zu einer Röhre umbildet, welche den Anfangsteil des Conus arteriosus darstellt. Diese Röhre ist mit zirkulär angeordneten Muskelfasern ausgestattet, welche mit den Muskelzügen der eigentlichen Kammer in Verbindung stehen. Erst allmählich grenzt sich der Conus arteriosus von dem eigentlichen Kammergewebe durch dazwischengelagertes Bindegewebe ab. In gleicher Höhe finden sich im Inneren des Conus arteriosus eigenartige bindegewebige Wülste, an die sich nach weiter oben der Klappenapparat anschließt.

Diese bindegewebigen Wülste sind offenbar mit jenen Gebilden identisch, welche in neuerer Zeit KISCH (I, 3) bei *Trygon violaceus*

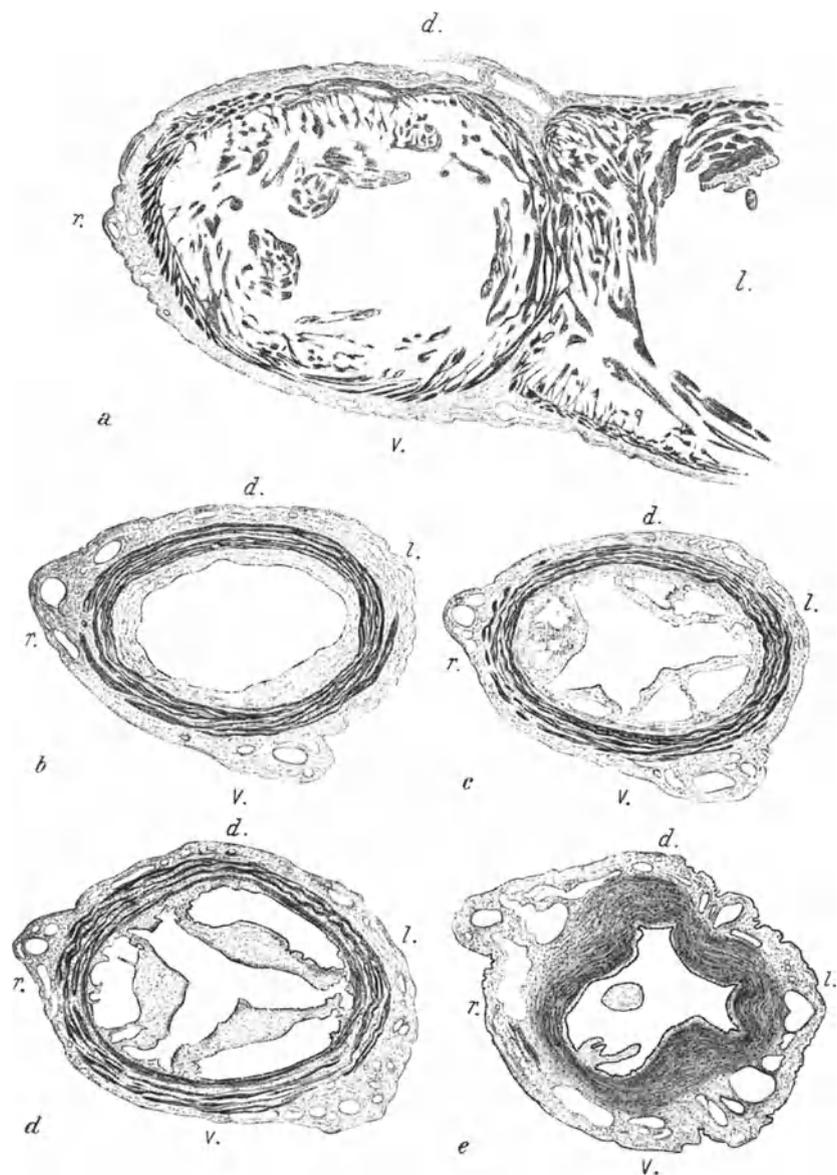


Abb. 16. Horizontalschnitte a bis e durch die Kammer zur Darstellung des Überganges der Kammer- in die Conusmuskulatur beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. in 12facher linearer Vergrößerung nach eigenen Präparaten. Es bedeuten: r. rechts, l. links, v. ventral, d. dorsal. Man sieht, wie sich im *Schnitte a* der Conus arteriosus innerhalb der Kamtermuskulatur zu gestalten beginnt. Er stellt eine eigene Abteilung der Kammer dar. Man beachte, daß sich bereits Bindegewebe zwischen die wirkliche Kammer und deren Conus-Anteil einschleibt. Im *Schnitte b* (etwa 1,2 mm höher) ist der Conus bereits völlig von der Kammer abgegrenzt. Man sieht seine zirkulär gestellten Muskelfasern, die sowohl außen als auch innen von Bindegewebe umgeben sind. Besonders interessant sind die bindebewebigen Wülste im Inneren des Conus, die sich im *Schnitte c* (weitere 0,8 mm höher) zu Klappen formen, die im *Schnitte d* (wieder 1,2 mm höher) Gebilde darstellen, welche den Semilunarklappen des Säugetierherzens ähnlich sind. Die Muskelfasern nehmen im *Schnitte e* (wieder 1,2 mm höher) an Umfang zu. Von den Klappen ist da nur noch sehr wenig vorhanden.

und bei verschiedenen Rochenarten (s. Abb. 17) gefunden hat. Im Conus arteriosus von *Trygon violaceus* sind sie besonders stark entwickelt und stellen drei gleich große prismatische, dreiseitige Gebilde derber Art dar, die auf einer Seite mit der Conuswand verwachsen sind.

Bei den *Knochenfischen* gibt es keinen eigentlichen conusförmigen Abschnitt. Dieser ist vielmehr in die Herzkammer selbst eingebaut und in der Regel so kurz, daß man ihn einfach zur Kammer hinzuzählen kann. Der Abschluß der Kammer gegenüber der eigenartigen Erweiterung des Truncus arteriosus, des sog. Bulbus, wird hier durch zwei Taschenklappen bewirkt (s. Abb. 18), für deren Annäherung offenbar durch die Zusammenziehung des benachbarten Herzteiles Sorge getragen ist. Die Leistungen der Klappenapparate bei den niederen Wirbeltieren, vor allem aber bei den Fischen, sind in physiologischer Beziehung noch lang nicht genügend untersucht worden. Eine Möglichkeit zu

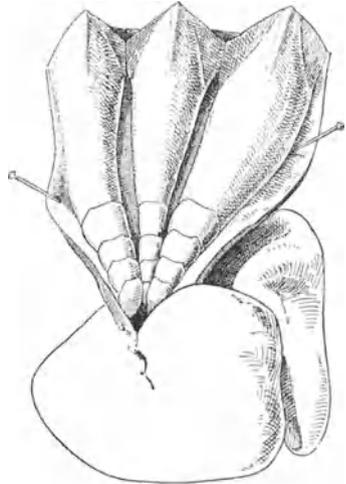


Abb. 17. Conus arteriosus von *Squatina angelus*, aufgeschnitten, etwa 1,6fach vergrößert. Man beachte die drei Längswülste im Conus arteriosus. (Nach KISCH.)

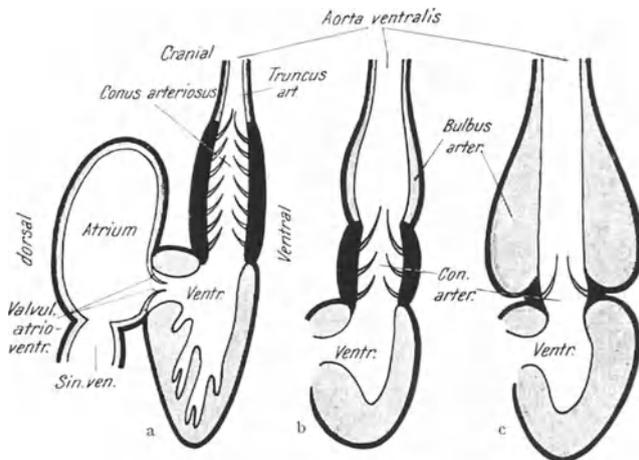


Abb. 18. Schemata des Herzens einiger Fische: a *Selachier*, b *Amia*, c *Teleostier*. (Nach WIEDERSHEIM.)

ihrer Prüfung wäre besonders an den Herzen großer Fische gegeben, die ja zum Teil ein beträchtliches Ausmaß erreichen, das das des Menschen nicht selten stark übersteigt.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich, daß PARSONS in neuerer Zeit den Conus arteriosus der Fische makroskopisch und mikrosko-

pisch sehr genau untersucht hat, und zwar nicht nur bei den Knorpel-, sondern auch bei den Knochenfischen. Besonders interessant ist sein Befund, daß von den Knochenfischen allein *Megalops atlanticus* im Bulbus arteriosus seines Herzens nicht allein zwei, sondern zahlreiche endokardiale Klappen aufweist.

Gegenüber der zum Teil recht großen Masse des Körpers ist das Herz der Fische als klein zu bezeichnen. Schon aus den bisher vorliegenden Untersuchungen geht hervor, daß das Verhältnis Herzgewicht zu Körpergewicht sehr *klein* ist. Man kann diese Beziehung auch in Promille des Körpergewichtes ausdrücken. Sie wurde als „Herzverhältnis“ bezeichnet. Darüber hat in neuerer Zeit HESSE zusammenfassend berichtet.

Es schien mir zweckmäßig, die Ergebnisse der neueren Forschungen über das sog. „Herzverhältnis“ bei den Fischen in Form einer Tabelle zusammenzustellen (s. Tabelle 1).

Tabelle 1.

Fischart	Sog. „Herzverhältnis“ (Herzgewicht in ‰ des Körpergewichtes)	Beobachter
<i>Pristiurus melanostomus</i>	0,76	HESSE
<i>Raja asterias</i>	1,00—1,06	„
<i>Trygon violaceus</i>	2,28	KISCH
<i>Chimaera monstrosa</i> (Spöke) .	0,34	HESSE
<i>Cyprinidae</i>	1,4	MILNE-EDWARDS
<i>Leuciscus rutilus</i>	1,1	BRÜNINGS
<i>Exocoetus volitans</i> L.? (fliegender Fisch)	2,5	MILNE-EDWARDS
<i>Anguilla (Breitkopf)</i>	0,92	HESSE
<i>Anguilla (Schmalkopf)</i>	0,59	„
<i>Ophichthys imberbis</i>	0,15	„
<i>Ophichthys serpens</i>	0,33	„
<i>Serranus scriba</i>	0,7	„
<i>Uranoscopus scaber</i>	0,5	„
<i>Scomber scomber</i>	1,17	„
<i>Pleuronectes platessa</i>	0,5	„
<i>Trachurus</i>	1,52	„
<i>Gadus morrhua</i>	0,6	„
<i>Lophius piscatorius</i>	1,10—1,27	„
<i>Sarda sarda</i> (BONITO)	1,98	„

Die ersten Angaben stammen von MILNE-EDWARDS und betreffen offenbar *Exocoetus volitans* L. (MILNE-EDWARDS spricht allerdings nur von fliegenden Fischen) und *Cypriniden*. Weitere Zahlen brachte BRÜNINGS für *Leuciscus rutilus*. Diese ersten Befunde wurden in neuerer Zeit durch HESSE sowie durch KISCH (2) bestätigt und in mannigfacher Weise ergänzt. Nach HESSE haben das kleinste Herzverhältnis einige aalartige Fische, wie *Ophichthys imberbis* mit 0,15‰₀₀ und *Ophichthys serpens* mit 0,33‰₀₀, welche bis auf den Kopf im

Sand eingewühlt auf wehrlose Beute lauern, sich also sehr wenig bewegen. Hier ist auch die *Spöke* zu erwähnen mit einem Herzverhältnis von $0,34\%$. Andere Aalartige und die Lauerfische des Meerbodens, wie *Schollen* und *Himmelsgucker*, haben ein Herzverhältnis um $0,5\%$. Bei den *langsam schwimmenden Fischen*, wie *Gadus morrhua* bzw. *Serranus scriba* steigt das Herzverhältnis auf $0,5—0,7\%$. Die größten Herzen unter den Knochenfischen haben die *gewaltigen Schwimmer* des Meeres, wie *Scomber scomber*, *Trachurus* und *Sarda sarda* (BONITO). Bei diesen beträgt das Herzverhältnis $1,17$ bzw. $1,52$ bzw. $1,98\%$.

Interessant ist das Herzverhältnis bei zwei Spielarten des Flußaales. Der räuberische *Breitkopf*, der sich von Fischen nährt, hat ein Herzverhältnis von $0,92\%$. Der *Schmalkopf*, der vorzugsweise Bodennahrung zu sich nimmt und sich relativ wenig bewegt, hat ein Herzverhältnis von $0,59\%$.

Bei einer Anzahl von *Haien* und *Rochen* fand KISCH (2) ein Herzverhältnis, schwankend zwischen minimal $1,0$ und maximal $1,7\%$. Bei *Trygon violaceus*, einer Rochenart, ermittelte er ein Herzverhältnis von $2,28\%$. Diese Zahl wird allerdings durch die alte Angabe von MILNE-EDWARDS über das Herzverhältnis bei *Exocoetus volitans* L. mit $2,5\%$ übertroffen. Es fragt sich nur, ob diese Zahl auf ganz exaktem Wege ermittelt wurde. Dieses große Herzverhältnis wäre an sich glaubhaft, da es sich um den Hochflughfisch handelt, der bekanntlich sehr große Sprünge vollführen kann, nach den Angaben von BREHM (vgl. besonders S. 327) von $150—200$ m, allerdings unter Voraussetzung günstiger Windverhältnisse, d. i. bei Rückenwind.

Es zeigt sich also, daß das Herzgewicht bei den *Fischen*, genau so wie bei anderen Tieren, von dem *Ausmaße* der *Muskelbeanspruchung* des *Tieres* abhängt. Je größer dieses ist, um so größer ist das Herzgewicht und damit im Verhältnis zum Körpergewicht das „Herzverhältnis“.

Interessant ist, daß das Herzverhältnis bei ein und derselben Fischart unabhängig davon ist, ob es sich um große oder kleine Tiere handelt. So hatte nach HESSE ein Seeteufel (*Lophius piscatorius*) von 268 g Gewicht ein Herzverhältnis von $1,27\%$, ein solcher von 17000 g Gewicht ein Herzverhältnis von $1,10\%$.

Des Vergleiches wegen sei hier mitgeteilt, daß das Verhältnis Herzgewicht zum Körpergewicht bei den Menschen und den meisten Säugetieren $1 : 217,4$ beträgt (Herzverhältnis $4,6\%$) (vgl. hierüber VIERORDT). Beim *Frosch* soll es nach GRÜTZNER (vgl. hierüber Fußnote 2 der Arbeit BRÜNINGS, S. 601) $1 : 250$ betragen (Herzverhältnis $4,0\%$). Das gegenüber dem übrigen Körpergewicht kleinere Herzgewicht der Fische kann in Zusammenhang gebracht werden mit der Tatsache, daß die Menge des Blutes im Fischkörper relativ gering

ist. Das Fischherz ist nicht sehr groß, hat aber auch nicht sehr viel Blut zu befördern.

Sehr wichtig für die Vorgänge des Kreislaufsystems ist der Einbau des Herzens in einen Perikardialsack bzw. in die Perikardialhöhle, die bei allen Fischen in eigenartiger Weise versteift sind. Bei der Zusammenziehung der einzelnen Herzabteilung zur Voranbeförderung des Blutes wird dadurch gleichzeitig die Möglichkeit gegeben sein, daß die benachbarte Herzabteilung gefüllt wird. Zieht sich der Vorhof zusammen, so wird in der Perikardialhöhle Platz geschaffen zur Erweiterung der Kammer. Zieht sich die Kammer zusammen, so wird das Blut in den Anfangsteil der arteriellen Gefäße, den Truncus arteriosus, und aus diesem in die Arterien und damit aus der Perikardialhöhle herausbefördert. Auf diese Weise wird Platz geschaffen zur Einfüllung des Vorhofs.

Die Füllung der einzelnen Herzabteilung wird aber nicht allein durch die Tätigkeit der benachbarten begünstigt, sondern auch dadurch, daß in der Perikardialhöhle der Fische ständig ein Druck herrscht, der *geringer* ist als der Atmosphärendruck. Auf die Bedeutung dieser Tatsache für den Kreislauf wird noch eigens eingegangen.

Von großem Interesse ist die *Schlagfrequenz* des Fischherzens. Aus der Tätigkeitsweise des *freigelegten Herzens* nach Tötung des Tieres kann man allerdings gerade bei den Fischen niemals einen Schluß ziehen auf die Schlagfolge im unversehrten Tierkörper. Bei keiner Tierart ist dieser Schluß gerechtfertigt. Denn es darf nicht vergessen werden, daß im intakten Tierkörper die Tätigkeit des Herzens ständig durch die Herznerven beeinflußt und geregelt wird. Diese Regelung ist allerdings beim Herzen der Fische ganz besonders ausgeprägt. Wir können sie dahin umreißen, daß wir sagen, daß das Fischherz im Tierkörper durch die Wirkung des *Vagus* ständig *gezügelt* wird. Daraus geht hervor, daß im unversehrten Tierkörper die Herzfrequenz sehr viel geringer sein muß, als nach Tötung des Tieres oder nach Ausschneiden des Herzens aus dem Tierkörper. Das haben mehrere Untersuchungen aus neuerer Zeit ganz unzweideutig gelehrt.

Die Zahlen, die für die Frequenz des Herzens in Tabelle 2 gebracht werden, gelten nur für die Schlagfolge *nach Tötung* des Tieres. Wenn sich in den Angaben der früheren Autoren so große Unterschiede in der Schlagfrequenz finden, so ist das zum geringsten Teil auf die Temperaturunterschiede zurückzuführen, vielmehr vor allem darauf, daß nicht genügend berücksichtigt wurde, ob ein Einfluß des Vagus auf das Herz, dessen Frequenz bestimmt wurde, noch möglich war oder aber nicht. Im allgemeinen fällt auf, daß die Frequenz des Fischherzens ohne Nerveneinfluß sehr beträchtlich ist. Wir finden bei Zimmertemperatur häufig Schlagfrequenzen von 50, nicht selten von viel mehr, ja sogar über 80. Diese Herzfrequenzen sind unter

Tabelle 2. Frequenzen bei verschiedenen Fischherzen, zumeist nach deren Freilegung.

Nr.	Fischart	Frequenz	Beobachter
1	<i>Scyllium canicula</i> L.	39—48	BIELIG (1)
	<i>Scyllium canicula</i> L.	65	BOTTAZZI (1)
2	<i>Galeus canis</i> BP.	34—40	BIELIG
3	<i>Acanthias vulgaris</i> Risso	40—50	„
4	<i>Raja batis</i> L.	21—33	„
5	<i>Raja clavata</i> L.	38—40	„
	<i>Raja clavata</i> L., im Winter	16	SCHOENLEIN
	<i>Raja clavata</i> L., im Sommer	50	„
6	<i>Cyprinus carpio</i> L.	40—60	BIELIG
7	<i>Tinca vulgaris</i> Cuv.	31—42	„
8	<i>Barbus fluviatilis</i> AG.	35—58	„
	<i>Barbus fluviatilis</i> AG.	36—90	KOLFF
9	<i>Idus</i> HECK., Abart Goldorfe	37—54	BIELIG
	<i>Idus</i> HECK., Abart Goldorfe	36—40	THESEN
10	<i>Leuciscus rutilus</i> L.	50—71	BIELIG
	<i>Leuciscus rutilus</i> L.	18	BRÜNINGS
		(kleine Ex.)	
11	<i>Salmo fario</i> L.	30—46	BIELIG
12	<i>Esox lucius</i> L.	38—54	„
	<i>Esox lucius</i> L.	30—42	KAZEM-BECK und DOGIEL (2)
13	<i>Anguilla vulgaris</i> L.	48—56	BIELIG
	<i>Anguilla vulgaris</i> L.	46—68	V. BRÜCKE
14	<i>Conger vulgaris</i> Cuv.	33—50	BIELIG
15	<i>Perca fluviatilis</i> L.	52—66	„
16	<i>Labrus mixtus</i> L.	40—81	„
17	<i>Ctenolabrus rupestris</i> C. V.	50—74	„
18	<i>Scorpaena scrofa</i> L.	11—24	„
19	<i>Trigla hirundo</i> L.	62—86	„
20	<i>Agonus cataphractus</i> BL.	81—90	„
21	<i>Cottus scorpius</i> L.	55—74	„
22	<i>Callionymus lyra</i> L.	60—84	„
23	<i>Zoarcetes viviparus</i> L.	71—86	„
24	<i>Pleuronectes platessa</i> L.	54—76	„
25	<i>Gadus morrhua</i> L.	48—60	„
	<i>Gadus morrhua</i> L.	25—40	THESEN
26	<i>Motella mustela</i> L.	64—82	BIELIG

sonst gleichbleibenden Bedingungen sehr viel höher, als bei den *Amphibien* bzw. den *Reptilien*.

Es sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Werte für die Herzfrequenz der Fische, die von BIELIG herkommen, nach Tötung des Tieres festgestellt wurden. Die auffällig geringeren Zahlen, z. B. von SCHOENLEIN für *Raja clavata* L., sind nicht durch direkte Zählung, sondern aus der Blutdruckkurve ermittelt. Die Werte von BRÜNINGS und KOLFF wurden durch mikroskopische Beobachtungen des Stimpulses am Schwanz bestimmt, also noch beim unverletzten Tier.

Daß die Frequenz des Fischherzens im Tierkörper sehr viel kleiner ist, als nach Freilegung des Herzens, wenn die nervösen Verbindungen nach dem Zentralnervensystem unterbrochen sind, geht aus den Zahlenwerten hervor, die GITTER (1) am Aalherzen gewonnen hat und die in Tabelle 3 zusammengestellt sind.

Tabelle 3. Herzfrequenz des Aales im unversehrten Tierkörper (A) und nach Isolierung des Organes (B).

Versuch	A	B
20	17,3	32
23	23,8	50
24	22,6	43
25	24	36
26	25,3	38

Als Durchschnittsfrequenz des Aalherzens hat GITTER bei Zimmertemperatur des Wassers (16° C) etwa 21 Schläge pro Minute festgestellt, die sich aber durchaus nicht rhythmisch folgen. Wegen der Arrhythmien muß man die Schläge, um einigermaßen brauchbare Werte für die Frequenz zu bekommen, während mehrerer, zumindest 2—3 Min. zählen. GITTER hat eigens die Herzschläge des *Aales* mittels eines elektrisch betriebenen Signalmagneten

Tabelle 4. Herzintervalle des Aales im unversehrten Tierkörper.

Versuch	Die zeitlichen Abstände einer Serie von Herzschlägen betragen der Reihe nach in Sekunden						
18	1,94	2,82	2,70	1,99	1,92	1,84	2,06
	1,73	1,81	2,27	1,62	1,77	1,96	2,32
	1,59	1,85	1,83	2,58			
24	2,24	2,86	2,22	3,30	2,72	2,67	2,92
	2,59	2,28	2,20	3,10	3,74	2,28	3,08
	3,23	2,80	3,05	2,83	1,99	2,10	3,40

verzeichnet. Wie die Zusammenstellung in Tabelle 4 lehrt, folgen sich die Systolen ganz unregelmäßig, und zwar betragen die Abweichungen $\pm \frac{1}{5}$ Sek., zumeist

Tabelle 5. A längste und B kürzeste Intervalle zwischen Schlägen des Aalherzens im unversehrten Tierkörper in Sekunden.

Versuch	A	B	Versuch	A	B
11	2,59	1,94	17	2,55	1,40
12	3,80	2,93	18	2,82	1,59
13	2,82	2,35	19	3,00	1,97
14	2,21	1,50	20	4,50	3,20
15	1,85	1,37	24	3,74	1,99
16	1,87	1,38	26	2,69	1,72

noch viel mehr. Bei einer Reihe von Versuchstieren maß GITTER unter Verfolgung von 500—600 Schlägen die kürzesten und längsten Abstände zwischen zwei aufeinanderfolgenden Schlägen. Die Werte sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Es ergeben sich zwischen den extremen Werten Unterschiede, die bei Zimmertemperatur des Wassers zumindest 0,34, zu höchst 1,52 Sek. betragen. Diese chronische Arrhythmie des Aalherzens wurde auch durch die elektrokardiographischen Befunde

bestätigt. Auf die Ursache der sehr viel langsameren Frequenz des Herzens im unversehrten Tierkörper soll später noch die Rede gebracht werden.

Eine Beziehung zwischen der Herzfrequenz und der Größe der Tiere konnte GITTER (1) nicht feststellen. Die Dinge liegen durchaus nicht so, daß etwa kleinere Aale eine höhere Herzschlagfrequenz aufweisen als größere. Ein Tier von 43 cm Länge und 180 g Gewicht hatte eine durchschnittliche Herzfrequenz von 20, ein Tier von 70 cm Länge und 750 g Gewicht eine solche von 21 Schlägen pro Minute. Die Versuchsergebnisse GITTERs weichen von denen KOLFFs ab, die bei kleinen, etwa 35 cm langen Aalen bei einer Temperatur des Wassers zwischen 10—16° C Frequenzen von 46—68 Schlägen pro Minute fand. Diese große Herzfrequenz kann nur so gedeutet werden, daß sich die Tiere vor Anstellung der Beobachtung stark bewegt hatten. Denn es ist eine bekannte Tatsache, die jederzeit leicht bestätigt werden kann, daß jegliche Muskelbewegung wie bei anderen Tieren, auch bei den Fischen zu einer Steigerung der Herzfrequenz führt.

Man wird sich natürlich fragen, warum denn die Bestimmung der Herzfrequenz beim lebenden Fische auf so große Schwierigkeiten stößt. Darauf ist zu erwidern, daß das Herz bei den meisten Fischen mit Ausnahme des *Aales* und der *Alartigen*, so tief gelegen ist, daß sich äußerlich der Herzspitzenstoß in Form von Pulsationen auf der Haut nicht bemerkbar macht, weder für das Auge noch für den tastenden Finger. Es gelingt auch nicht, etwa durch Einstechen einer Nadel in das Herz die Herzpulsationen zur Darstellung zu bekommen, ein Verfahren, das beim Säugetier sehr leicht mit Erfolg durchzuführen ist. Das habe ich, ebenso wie BRÜNINGS vergeblich versucht. Ebensowenig gelang es bis jetzt, das Fischherz auf dem Röntgenschirm sichtbar zu machen.

Nur bei embryonalen Fischen kann man infolge ihrer Durchsichtigkeit die Herzfrequenz direkt bestimmen. So maß W. PREYER bei einem 44 Tage alten Forellenembryo eine Pulsfrequenz von 120 pro Minute. Am 69. Tage nach der Befruchtung war die Frequenz niedriger; sie betrug da nur mehr 57 Schläge und bei eben ausgeschlüpften Forellen 50—72 pro Minute. Interessant ist die Feststellung von PATON, daß die Pulsfrequenz während des Embryonallebens allmählich ansteigt. Bei einem 5 mm langen Embryo von PRISTIURUS betrug die Pulsfrequenz 16—20 Schläge in der Minute, bei einem 17 mm langen 43—45. Das gleiche Verhalten wiesen sämtliche von PATON untersuchten Selachierembryonen auf. Nach BABÁK und HEPNER war die Pulsfrequenz bei Forellenembryonen, die eben oder nur wenige Tage ausgeschlüpft waren, von der gleichen Größenordnung.

Es wurde darauf hingewiesen, daß ein bestimmter Zusammenhang zwischen der *Herz-* und *Atemfrequenz* besteht. So sah vor allem

THESEN das freigelegte Herz der *Knochenfische* regelmäßig zwischen je zwei Atembewegungen einmal schlagen. Diese Beobachtung wurde von BAGLIONI (3) für eine Reihe von Fischarten, vor allem *Scyllium canicula* L., *Conger* und *Hippocampus* bestätigt. Freilich soll die Gesetzmäßigkeit der Isorhythmie zwischen Atem- und Herzfrequenz nicht mehr gelten, sowie sich das Tier in einem dyspnoischen Zustand befindet. Offenbar liegen die Dinge auf diesem noch sehr umstrittenen Gebiete so, daß Atem- und Herzfrequenz in einem bestimmten Zusammenhang zueinander stehen, der aber jederzeit gelöst werden

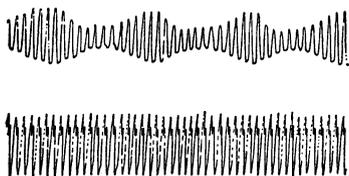


Abb. 19. Beziehung zwischen Herzstätigkeit und Atmung beim Herzen von *Telestes muticellus*. (Nach KOLFF.) Obere Kurve: Tätigkeit des suspendierten Herzens. Untere Kurve: Unterkieferbewegungen (Atmung). Man beachte in der registrierten Herzkurve die periodischen An- und Abschwüngen. Es handelt sich offenbar um Interferenzwirkungen zwischen Atmung und Herzbewegung.

kann, und zwar in dem Sinne, daß die Herzfrequenz größer, aber auch geringer ist als die Atemfrequenz. So fand KOLFF beim *Aal* die normale Herzfrequenz höher als die Atemfrequenz. Das umgekehrte Verhalten konnte von ihr bei *Barbus* und *Telestes*, von BRÜNINGS bei *Leuciscus* festgestellt werden. SCHOENLEIN erwähnt für die von ihm untersuchten Fische, daß das Verhältnis der Zahl der Atemzüge zu der der Herzschläge in der Zeiteinheit dem Werte von 1 sehr nahekommt. Eine exakte Übereinstimmung ließ sich indessen nicht ermitteln.

Merkwürdig ist, daß die von KOLFF aufgenommenen Suspensionskurven des Herzens von *Telestes* in situ, ebenso wie die von SCHOENLEIN registrierten Blutdruckkurven bei *Torpedineen* mitunter eine schwankende Amplitudengröße aufweisen (s. Abb. 19), die periodisch zu- und abnimmt. Offenbar handelt es sich in diesen Fällen, wie v. BRÜCKE

Tabelle 6.

Herz- und Atemfrequenz des Aales im unversehrten Tierkörper.

Versuch	Länge in cm	Gewicht in g	Wassertemperatur in °C	Beobachtungszeit	Herzfrequenz pro Minute	Atemfrequenz pro Minute
I	64	480	14	11 ²⁰	25	20
				11 ²³	25	20
				11 ²⁵	24	21
				11 ³⁰	23	25
				11 ³⁵	22	24
4	65	510	12	12 ⁰⁵	26	24
				12 ⁰⁸	26	25
				12 ¹⁵	15	20
				12 ²⁰	20	26
				12 ³³	24	28
21	75	850	16	15 ⁴³	15,5	25,9
				16 ⁰⁵	20,0	35,0
				16 ⁰⁸	24,6	36,0

vermutet, um eine Interferenzwirkung zwischen Atem- und Herz-
bewegung.

Genauere Messungen über die Beziehungen zwischen Herz- und
Atemfrequenz am unversehrten Tier hat in neuerer Zeit GITTER (1)
vorgenommen. Wie aus Ta-
belle 6 hervorgeht, kommt
die Atem- der Herzfrequenz
sehr nahe. Doch sind die
Werte einander durchaus
nicht gleich. Das ergibt sich
auch aus Abb. 20. In dem
Elektrokardiogramm, das vom
unversehrten *Aale* gewonnen
wurde, finden sich vor allem
deutlich ausgeprägte große
und langgezogene Wellen, die
mit der Atmung in Zusam-
menhang zu bringen sind.
Das konnte GITTER durch
gleichzeitige Beobachtung der
Atmung feststellen. Bei jedem
Atemzuge wurde vor den
Spalt des Kymographions für
kurze Zeit ein Blatt Papier
gehalten, so daß auf der
Kurve die Atemzüge als weiße
vertikale Striche gekenn-
zeichnet sind. Auf den lang-
gezogenen Atemwellen bauen
sich von Zeit zu Zeit kleine
Zacken auf, die mit der Herz-
tätigkeit etwas zu tun haben.
Man kann aus dem Kurven-
zug ohne weiteres erkennen,
daß Atem- und Herzfrequenz
einander wohl *parallel gehen*,
aber durchaus *nicht gleich* sind.

Nur in ganz seltenen Fäl-
len, bei etwa 7% aller von
GITTER beobachteten Tiere,
fand sich eine *vollständige* Übereinstimmung zwischen der Zahl der
Herzschläge und der der Atemzüge. Stimmen Herztätigkeit und
Atmung in ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge auch nicht völlig über-
ein, so kann man im allgemeinen schon von einem gewissen Zu-
sammenhange zwischen diesen beiden Vorgängen sprechen. Denn

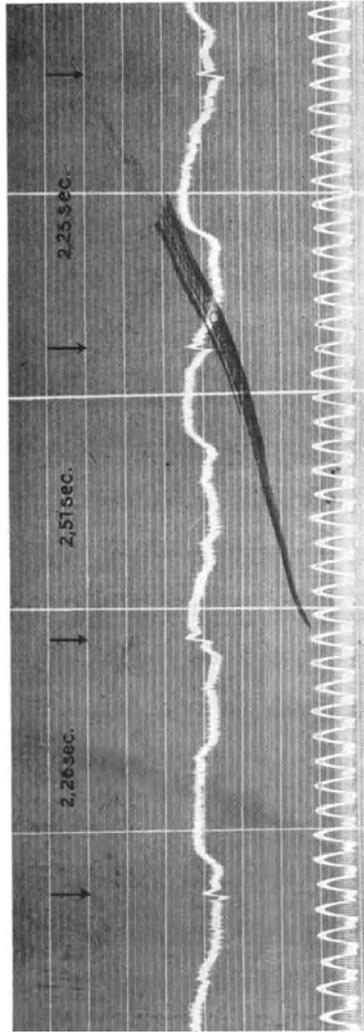


Abb. 20. Elektrokardiogramm vom unversehrten *Aal*. Registrierung von oben nach unten: Elektrogramm mit Atem- und Herz-
zacken, Zeit in $\frac{1}{3}$ und $\frac{1}{100}$ Sek. Die weißen Querstriche geben die Atemzüge an. Man beachte, daß die einzelnen Herzschläge ganz
unregelmäßig aufeinanderfolgen. (Nach GITTER.)

es geht jeglicher Anstieg oder Abfall der Zahl der Atemzüge mit einem Anstieg oder Abfall der Zahl der Herzschläge einher. Die Beziehungen zwischen Atem- und Herztätigkeit sind indessen durchaus nicht unlöslich. Oft setzt die Atmung der Tiere ohne äußerlich nachweisbare Ursache für einige Zeit völlig aus. In diesem Falle hört die Herztätigkeit nicht etwa auf, sondern sie geht, wenn auch in merklich verlangsamtem Tempo, weiter (s. Tabelle 7).

Tabelle 7. Herzfrequenz des Aales bei normaler Atmung (A) und bei Atemstillstand (B).

Versuch	A	B
23	23,8	17,1
27	32,9	12,7
29	19,0	11,4
30	23,6	18,2

Man kann das Tier künstlich *asphyktisch* machen, indem man es aus dem Wasser herausnimmt. Auch in diesem Falle hört die Atemtätigkeit auf. Die Herzfrequenz sinkt aber nicht, wie man nach den vorhin erwähnten Befunden erwarten könnte, sofort ab, sondern sie steigt viel-

mehr zuerst an. So hob sich in einem Versuche die Herzfrequenz von durchschnittlich 19 bis auf 40 Schläge und blieb auf dieser Höhe während eines Zeitraumes von 5 Min., von der Herausnahme des Tieres aus dem Wasser an gerechnet. Sie fiel dann im Verlaufe der nächsten 5 Min. bis auf 24 herab und verblieb annähernd auf diesem Werte während der Zeit von 50 Min. Sowie man wieder Wasser in den Behälter, in dem das Tier gehalten wird, tut, beginnt das Tier mit einer Frequenz von 16 Zügen pro Minute zu atmen. Die Herzschlagzahl änderte sich dabei nicht.

Die Tätigkeit des Fischherzens hängt von einer *ganzen Anzahl von Faktoren* ab. Vor allem ist hier des Einflusses der *Ernährung* und der *Temperatur* zu gedenken.

Es wäre natürlich sehr erwünscht, auch über eine *Nährlösung* für das Herz der Fische zu verfügen. Schon nach den bisher vorliegenden Untersuchungen kann man aber sagen, daß die Verhältnisse für die Ernährung des Fischherzens lang nicht so einfach liegen, wie für die Ernährung des Froschherzens, bei dem wir in der Ringerlösung über eine sehr brauchbare Durchspülungsflüssigkeit verfügen. Bisher sind wir aber nicht in der Lage, eine Salzlösung anzugeben, die das Fischherz auf die Dauer gut verträgt (vgl. PÜSCHEL). Und selbst wenn eine solche Lösung für eine Fischherzart angegeben würde, wäre sie zweifellos für eine andere kaum zu verwenden.

Sicher ist das eine, daß durch Anwendung von Frosch-Ringerlösung die Herzen der Fische binnen ganz kurzer Zeit so schwer geschädigt werden, daß sie ihre Tätigkeit vollkommen einstellen. Die einzig brauchbare Nährlösung stellt das Blut der betreffenden Fischart dar, das indessen nicht leicht in genügenden Mengen gewonnen werden kann, schon weil das einzelne Tier nicht sehr viel Blutflüssigkeit enthält. Die Herzen mancher Meeresfische, wie z. B. von *Torpedo ocellata* RUD. oder von *Torpedo marmorata* RISSO arbeiten, wie ich

mich in Zusammenarbeit mit KOEHNLEIN (2) überzeugen konnte, auch bei Durchspülung mit Neapler Meereswasser, und zwar längere Zeit hindurch sehr kräftig. Verwendet man Meerwasser zur Durchspülung der Herzen von *Scyllium canicula* L., so wird das Herz binnen kurzer Zeit aufs schwerste geschädigt. MINES (3) durchströmte das Herz von *Raja clavata* L. mit gutem Erfolge auch mit *Amnionflüssigkeit*, die trächtigen weiblichen Tieren entnommen worden war.

Schon aus diesen einfachsten Beobachtungen geht hervor, wie außerordentlich verschieden sich die Herzen verschiedener Fischarten gegenüber der gleichen Durchspülungsflüssigkeit verhalten. Für die Herzen von *Scyllium*-Arten verwandte BAGLIONI (1, 2) eine Lösung von 0,342 m NaCl und 0,368 m Harnstoff. Die Anwendung von Harnstoff schien geboten, nachdem v. SCHRÖDER [vgl. auch KISCH (4)] nachgewiesen hatte, daß das Blut von *Scyllium catulus* Harnstoff in 0,435 m Lösung enthält. Nach den Beobachtungen von BAGLIONI erhöht der Harnstoff den Tonus des Herzmuskels. Wendet man ihn indessen in zu starker Konzentration an, so bleibt das Herz in Systole stillstehen.

Es bedarf keiner besonderen Hervorhebung, daß man den Harnstoff zu der Nährlösung immer frisch zusetzen muß, da sich seine Lösungen sehr leicht zersetzen und dann natürlich auch die Selachierherzen aufs schwerste schädigen. Es wäre vollkommen verfehlt, Harnstoff als Zusatz zu Lösungen für die *Knochenfische* zu verwenden. LUSSANA bekam nach Zusatz von Harnstoff zu Nährlösungen bei Knochenfischen, und zwar *Schleien* und *Karpfen*, immer eine Verlangsamung der Herzschlagfrequenz, und wenn er Harnstoff in stärkerer Konzentration verwendete, auch eine Herabsetzung des Kontraktionsumfanges. Bemerkenswert ist, daß durch Verwendung von Harnstoff im Anfang manchmal eine kurze Reihe von sehr frequenten Schlägen erzielt werden kann.

FÜHNER hat eine Nährlösung für das Selachierherz angegeben, die neben Harnstoff und NaCl noch geringe Mengen von KCl, NaHCO₃ und CaCl₂ enthält¹ und sich, wenigstens in seinen Versuchen, sehr viel besser bewährt hat, als die von BAGLIONI angegebene Kochsalz-Harnstofflösung. MINES (1) hatte sich bei seinen Durchspülungsversuchen von Herzen von *Scyllium canicula* L., *Raja clavata* L., *Raja blanda* (offenbar dasselbe wie *Raja batis* L.) und *Rhina squatina* L., wobei nicht nur die Herzhöhlen, sondern auch die Coronargefäße durchströmt wurden, mit Erfolg der KNOWLTONSchen Lösung bedient. Sie enthält an Stelle des NaHCO₃ der FÜHNERschen Lösung eine

¹ Einer ähnlich zusammengesetzten Lösung bediente sich in neuerer Zeit auch LUTZ (4) zur Durchströmung von *Elasmobranchierherzen*. Sie bestand aus 0,288 m NaCl, 0,008 m KCl, 0,002 m NaHCO₃, 0,0038 m CaCl₂ und 0,260 m Harnstoff.

gewisse Menge von Magnesiumchlorid. Die Zusammensetzung der beiden Nährlösungen ist nebenstehend angegeben:

	FÜHNER	KNOWLTON
NaCl	0,343 m	0,220 m
KCl	0,0014 m	0,007 m
NaHCO ₃	0,0024 m	—
CaCl ₂ (wasserfrei gerechnet)	0,0018 m	0,004 m
MgCl ₂	—	0,005 m
Harnstoff	0,417 m	0,333 m

Man ist, besonders mit Hilfe der KNOWLTONSchen Lösung in der Lage, die Herzen von Knorpelfischen durch längere Zeit — durch mehrere Stunden — in kräftigem Schlagen zu erhalten. Nach einer Angabe von MINES ist es KNOWLTON gelungen, eine schwach alkalische Nährflüssigkeit für das Selachierherz herzustellen, in welcher der Harnstoff durch Traubenzucker ersetzt ist. Freilich ist dieser Ersatz des Harnstoffes durch Traubenzucker als ein unvollkommener zu bezeichnen, denn die Herzen arbeiten niemals lange kräftig (vgl. hierüber die neueren Untersuchungen von SIMPSON und OGDEN an durchströmten Herzen großer weiblicher *Katzenhaie*). Nach den Befunden von MINES kann man das Natrium der Nährlösung nicht etwa durch Lithium ersetzen.

Wichtig ist auch der Gehalt an Calcium. Ersetzt man das Calcium durch Strontium, so büßen die Herzschläge nach kurzer Zeit an Kraft ein. Weniger einflußvoll scheint das Magnesium zu sein. MINES erwähnt, daß das Herz der *Knorpelfische* für seine Tätigkeit das Magnesium im großen ganzen entbehren kann. In seinen Versuchen ergab sich nach einer solchen Veränderung der Nährlösung nur eine schwache Beschleunigung der Herztätigkeit.

Von großer Bedeutung für die Tätigkeit des Fischherzens ist das Kalium. Das hat ZWAARDEMAKER (2) mit seinen Mitarbeitern bei seinen bekannten Versuchen festgestellt, bei denen das Kalium in der Durchspülungsflüssigkeit des Herzens fehlte bzw. ihr zugesetzt

Tabelle 8. Empirisch ermittelte Mengen der erforderlichen radioaktiven Substanzen in Milligrammen pro Liter für die Tätigkeit des Kaltblüterherzens (nach ZWAARDEMAKER).

Im Winter	Radioaktive Substanz	Im Sommer
100	Kaliumchlorid ¹	20
150	Rubidiumchlorid	30
25	Uranylнитрат	0,5— 5
50	Thoriumnitrat	2 —10
1	Ionium- (Thorium-) Nitrat	0,5
3 Mikromilligramm	Radium	0,5 Mikromilligramm

¹ Für Warmblüter beträgt die Dosierung des Kaliumchlorids zwischen 100 und 450 mg pro Liter, des Uranylнитrates zwischen 15 und 60 mg pro Liter.

oder durch andere radioaktive Substanzen ersetzt werden sollte. Bei Mangel an Kalium stellt das Aalherz seine Tätigkeit ein und vermag sie erst wieder aufzunehmen, wenn man Kalium oder ein anderes radioaktives Element der Nährlösung zusetzt. Nach ZWAARDEMAKER (1) verhalten sich die Herzen der Kaltblüter in bezug auf den erforderlichen Gehalt an Kalium in der Nährlösung ziemlich gleichartig. Merkwürdig ist die aus Tabelle 8 ersichtliche Feststellung, daß bei Herzen von Sommertieren geringere Mengen von radioaktiven Substanzen benötigt werden als bei Wintertieren.

Eine zu große Menge von Kalium in der Nährlösung ist indessen für Fischherzen genau so schädlich wie für andere Wirbeltierherzen. So hat THORNER gezeigt, daß die Herztätigkeit bei *Fundulus*-Embryonen nach Einbringen der Tiere in 0,25—2,0 m Lösungen von KCl spätestens in 1—2 Stunden erlischt. Die Widerstandskraft dieser jugendlichen Herzen ist sehr beträchtlich, denn sie beginnen von neuem zu arbeiten, sowie man die Tiere wieder in Seewasser zurückbringt. Bemerkenswert ist, daß nach WESTENBRINK und ARONS *Aalherzen*, die nach Durchspülung mit kaliumfreier Ringerlösung zu schlagen aufgehört haben, durch Zusatz von Ammonchlorid in einer Konzentration von 0,01 % wieder zu rhythmischer Tätigkeit gebracht werden können. Diese hält mehrere Stunden an, besonders dann, wenn man einen geschlossenen Kreislauf herstellt, so daß also immer wieder dieselbe Nährlösung das Herz passiert.

Fischembryonen sind sehr oft zur Prüfung von Nährlösungen für das Herz herangezogen worden, weil man die Herztätigkeit hier sehr leicht beobachten kann. Ich verweise hier auf die neueren, mehr pharmakologischen Untersuchungen von HYMAN und LOVEN sowie BRINLEY (1).

Daß das Herz gegenüber einem gewissen Sauerstoffmangel im Blute empfindlich ist, lehren die Untersuchungen von LOEB und WASTENEYS. Sie sahen nämlich bei *Fundulus*-Embryonen nach Verminderung des Sauerstoffdruckes des Blutes die Zahl der Herzschläge auf die Hälfte bis ein Drittel sinken. Es mag sein, daß der Bedarf des embryonalen Herzens an Sauerstoff sehr groß ist. Das Herz des ausgewachsenen Fisches bedarf zur Unterhaltung seiner Tätigkeit sicher keiner besonders großen Menge von Sauerstoff. Es kann nämlich, wie einige Vorversuche, die RUDERT in meinem Laboratorium ausgeführt hat, gelehrt haben, stundenlang unter *artfremdem* Blute arbeiten, das mit *Sauerstoff*, aber auch mit *Kohlenstoffdioxyd* gesättigt ist. (s. Abb. 21, 22). Daß das Fischherz unter *artfremdem* Blute schlägt, ist nicht weiter befremdlich, da ja von den Herzen der anderen Kaltblüter, aber auch von denen zahlreicher Säugetiere bekannt ist, daß sie *artfremdes* Blut vertragen und dabei kräftig tätig sind. Überraschend ist nur, daß das Fischherz auch bei einem

hohen Gehalt an Kohlenstoffdioxyd des zur Durchströmung verwendeten Blutes lange Zeit hindurch mit beträchtlicher Kraft arbeiten kann, ohne daß sich Störungen der Herztätigkeit bemerkbar machen. Ein solcher Gehalt an Kohlenstoffdioxyd im durchströmenden Blute würde genügen, um die *Froschherztätigkeit* binnen ganz kurzer Zeit aufs schwerste zu beeinträchtigen.

Hierbei muß allerdings streng voneinander gesondert werden die Lösung, mit deren Hilfe die Herzhöhlen durchströmt werden, von der Lösung, die den Herzmuskel selbst durchfließt und ihn dabei ernährt.

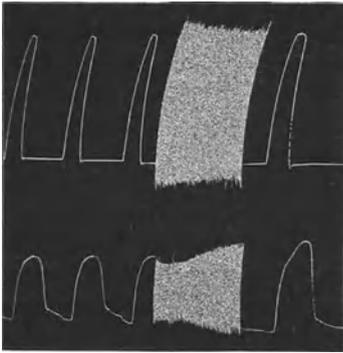


Abb. 21. Herz von *Tinca vulgaris* CUV., durchströmt während einer Stunde mit Kaninchenblut + Ringerlösung im Verhältnis 1:4, mit Sauerstoff gesättigt. Man beachte, daß das Herz kräftig und koordiniert arbeitet. (Nach RUDERT.) Bei dem *raschen* Trommelgang entspricht 1 mm der Kurve 0,16 Sek., bei dem *langsamen* Trommelgang 290 Sek.

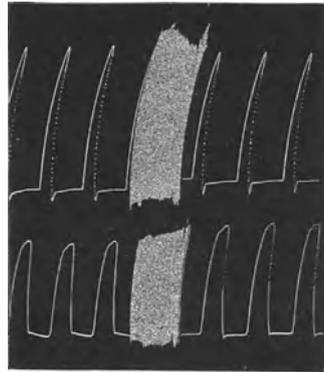


Abb. 22. Herz von *Tinca vulgaris* CUV., durchströmt während einer Stunde mit Rinderblut + Ringerlösung im Verhältnis 1:3, mit Kohlenstoffdioxyd gesättigt. Man beachte, daß das Herz auch unter CO₂ kräftig und koordiniert tätig ist. (Nach RUDERT.) Bei dem *raschen* Trommelgang entspricht 1 mm der Kurve 0,2 Sek., bei dem *langsamen* Trommelgang 380 Sek.

Die Kammern der meisten Fischherzen sind nämlich von eigenen Gefäßen versorgt, die Blut empfangen, das bereits die Kiemen passiert hat und arterialisiert worden ist [vgl. BAGLIONI (2)].

Wie aus diesen Bemerkungen hervorgeht, kennen wir bis jetzt für die Herzen der meisten Fische keine geeignete Nährlösung. Auch sind wir über den Stoffwechsel des Fischherzmuskels nur sehr wenig orientiert, wenn auch in neuerer Zeit Anstrengungen in dieser Richtung gemacht werden. Man ist also für die meisten Versuche am Fischherzen darauf angewiesen, von einer eigenen Ernährung im richtigen Sinne des Wortes völlig Abstand zu nehmen. Zur *Befeuchtung* des Herzens, wobei das Herz nicht ernährt, sondern bloß vor dem Austrocknen geschützt werden soll, bedient man sich bei dem Herzen der *Meeresfische* des Meerwassers, das im Verhältnis 1:3 mit defibriertem Blut des Tieres gemischt wird, für die Herzen der *Süßwasserfische* der Frosch-Ringerlösung, der ebenfalls im Verhältnis 1:3 das tierische Blut beigemischt wird.

In neuerer Zeit hat nach persönlicher Mitteilung E. v. SAALFELD Untersuchungen über die Durchströmung der Coronararterien am Herzen von *Scyllium catulus* angestellt, genau so, wie er das zuvor am Reptilienherzen getan hat. Hoch am Truncus arteriosus wurde eine Glaskanüle in eine der Coronararterien eingebunden und dann die Durchströmung des Herzens geprüft. Der Herzschlag ruft eine deutliche Verminderung des Coronarflusses hervor. Die Coronardurchströmung erfolgt vorzugsweise in der Diastole und erfährt während der Systole eine eigenartige Hemmung. Das Geschehen spielt sich also nach den Befunden von v. SAALFELD bei der Coronardurchströmung des Fischherzens genau so ab wie bei der Coronardurchströmung des Reptilien- bzw. des Säugetierherzens.

Vom *Fischherzen* her ist durch zahlreiche Untersuchungen bekannt, daß es sehr *viel empfindlicher* ist, als das der *Amphibien*. Das ist nicht weiter überraschend, da wir auf der einen Seite bisher nicht über eine geeignete Nährflüssigkeit für das Fischherz verfügen, auf der anderen Seite die Ansprüche dieser Herzen an die Ernährungsflüssigkeit nicht ganz gering zu sein scheinen. In bezug auf die Überlebensdauer und die Empfindlichkeit des Herzens gehen die Angaben der einzelnen Autoren bisher stark auseinander. Das liegt sehr nahe, weil sich offenbar die einzelnen Fischherzen hier außerordentlich verschieden verhalten. Als besonders widerstandsfähig haben sich nach den Befunden von BIELIG (1) die Herzen der *Haie*, *Rochen* und *Aale* erwiesen. Nach den Angaben von CADIAT arbeitet das *Scyllium-Herz* noch 10—12 Stunden nach Tötung des Tieres. Nach POLIMANTI (1) erlischt die Tätigkeit des *Scorpaena-Herzens* auf elektrische Reize im Durchschnitt nach 8—10 Stunden. Als Grenzwerte gibt er 4—25 Stunden an. BIELIG erwähnt, daß die Herzen der meisten von ihm untersuchten Fische im allgemeinen 1—2 Stunden hindurch regelmäßig und kräftig arbeiteten. Sehr wenig widerstandsfähig zeigten sich die Herzen der *Karpfen*, der *Forellen*, der *Hechte*, der *Lippfische* und der *Aalmutter*. Es kam selten vor, daß die Herzen dieser Tiere länger als etwa eine halbe Stunde regelmäßig und rhythmisch arbeiteten. Besonders empfindlich ist das Herz der *Forelle*. Dieses schlägt im blutleeren Zustande, wie auch ich mich oft überzeugt habe, nur ganz kurze Zeit, maximal etwa 10—20 Min. rhythmisch und koordiniert.

Durch zu hohe und zu tiefe *Temperaturen* wird das *Fischherz* genau so wie das *Froschherz*, selbst bei bester Ernährung, in seiner Tätigkeit schwer geschädigt. Man arbeitet an ihm am besten bei Zimmertemperatur, wobei die Herzfrequenz nicht allzu hoch und die einzelnen Systolen des Herzens längere Zeit hindurch sehr kräftig sind. Auf die Abhängigkeit der Herztätigkeit von der Temperatur komme ich später noch eigens zurück.

2. Die automatischen Eigenschaften des Herzmuskels.

Das Herz der Fische ist, wie die Herzen der *Chordaten*, im allgemeinen zum automatischen Arbeiten befähigt. Dabei soll unter *Automatie* die Eigenschaft des Herzens verstanden sein, unabhängig von zentralnervösen Antrieben zu arbeiten [vgl. v. SKRAMLIK (16), S. 14f.]. Das Herz der Fische vermag auch im ungefüllten, also blutleeren Zustande seine Tätigkeit fortzusetzen.

Jedes Stück Fischherz ist zum automatischen Arbeiten befähigt, nur ist diese Befähigung an den einzelnen Stellen ungleich stark entwickelt. Wir kennen im Fischherz Stellen, die mit hoher Automatie ausgestattet sind, die man als „*Automatiezentren*“ bezeichnen kann. Sie haben entweder die Führung des Herzens inne oder es besteht zumindest die Möglichkeit, daß sie sie übernehmen. Sie sind es dann, die ihre rhythmische Tätigkeit den übrigen Herzanteilen aufzwingen, so daß also einigen wenigen, meist zwei bis drei zur Führung befähigten Stellen zahlreiche untergeordnete gegenüberstehen.

Von McWILLIAM wurde behauptet, daß jedes Stück Fischherz, genau so wie das der Rundmäuler (nach CARLSON) zum automatischen Schlagen befähigt sei. Diese Angaben bedürfen indessen noch einer näheren Nachprüfung, wobei dafür Sorge getragen werden muß, daß sich an dem betreffenden Stück Herz nicht auch Teile benachbarter Automatiezentren befinden. Hierfür ist gerade beim Fischherzen infolge seines verwickelten Baues leicht die Möglichkeit gegeben, um so mehr als die Zahl der Automatiezentren nicht ganz gering ist und sie oft einander sehr benachbart liegen. Jedenfalls widersprechen sich manchmal die Angaben der Autoren, hauptsächlich in bezug auf die Automatie der Kammer, besonders der Kammerspitze. Bei *Batrachus* beobachtete WESLEY-MILLS auch ein Schlagen der abgetrennten Herzspitze. Auf die gleiche Erscheinung stieß VIGNAL beim *Rochen-* und *Karpfenherzen*, während z. B. McWILLIAM nur sehr vorsichtig von einer Automatie der Kammer spricht. Sehr hoch kann die Automatie der Kammerspitze im allgemeinen nicht entwickelt sein. Es wäre indessen möglich, daß bei den einzelnen Fischarten Abweichungen gegeben sind.

Zur genauen Feststellung der Automatiezentren eignen sich, wie vor allem in den Arbeiten von v. SKRAMLIK und seiner Schüler BIELIG, BLASCHKO, GITTER, KOEHNLEIN, MARKOWSKY, MARTENS, J. PREYER und B. TROEMER entwickelt wurde, drei Methoden:

1. Das von STANNIUS (2) angegebene Verfahren der Abbindung der einzelnen Herzanteile. Die führenden Abschnitte arbeiten nach einer solchen Abbindung noch weiter, die abhängigen bleiben dauernd stille stehen.

2. Die von GASKELL eingeführte Methode der Erwärmung und Abkühlung der einzelnen Herzanteile. Dieses Verfahren erweist sich besonders geeignet zum Ausfindigmachen der Automatiezentren, wenn

man dafür Sorge trägt, daß mit Hilfe geeigneter zugespitzter Thermoden die Erwärmung und Abkühlung des betreffenden Herzanteiles *streng örtlich* erfolgt.

Durch eine Temperierung der führenden Herzanteile (vorzugsweise durch Erwärmen) kann man eine Frequenzänderung des ganzen Herzens erzielen, durch eine solche der abhängigen kann ein Einfluß auf die Schlagfolge nicht genommen werden.

3. Durch künstliche Reizung der einzelnen Herzanteile zur Feststellung, ob die von ENGELMANN (2) aufgestellte Gesetzmäßigkeit von der *Erhaltung der physiologischen Reizperiode* Gültigkeit hat oder nicht. Untersuchungen aus neuerer Zeit haben gelehrt, daß diese Gesetzmäßigkeit nur unter ganz bestimmten Bedingungen gilt [vgl. v. SKRAMLIK (15)]. Trotzdem ist man imstande, durch künstliche Reizung der Herzanteile einen gewissen Aufschluß zu bekommen, ob der betreffende Herzabschnitt als ein führender anzusehen ist oder aber nicht. Freilich muß dabei die *Tätigkeit sämtlicher Herzanteile* registriert werden.

Mittels dieser Methoden wurden in neuerer Zeit die Automatiezentren bei den Herzen der verschiedensten Fischarten bestimmt. Dabei hat sich durch die Untersuchungen von v. SKRAMLIK (12), BIELIG (1) und KOEHNLEIN (2) herausgestellt, daß die Anordnung der Automatiezentren im Herzen der Fische durchaus nicht einheitlich, sondern ganz überraschend verschieden ist. Wir können in dieser Klasse, soweit die Ergebnisse von 28 Fischarten zu dieser Aussage berechtigen, drei Haupttypen von Herzen unterscheiden. Sie wurden als Typus A, B und C bezeichnet.

Typus A. Es handelt sich um Herzen mit drei Automatiezentren. Eins davon befindet sich im Sinus und den Ductus Cuvieri, ein zweites im Ohrkanal und ein drittes im Atrioventrikulartrichter.

Typus B. Es handelt sich um Herzen mit zwei sichergestellten Automatiezentren. Das eine befindet sich im Sinus, das zweite im Atrioventrikulartrichter. Wahrscheinlich befindet sich noch ein drittes, untergeordnetes Zentrum im Anfangsteil des arteriellen Gefäßstammes.

Typus C. Es handelt sich um Herzen, die ebenfalls zwei Automatiezentren besitzen. Doch befindet sich das eine im Ohrkanal, in unmittelbarer Nähe der Sinus-Vorhofsgrenze, das zweite im Atrioventrikulartrichter.

Über die Anordnung der Automatiezentren bei den Fischherzen vom Typus A, B und C gibt Abb. 23 Aufschluß.

Herzen vom Typus A besitzen: *Anguilla vulgaris* L. und *Conger vulgaris* Cuv.

Herzen vom Typus B sind vertreten: bei *Scyllium canicula* L., *Galeus canis* BP., *Acanthias vulgaris* RISSO, *Raja batis* L., *Raja clavata* L., *Torpedo marmorata* RISSO und *Torpedo ocellata* RUD.

Herzen vom Typus C haben: *Cyprinus carpio* L., *Tinca vulgaris* Cuv., *Barbus fluviatilis* Ag., *Idus* HECK. (*Abart Goldorje*), *Leuciscus rutilus* L., *Salmo fario* L., *Esox lucius* L., *Perca fluviatilis* L., *Labrus mixtus* L., *Ctenolabrus rupestris* C. V., *Scorpaena scrofa* L., *Trigla hirundo* L., *Agonus cataphractus* BL., *Cottus scorpius* L., *Callionymus lyra* L., *Zoarces viviparus* L., *Pleuronectes platessa* L., *Gadus morhua* L., *Motella mustela* L.

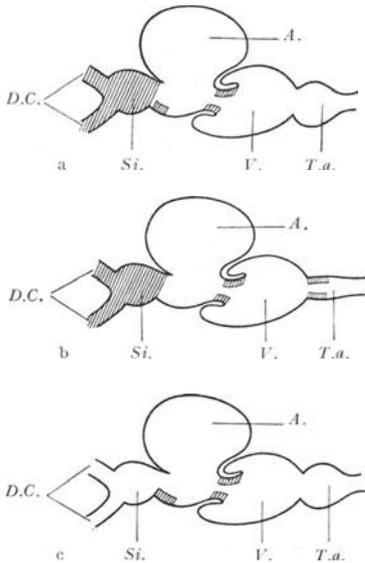


Abb. 23. Schemata von Zahl und Anordnung der Automatiezentren im Fischherzen vom Typus A, B und C: a, b und c. Es bedeuten: D.C. die Ductus Cuvieri, Si. den Sinus, A. den Vorhof, V. die Kammer, T.a. den Truncus arteriosus. Die Automatiezentren sind schraffiert gezeichnet.

sich vom *Schildkrötenherzen* durch die Anwesenheit eines Zentrums im Anfangsteil des arteriellen Gefäßstammes. Denn gelegentliche Beobachtungen von BIELIG (1) an den Herzen von *Haien* und *Rochen* (*Raja batis* L. und *Raja clavata* L.), vor allem aber die Untersuchungen von KOEHNLEIN (2) an *Torpedineen* haben gelehrt, daß im Anfangsteil des Conus arteriosus sich mit hoher Wahrscheinlichkeit bei allen Herzen vom Typus B ein weiteres Automatiezentrum findet.

Man kann nämlich häufig beobachten, daß von der Kammer-Conus-arteriosus-Grenze aus *nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur spontane Pulse* ihren Ausgang nehmen, die sich rückläufig über die Kammer nach dem Vorhof zu ausbreiten. Die Anwesenheit eines Zentrums an der Kammer-Conus-arteriosus-Grenze steht in völliger Übereinstimmung mit den anatomischen Befunden von Muskelfasern im Anfangsteile des arteriellen Gefäßstammes. Mit

Soweit die Zahl der bisher untersuchten Fischarten einen solchen Schluß gestattet, kommen innerhalb der Klasse der Fische die Herzen vom Typus A am *seltensten*, die vom Typus C am *häufigsten* vor. — Vom vergleichend physiologischen und zoologischen Standpunkt aus ist die Anordnung der Automatiezentren im Fischherzen von hohem Interesse. Vom vergleichend physiologischen Gesichtspunkt aus ist vor allem zu sagen, daß der Typus A durch die Anordnung der Automatiezentren eine ganz besondere Stellung in der Tierreihe einnimmt. Soweit bisher bekannt ist, gibt es in anderen Tierklassen kein Herz, das zum Vergleich herangezogen werden könnte. Die Herzen vom Typus B erinnern an das *Schildkrötenherz*, denn auch dieses besitzt ein führendes Automatiezentrum im Sinus und ein zweites im Atrioventrikulartrichter. Allerdings unterscheiden sie

Rücksicht auf die dort vorhandene Automatie würde der Conus arteriosus der *Fische* ein Analogon zum Bulbus arteriosus beim *Froschherzen* darstellen. Danach wären — doch müssen dies noch weitere Untersuchungen lehren — die Fischherzen vom Typus B, soweit Zahl und Anordnung der Automatiezentren in Frage kommen, am besten mit dem Froschherzen zu vergleichen. Die Herzen vom Typus C erinnern mit dem führenden Zentrum im Ohrkanal und dem untergeordneten im Atrioventrikulartrichter an die *rechte Hälfte des Herzens* des Menschen, der Säugetiere und der Vögel.

Vom zoologischen Standpunkte aus sind folgende Tatsachen von Interesse: Bei der *ersten Unterklasse* der Fische, den *Knorpelfischen* (nach BREHM) trifft man ausnahmslos Herzen vom Typus B. Die Fische der *zweiten Unterklasse*, die *Knochenfische*, weisen Herzen vom Typus A und C auf. Dabei ist hervorzuheben, daß sich bei der vierten Unterordnung dieser Klasse nur Herzen vom Typus A finden, soweit man auf Grund der vorliegenden Untersuchungen sagen kann. Die Fische mit Herzen vom Typus A haben alle einen langen, schlanken Leib.

Was die Ausdehnung der Automatiezentren anbelangt, so ist das Zentrum im Sinus und den Ductus Cuvieri bei den Fischherzen vom Typus A und B zweifellos sehr ausgedehnt. Wieweit seine Anteile untereinander völlig gleichwertig sind, darauf wird noch an anderer Stelle eingegangen werden. Das Zentrum, das sich im Ohrkanal in der Nähe der Sinus-Vorhofsgrenze befindet, hat eine relativ geringe Ausdehnung. Das gleiche gilt von dem Zentrum im Atrioventrikulartrichter und im Anfangsteil des Conus arteriosus.

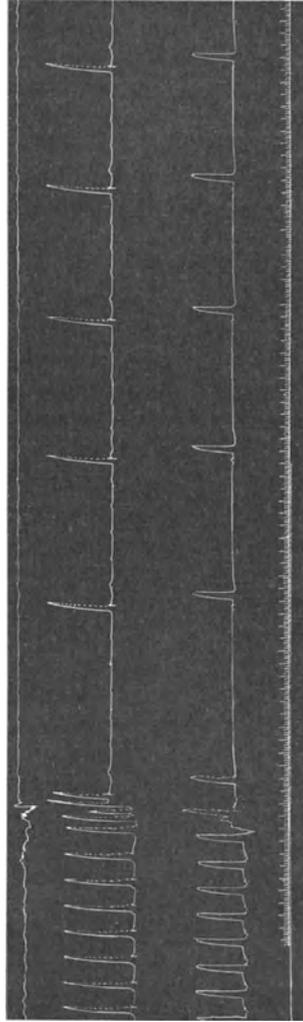


Abb. 24. Herz von *Galeus canis* BP. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{16}$ Sek. Tätigkeit des Herzens vor und nach einer i. STANNIUSschen Ligatur. Man beachte, daß nach Anlegen einer i. STANNIUSschen Ligatur der Sinus in unverminderter Frequenz weiterarbeitet. Ein Ausdruck dafür findet sich nicht nur in dem vom Sinus, sondern auch vom Vorhof registrierten Kurvenzug, indem die Zusammenziehungen des Sinus auch auf den Vorhofshebel übertragen wurden. Das übrige Herz arbeitet weiter, wenn auch in einer gegenüber früher stark herabgesetzten Frequenz. (Nach BIELEG.)

Hier ist nunmehr der Ort, darauf hinzuweisen, welche physiologischen Erfolge zu verzeichnen sind, wenn man beim *Fischherzen* eine I. STANNIUSsche Ligatur anlegt. Nach Anlegen einer solchen Ligatur, die beim *Froschherzen* unfehlbar zum Stillstand von Vorhof und Kammer führt, während der Sinus weiterarbeitet, verhalten sich die Fischherzen prinzipiell ganz verschieden. Beim Herzen der untersuchten *Haie*, *Rochen* und *Aale* arbeitet der Sinus nach einer I. STANNIUSschen Ligatur im allgemeinen weiter. Es zeigte sich dabei, daß seine Frequenz gegenüber früher vielfach nicht verändert war (siehe Abb. 24). Doch läßt sich nicht leugnen, daß in zahlreichen Fällen die Frequenz des Sinus gegenüber früher eine Veränderung erfahren hatte. Bei *Galeus canis* BP. hatte z. B. BIELIG (1) wiederholt beobachtet, daß die Frequenz des Sinus nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur manchmal etwas kleiner war als zuvor. In anderen Fällen dagegen war sie, wie z. B. bei *Acanthias vulgaris* Risso und *Raja clavata* L. gegenüber früher gesteigert.

Es handelt sich dabei um Erscheinungen, die wenigstens zum Teil vom *Froschherzen* her bekannt sind, deren Ursachen aber noch nicht ganz klar zutage liegen. Denn man kann sich wohl vorstellen, daß der Sinus nach der I. STANNIUSschen Ligatur in der gleichen Frequenz weiterarbeitet, wie vor diesem Eingriff. Auch liegt durchaus im Bereich der Möglichkeit, daß die Frequenz des Sinus durch die unvermeidlichen Zerrungen und Quetschungen beim Anlegen der I. STANNIUSschen Ligatur eine Senkung erfährt. Man kann sich aber vorerst kaum eine richtige Vorstellung machen, worauf eine Frequenzsteigerung des Sinus nach Anlegen einer solchen Ligatur zurückzuführen ist.

BIELIG hebt hervor, daß es manchmal unmöglich ist, die Sinustätigkeit bei den *Haien*, *Rochen* und *Aalen* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur durch Beobachtung festzustellen. Oft lassen sich, selbst mit bewaffnetem Auge, durch längere Zeit gar keine Kontraktionen des Sinus feststellen. Das war besonders ausgeprägt bei den Herzen von *Raja batis* L. und *Raja clavata* L. Vielleicht ist diese Untätigkeit des Sinus darauf zurückzuführen, daß dieser Herzteil nach dem Anlegen der I. STANNIUSschen Ligatur mit Blut prall gefüllt ist. Jede besonders starke Dehnung der Sinuswand verhindert kräftigere Kontraktionen. Sie erfolgen so schwach, daß man sie auch unter Zuhilfenahme eines Vergrößerungsglases nicht mehr zu beobachten vermag. Auf gleiche Erscheinungen stieß auch KOEHNLEIN beim Arbeiten an Herzen von *Torpedineen*. Die Verhältnisse liegen oft so, daß nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur der Sinus längere Zeit — wenigstens scheinbar — untätig verharret und erst allmählich zur Tätigkeit kommt, wobei manchmal, aber durchaus nicht immer, die zuvor gegebene Frequenz des gesamten Herzens erreicht wird.

Eigenartig ist das Verhalten von *Vorhof und Kammer* der Herzen von *Haien*, *Rochen* und *Aalen* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Diese Herzabteilungen stellen nämlich nach diesem Eingriff nicht immer ihre Tätigkeit ein, wie das vom *Froschherzen* her bekannt ist. Bei *Scyllium canicula* L. blieben in den Versuchen von v. SKRAMLIK (12) und BIELIG (I); bei den *Torpedineen* nach den Befunden von KOEHNLEIN (2) Vorhof und Kammer nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur zumeist für die ganze weitere Dauer des Versuches untätig. Vorhof und Kammer von *Galeus canis* BP., *Acanthias vulgaris* RISSO, *Raja batis* L. und *Raja clavata* L. nahmen dagegen nach einem solchen Eingriff ihre Tätigkeit

stets wieder auf, wenn auch in einer Frequenz, die zumeist viel geringer war, als die des Sinus (s. Tabelle 9).

Bei den *Haien* (mit Ausnahme von *Scyllium canicula* L.) und *Rochen* (mit Ausnahme der *Torpedineen*) beobachtete BIELIG nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur manchmal eine außerordentlich frequente Tätigkeit der restlichen Herzabteilungen. Doch erreichte diese in ihrem Ausmaße die Schlagzahl des Sinus nicht völlig.

Besonders eigenartig ist das Verhalten der Herzen von *Aalen* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Der Sinus arbeitet nach einem solchen Eingriff zumeist in der früheren Frequenz weiter. Es ist aber auch das vom Sinus abgeschnürte Herz, wie aus Tabelle 10 hervorgeht, in einer merklich hohen Frequenz tätig, wenn auch diese nicht so groß ist, wie die des Sinus. Im allgemeinen verhält

Tabelle 9. Frequenz des Sinus, sowie der übrigen Herzabteilungen bei *Haien* und *Rochen* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Angegeben sind für alle Fischarten die Ergebnisse von zwei Versuchen.

Fischart	Sinus	Übriges Herz
<i>Scyllium canicula</i> L.	39	0
	48	0
<i>Galeus canis</i> BP.	34	7
	34	6
<i>Acanthias vulgaris</i> RISSO	40	7
	43	12
<i>Raja batis</i> L.	24	0
	21	9
<i>Raja clavata</i> L.	40	11
	38	15

Tabelle 10. Frequenz des Sinus, sowie der übrigen Herzabteilungen bei den *Aalen* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Angegeben sind für die beiden Fischarten die Ergebnisse von je vier Versuchen.

Fischart	Sinus	Übriges Herz
<i>Anguilla vulgaris</i> L.	55	31
	54	31
	56	25
	48	25
<i>Conger vulgaris</i> CUV.	50	27
	33	20
	39	24
	39	24

sich die Frequenz des Vorhofs zu der des Sinus nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur bei den *Aalen* wie 1 : 2, was bei den *Haien*

Tabelle II. Frequenz des Herzens vor und nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Angegeben sind für die verschiedenen Fischarten die Ergebnisse von je zwei Versuchen.

Fischart	Vor	Nach
	Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur	I. STANNIUSschen Ligatur
<i>Tinca vulgaris</i> Cuv.	34	32
	42	40
<i>Idus</i> HECK., Abart <i>Goldorfe</i>	37	33
	33	33
<i>Leuciscus rutilus</i> L.	58	58
	50	46
<i>Esox lucius</i> L.	38	40
	54	54
<i>Ctenolabrus rupestris</i> C. V.	50	40
	66	43
<i>Agonus cataphractus</i> BL.	90	90
	81	81
<i>Cottus scorpius</i> L.	66	62
	66	40

und *Rochen* niemals der Fall ist. In der Tätigkeit des Vorhofs der *Aale* nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur haben wir offenbar einen Ausdruck dafür zu erblicken, daß nunmehr jenes Gebilde die Führung des restlichen Herzens übernommen hat, das von McWILLIAM als *Ohrkanal* bezeichnet wurde und das mit hoher Automatie ausgerüstet ist. Daß hier ein zweites Zentrum in die Tätigkeit eingreift, dafür spricht schon die beträchtliche Frequenz, in der Vorhof und Kam-

mer nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur arbeiten.

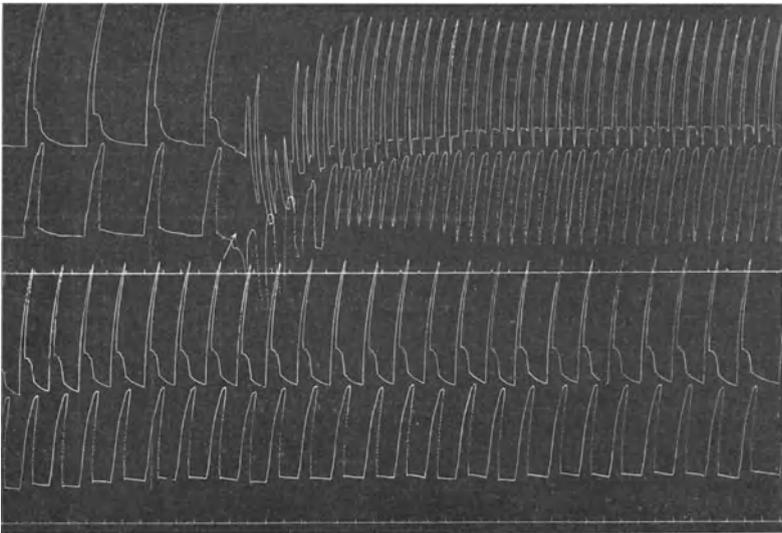


Abb. 25. Herz von *Esox lucius* L. Registrierung von oben nach unten (im oberen Teil des Bildes sowie im unteren): Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Beim Pfeil Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur. Man beachte die enorme Frequenzsteigerung des Herzens unmittelbar nach diesem Eingriff. Die Frequenzzunahme hält sehr lange an, wie aus dem unteren Teil des Bildes hervorgeht, das nach etwa 10 Min. aufgenommen wurde. (Nach BIELIG.)

Legt man eine I. STANNIUSsche Ligatur bei den Herzen der von BIELIG (I) untersuchten weiteren Fische an, so stellt sich heraus, daß das restliche Herz in einer gegenüber früher entweder gar nicht oder nur wenig veränderten Frequenz weiterarbeitet (s. Tabelle II). Ist diese auch nicht immer genau gleich der Schlagfolge, in der das Herz vor Anlegen der I. STANNIUSschen Ligatur tätig war, so kann daraus nicht der Schluß gezogen werden, daß der Sinus für die Tätigkeit dieser Herzen maßgebend ist. Dazu sind die Frequenzunterschiede in den meisten Fällen zu gering, was bei den *Aalen* ja nie der Fall war. Auch ergab eine genaue Beobachtung des Sinus, daß dieser Herzteil bei den angeführten Fischen nahezu immer völlig still stand. Wies der Sinus noch eine Tätigkeit auf, so arbeitete er, das sei mit Nachdruck hervorgehoben, außerordentlich langsam. Wahrscheinlich war in diesen Fällen ein Teil der automatisch tätigen Muskulatur noch unverändert im Zusammenhange mit dem Sinus geblieben.

Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß BIELIG (I) nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur gelegentlich bei einem Herzen vom Typus C (*Esox lucius* L.) eine enorme Frequenzsteigerung beobachtet hat (siehe Abb. 25). Diese betrug etwa das Fünffache der früheren Schlagfrequenz. Die außerordentlich rasche Herztätigkeit hielt durch etwa 2 bis 3 Min. an und nahm dann ganz allmählich ab, ohne indessen auf den Wert herabzusinken, den das Herz vor dem Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur hatte. Eine Erklärung für diese eigenartige Erscheinung kann vorerst nur darin gesehen werden, daß das Herz zuvor noch unter dem Einfluß des Vaguszentrums arbeitete, wofür die langsame Frequenz von etwa 16 Schlägen pro Minute spricht.



Abb. 26. Herztätigkeit von *Pleuronectes platessa* L. nach angelegter I. STANNIUSscher Ligatur. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{6}$ Sek. Man beachte, daß das Herz einmal regelmäßig schlägt, dann wieder seine Tätigkeit für längere Zeit völlig einstellt. (Nach BIELIG.)



Abb. 27. Herztätigkeit von *Pleuronectes platessa* L. nach angelegter 1. STANNIUSscher Ligatur. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte die eigenartige Frequenzänderung des Herzens, das einmal rascher, dann wieder langsamer schlägt, bei diesen Änderungen aber rhythmisch arbeitet. (Nach BIELIG.)

Hier ist noch die eigenartige periodisch-rhythmische Tätigkeitsweise des Vorhofs und der Kammer nach Anlegen einer 1. STANNIUSschen Ligatur bei manchen Fischherzen zu erwähnen. Sie besteht nach den Befunden von BIELIG darin, daß sich der Vorhof und die Kammer eine Zeitlang rhythmisch zusammenziehen und plötzlich nach einem verspäteten Schlag ihre Tätigkeit für längere Zeit einstellen. Nach einer Pause von 20—30 Sek. nimmt der Vorhof wieder seine Tätigkeit auf, und zwar mit einer langsam zunehmenden Frequenz, arbeitet eine Zeitlang und hört dann wieder zu schlagen auf. Diese Erscheinungen wurden beim Herzen von *Acanthias vulgaris* Risso (Typus B) und von *Pleuronectes platessa* L. und *Zoarces viviparus* L. (Typus C) beobachtet (s. Abb. 26)¹. Gelegentlich kommt es, wie aus Abb. 27 hervorgeht, nicht zu einem völligen Stillstand des Herzens, sondern nur zu einem sehr verlangsamten Arbeiten, das von Perioden frequenter Tätigkeit unterbrochen wird. Es handelt sich hier um eine Erscheinung, die mit dem von v. SKRAMLIK (6, 7) beim Manteltier- und Schildkrötenherzen beschriebenen Phänomen von CHEYNE-STOKES verglichen werden kann.

Nach Anlegen einer 2. STANNIUSschen Ligatur verhielten sich die Herzen sämtlicher untersuchter Fischarten sehr verschieden. In vielen Fällen stellte BIELIG (1) fest, daß die Kammer daraufhin nicht etwa, wie das vom *Froschherzen* her wohlbekannt ist, ihre Tätigkeit wieder aufnahm. Bei den Herzen der *Haie* und *Aale* blieb sie zumeist dauernd stillstehen, vielfach auch bei anderen Fischarten. Bei bestimmten Fischen nahm sie (s. Tabelle 12) wieder ihre Tätigkeit auf, allerdings in einer Frequenz, die beträchtlich kleiner war, als die des übrigen Herzens. Bei einer Anzahl weiterer Fische schlug die Kammer arrhythmisch und stellte nach Ablauf

¹ Periodische Gruppen von Schlägen im Sinne der LUCIANISCHEN Gruppen hatte schon MINES gelegentlich bei den Herzen von *Raja blanda* beobachtet, die mit der KNOWLTONschen Lösung durchströmt waren, in der allerdings der Harnstoffgehalt auf die Hälfte des Erforderlichen herabgesetzt war.

von spätestens 1 Stunde ihre Tätigkeit vollkommen ein, während das übrige Herz um diese Zeit noch rhythmisch weiterarbeitete.

Bei den *Haien* und *Rochen* ist auch die *Grenze zwischen Kammer und Conus arteriosus* gegenüber allen *Eingriffen außerordentlich empfindlich*. Man kann sowohl durch eine Ligatur an dieser Stelle als auch durch Einstiche mit Nadeln lange Pulsationsreihen von durchschnittlich etwa 20 Schlägen erzielen (s. Abb. 28). Diese Zusammenziehungen folgen einander nicht etwa streng rhythmisch. Ihre Frequenz ist im Anfang etwas höher und geht allmählich bis auf Null herunter, d. h. die Pulsationen erlöschen völlig. Man kann sie aber nach Abklingen durch einen erneuten Einstich wieder hervorrufen. Es handelt sich hier um ein ähnliches Verhalten, wie es vom Atrioventrikulartrichter des *Froschherzens* her bekannt ist. Bemerkenswert ist, daß sich die Pulsationen des Anfangsteiles des *Conus arteriosus* zumeist rückläufig auf Kammer und Vorhof ausbreiten, freilich unter der Voraussetzung, daß das Herz zuvor durch eine 1. STANNIUSSCHE Ligatur stillgestellt wurde. McQUEEN stellte das Auftreten rückläufiger Systolen am *Aalherzen* nach Durchströmen der Kammer mit konstantem Strome fest.

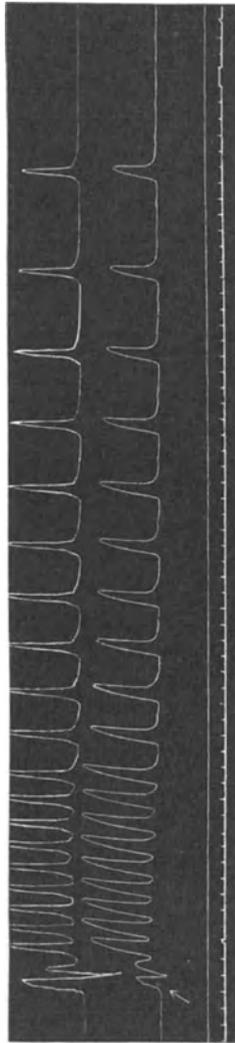


Abb. 28. Tätigkeit des *Conus arteriosus* bei einem nach einer 1. STANNIUSSCHEN Ligatur stillstehenden Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. auf einen äußeren Reiz hin. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Man beachte, daß auf den Eingriff hin (beim Pfeil) durch die darauf einsetzende Tätigkeit des *Conus arteriosus* rückläufig die Kammer und auch der Vorhof in Tätigkeit gebracht wird. Die ersten Zusammenziehungen folgen einander sehr rasch, die späteren immer langsamer, bis sie völlig erlöschen. (Nach KOEHNLEIN.)

Tabelle 12.

Frequenz des ganzen Herzens und der Kammer nach Anlegen einer 2. STANNIUSSCHEN Ligatur bei verschiedenen Fischarten.

Fischart	Frequenz des ganzen Herzens nach einer 1. STANNIUSSCHEN Ligatur	Frequenz der Kammer nach einer 2. STANNIUSSCHEN Ligatur
<i>Tinca vulgaris</i> CUV.	34	14
<i>Barbus fluviatilis</i> AG.	50	7
<i>Salmo fario</i> L.	42	6
<i>Esox lucius</i> L.	40	10
<i>Labrus mixtus</i> L.	72	16

Bei durchspülten Herzen von *Haien* und *Rochen* beobachtete MINES (1) ein abwechselndes Schlagen in der einen und anderen Richtung. Zeitweise nahmen die Erregungen ihren Ursprung im Sinus und pflanzten sich rechtläufig über das Herz bis zum Conus arteriosus fort. Zeitweise nahmen sie ihren Ausgang im Conus arteriosus und pflanzten sich rückläufig nach dem Sinus fort. Bemerkenswert ist dabei, daß die Schlagfolge in der rückläufigen Richtung häufiger war als in der rechtläufigen. Soweit ich aus der Abb. 5 seiner Abhandlung zu entnehmen vermochte, betrug die Frequenz der Schläge in der rückläufigen Richtung mit etwa 44 pro Min. annähernd das Doppelte als in der rechtläufigen.

Es ist nunmehr unsere Aufgabe, die im Fischherzen vorhandenen Automatiezentren nach ihrer Leistungsfähigkeit zu gliedern. Die in den Ductus Cuvieri und im Sinus der Fischherzen vom Typus A und B, im Ohrkanal nahe der Sinus-Vorhofsgrenze der Fischherzen von Typus C, sowie im Ohrkanal der Fischherzen vom Typus A sind den *kontinuierlich rhythmisch tätigen* Zentren zuzuzählen. Die Zentren im Atrioventrikulartrichter und im Anfangsteil des Conus arteriosus gehören zu denjenigen, deren Befähigung zum automatischen Arbeiten zumeist nur auf einen äußeren Reiz hin erwacht.

Die kontinuierlich rhythmisch arbeitenden Zentren sind als *führend* zu betrachten. Das gilt allerdings nur mit der einen Ausnahme des Zentrums im Ohrkanal der Herzen vom Typus A. Denn das *Aalherz* wird durch das Zentrum im Ohrkanal normalerweise nicht geführt, sondern durch das Zentrum in den Ductus Cuvieri und im Sinus. Das Zentrum im Ohrkanal vermag aber die Führung des Herzens zu übernehmen, sowie das Zentrum in den Ductus Cuvieri und im Sinus seine Tätigkeit einstellt oder vorübergehend ausgeschaltet wird. Die Zentren im Atrioventrikulartrichter und im Anfangsteil des Conus arteriosus sind zweifellos als *untergeordnete* Zentren zu bezeichnen, die sich normalerweise dem führenden völlig unterordnen. Die Überlegenheit der führenden Zentren besteht in erster Linie in der *Schnelligkeit ihrer Schlagfolge* und der *längeren Bestandsdauer ihrer Pulsationen*.

Es erhebt sich im Anschluß an diese Feststellungen die Frage, mit welcher Genauigkeit die führenden Zentren *im ausgeschnittenen* Fischherzen *rhythmisch* tätig sind. Soweit aus den bisher vorliegenden Untersuchungen hervorgeht, geht die Schlagfolge bei den Fischherzen nach Zerstörung des Zentralnervensystems lang nicht mit jener Genauigkeit vor sich, wie beim *Froschherzen*. Die Abweichungen, bewegen sich nicht selten sogar um $\pm \frac{1}{10}$ Sek, sind also im Durchschnitt mehr als zehnmals so groß, als beim Froschherzen. Das gilt in noch stärkerem Maße für das Zentrum im Ohrkanal der Fischherzen vom Typus A.

Von großem Interesse ist nun festzustellen, wieweit die physiologischen Befunde über die Lage der verschiedenen Automatiezentren im Fischherzen mit den anatomischen Untersuchungen übereinstimmen. Systematische Untersuchungen auf anatomischem Gebiete entsprechend den neueren physiologischen Befunden liegen noch nicht vor. MACKENZIE (1, 2) fand das typische nodale Gewebe, das dem KEITH-FLACKSchen Knoten des Menschenherzens entspricht, beim *Aalherzen* überall in der Sinuswand und an den Ansatzstellen der Klappen zwischen Sinus und Vorhof. Bei *Abramis brama* und *Gadus virens* liegt dieses Knotengewebe in Form eines Sphinkters um die Sinus-Vorhofsverbindung herum und geht nur an zwei Stellen in die gewöhnliche Vorhofsmuskulatur über. In der Sinuswand findet sich bei diesen Fischen von dem Knotengewebe nichts. Diese anatomischen Befunde stehen mit den physiologischen Ergebnissen bei den Herzen vom Typus A und C in vollständiger Übereinstimmung. Das Knotengewebe ist nach den Angaben von KEITH und MACKENZIE *reichlichst* mit Nerven versorgt.

Bei dieser Gelegenheit soll erwähnt werden, daß von verschiedenen Forschern im Inneren der Fischherzmuskulatur Ganglienzellen gefunden wurden, vor allem von VIGNAL beim Herzen von *Rochen* und *Karpfen* im Vorhof, zum Teil auch in der Kammer. KAZEM-BECK und DOGIEL (2, 3) fanden vereinzelt Ganglienzellen im Sinus des Hechtes, vor allem aber an der Sinus-Vorhofs- und Vorhofs-Kammergrenze, sowie im oberen Teile der Kammerbasis. An der Kammeroberfläche ließen sich keine Ganglienzellen feststellen.

Damit kommen wir zu der oft und heiß umstrittenen Frage, ob die Ganglienzellen oder die Muskelfasern als Träger der besonderen automatischen Eigenschaften des Herzens anzusehen sind. Es liegt mir vollständig fern, diese alte Streitfrage von neuem wieder aufzunehmen. Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß gerade an Fischembryonenherzen immer wieder der Versuch gemacht wurde, den Nachweis zu führen, daß Pulsationen zu einer Zeit auftreten, da sich Ganglienzellen im Herzen noch nicht nachweisen lassen. Hier ist in erster Linie der Untersuchungen von HIS jun. zu gedenken, der feststellte, daß Herzganglien erst bei einer Länge der Embryonen von *Scyllium canicula* L. von 13 mm erscheinen, während Herzpulsationen schon bei Embryonen von einer Länge von 0,5 cm zu verzeichnen sind. Untersuchungen mit gleichem Ergebnis hat auch v. TSCHERMAK (1) an Embryonen von *Gobius capito* angestellt.

Aus den physiologischen und anatomischen Befunden geht eine einfache, aber nicht unwichtige Tatsache hervor, nämlich daß beim *Fisch*- wie beim *Froschherzen* zumeist *Klappengegenden* Sitz der Automatie sind. Das gilt allerdings nur mit der einen Ausnahme des Ohrkanals beim *Aalherzen*. Freilich liegt dieser den Sinus-Vorhofsklappen ziemlich benachbart, so daß von einer Ausnahme von der

obengenannten Gesetzmäßigkeit im strengen Sinne des Wortes nicht die Rede sein kann.

3. Die normale Tätigkeitsweise der einzelnen Fischherzabteilungen.

An jeder Abteilung des Fischherzens können wir unter normalen Verhältnissen die drei Phasen der Herztätigkeit, Systole, Diastole und Ruhepause, feststellen. Nur wechselt die Art des Ablaufes der ersten zwei Phasen bei den verschiedenen Fischarten außerordentlich stark. So ist hier vor allem daran zu erinnern, daß sich die Herzabteilungen mancher Fische außerordentlich rasch kontrahieren und distrahieren, so daß von richtigen *Muskelzuckungen* gesprochen werden kann. Besonders ausgeprägt ist dies bei dem Herzen der *Forelle* und des *Hechtes*, während die gleichen Abteilungen anderer Fischherzen sich sehr viel träger zusammenziehen. Es handelt sich hier wieder um eine Grundeigentümlichkeit der Herzmuskelsubstanz; denn im allgemeinen wäre ja zu erwarten, daß der Herzmuskel der Fische als Kaltblüter träger arbeitet, als der der Warmblüter. Das ist aber vielfach nicht der Fall. Die Temperaturverhältnisse sind offenbar für die Tätigkeitsweise des Herzens allein nicht ausschlaggebend. Es sei hier darauf hingewiesen, daß die Herzen, deren Abteilungen sich in Form von Zuckungen, also sehr rasch zusammenziehen, Fischen entstammen, die auch sonst sehr rasch beweglich und flink sind, wie z. B. die Forelle.

Natürlich ist die Tätigkeitsweise der einzelnen Abteilungen bei dem gleichen Herzen etwas verschieden. So zieht sich im allgemeinen die Kammer träger zusammen als der Vorhof, und der Sinus wieder träger als die beiden eben genannten Herzabteilungen, freilich unter der Voraussetzung, daß er bei der betreffenden Fischart überhaupt tätig ist. Am allerträgstens arbeitet der Conus arteriosus, der sich ja bei den Herzen der *Haie* und *Rochen* selbständig zusammenzieht. Doch muß darauf hingewiesen werden, daß der Unterschied in der Tätigkeitsweise der einzelnen Herzabteilungen bei den *Fischen* lang nicht so ausgeprägt ist, wie z. B. bei den *Amphibien* und *Reptilien*.

Die peristaltische Kontraktion läuft bei den Fischen innerhalb einer Herzabteilung so rasch ab, daß man sie mit freiem Auge nicht verfolgen kann. Eine Messung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit dieser peristaltischen Welle hätte aber nur beim Vorhof der Fischherzen einen Sinn, weil die Muskelfasern da im allgemeinen vom Sinus gegen den Atrioventrikulartrichter, wenn auch nicht ausschließlich, so doch vorzugsweise in longitudinaler Richtung verlaufen [vgl. v. SKRAMLIK (4)]. Bei der Kammer solche Messungen vorzunehmen, kann zu keinem Erfolge führen, weil der Faserverlauf hier völlig unbekannt ist.

Gelegentlich habe ich an der Kammer des *Aal-* oder *Forellenherzens* einige Zeit nach Tötung des Tieres nicht jene glatte Form von Peristaltik beobachtet, wie in der Norm, sondern eine, die man am besten mit dem Eigenschaftswort „abgehackt“ bezeichnet. Man hat den Eindruck, als ob sich die einzelnen Anteile der Kammer in gewissen Intervallen zusammenziehen, so wie man dies gewöhnlich bei zwei Herzabteilungen sieht, die sich in bestimmter zeitlicher Folge nacheinander zusammenziehen.

Wir sind gewohnt, die *Erschlaffung* des Herzens als einen Vorgang anzusehen, der sich ganz selbstverständlich an die Zusammenziehung zeitlich anschließt. Er wird als ein *rein passives Geschehen* aufgefaßt, das allerdings durch die Einfüllung der Herzabteilungen mit Blut weitgehend gefördert wird. Bei gewissen Fischen, vor allem den *Aalen*, wird die Diastole des Vorhofes sowohl wie der Kammer durch die Fäden erleichtert, durch die die betreffenden Herzabteilungen mit dem Perikardialsack in Verbindung stehen. Diese Sehnenfäden werden während der Systole *elastisch* beansprucht. Ihre Elastizität kann sich dann während der Diastole zugunsten einer bequemeren Erschlaffung dieser Herzabteilung auswirken. Es handelt sich hier um eine Art *aktiver Diastole*, wie sie von dem Herzen des Wasserkäfers *Dytiscus* her bekannt ist [vgl. BETHE (2)]. Es ergibt sich aber zwischen dem Herzen der Wasserkäfer und den Aalherzabteilungen ein prinzipieller Unterschied: Durch die Dehnung der Herzmuskelfasern wird bei den Wasserkäfern eine neue *Systole* ausgelöst; dessen bedarf es aber beim Aalherzen nicht.

Natürlich weisen auch die einzelnen Abteilungen des Fischherzens eine *absolute refraktäre Phase* auf, die wahrscheinlich kurz vor Beginn der Systole einsetzt und kurz vor Ende der Systole aufhört, wie das für das *Froschherz* festgestellt wurde. Am Ende der refraktären Phase gewinnen die einzelnen Abschnitte des Herzens offenbar nicht sofort die maximale Erregbarkeit zurück, sondern es wächst ihre Empfindlichkeit für Reize ganz allmählich an, völlig entsprechend den Erfahrungen, die ENGELMANN (2) und TRENDLENBURG (2) beim *Froschherzen* gemacht haben.

In neuerer Zeit hat KOEHNLEIN (1) auf meine Anregung hin die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof sowie Vorhof und Kammer bei verschiedenen Fischherzen bestimmt. Es hat sich dabei herausgestellt, daß die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde von der Leitungsrichtung abhängt, und zwar ist sie in der *rückläufigen* Richtung etwas *kürzer* als in der *rechtläufigen*. Das steht in Übereinstimmung mit früheren Befunden von mir (II). Ich hatte am Herzen von *Scyllium canicula* L. gezeigt, daß zwischen Vorhof und Kammer in der rückläufigen Richtung sehr viel mehr Impulse übertragen werden können als in der rechtläufigen. Es zeigt

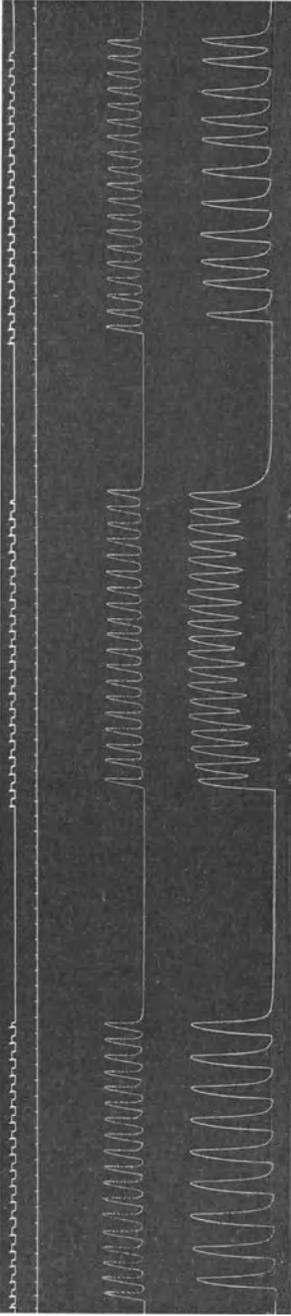


Abb. 29. Herzfähigkeit von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: Künstlicher Reiz, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek., Vorhof und Kammer. Man beachte, daß im ersten Teil der Kurve jede Reizung des Vorhofs eine Kontraktion dieses Herzteiles bewirkt, daß aber nur jede zweite Vorhofszusammenziehung eine Zusammenziehung der Kammer herbeiführt. Im zweiten Teil der Kurve wird die Kammer künstlich gereizt. Man beachte, daß jede Kammerzusammenziehung eine solche des Vorhofs herbeiführt. Im dritten Teil liegen die Verhältnisse genau so wie im ersten Teil. Die Reizfrequenz war in allen drei Fällen die gleiche.

sich nämlich (s. Abb. 29), daß bei einer bestimmten Reizfrequenz gerade noch sämtliche Antriebe von der Kammer auf den Vorhof übertragen werden, während unter völlig gleichartigen Bedingungen der Reizgebung nur jede zweite Erregung des Vorhofs von der Kammer beantwortet wird. KOEHNLEIN hat diese Erscheinungen messend verfolgt und dabei gezeigt, daß z. B. zwischen Vorhof und Kammer des *Schleienherzens* bei Zimmertemperatur rückläufig etwa 40 Antriebe pro Minute übertragen werden, rechtläufig nur etwa 30. Die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde ist also beim *Fischherzen* in der rückläufigen Richtung mit etwa 1,5 Sek. erheblich *kürzer* als in der rechtläufigen mit etwa 2,0 Sek.

Für die einzelnen Abteilungen des Fischherzens gilt offenbar auch das *Alles-oder-Nichts-Gesetz*, d. h. es ist die Stärke der Kontraktion von der Stärke des Reizes unabhängig. Von dieser Gesetzmäßigkeit haben sich eine Anzahl wahrscheinlich nur scheinbarer Ausnahmen ergeben. So hat z. B. STRAUB beim Arbeiten am *Selachierherzen* bei künstlicher Reizung gelegentlich Kontraktionen erhalten, die größer waren, als die normalen. STRAUB selbst glaubte darin keine Ausnahme von dem Alles-oder-Nichts-Gesetz erblicken zu dürfen, führte vielmehr diese besonders starken Kontraktionen auf seine Versuchsanordnung und die Registrierung zurück. Gleiche Beobachtungen machte McQUEEN auch am Herzen von *Raja clavata* L. Auch ich

hatte Gelegenheit, solche sehr starken Kontraktionen beim Herzen verschiedener Fischarten festzustellen, habe aber darauf hingewiesen, daß diese „*übermaximalen Kontraktionen*“ offenbar auf Versuchs-

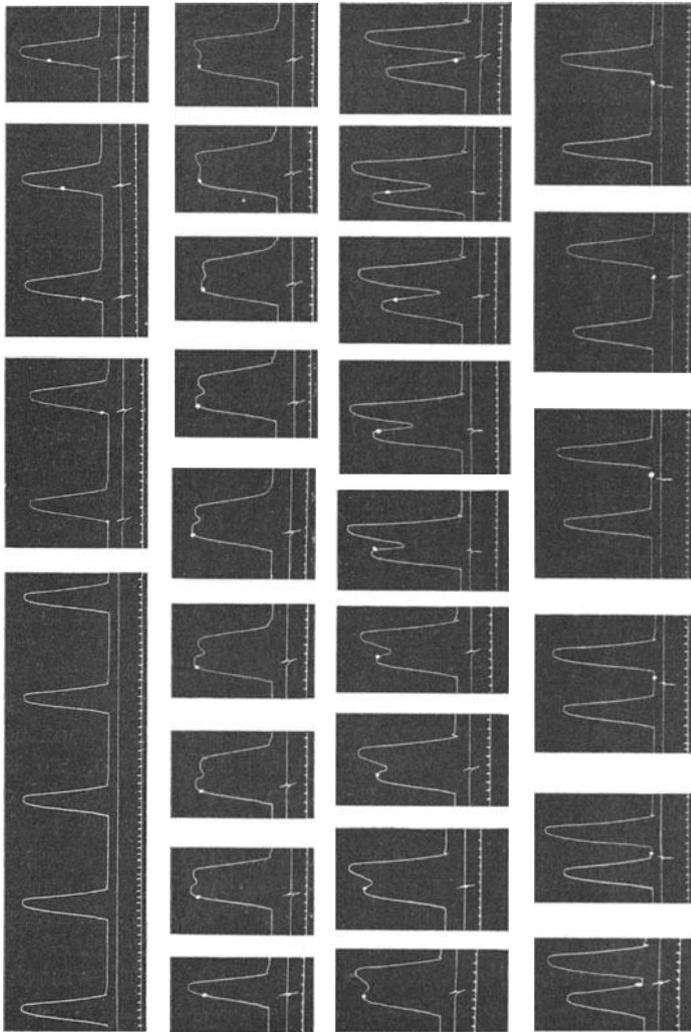


Abb. 30. Kammertätigkeit von *Torpedo ocellata* RUD., spontan und nach künstlicher Reizung. Vorhofs-Kammerpräparat, gefüllt mit FÜHNER'Scher Lösung. Registrierung von oben nach unten: Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. Der richtige Moment des Reizes ist mit einem kleinen, weißen Punkt in den Kurven angedeutet. (Nach MINES.)

fehler zurückzuführen sind, indem sich bei der engen Nachbarschaft von Vorhof und Kammer bei den Fischherzen der Zug des Vorhofs auch an dem Kammerhebel und der Zug der Kammer auch an dem Vorhofshebel auswirken kann. In besonders ausgeprägtem Maße war dies der Fall bei den Herzen der *Schleien* und *Hechte*. Beim

Herzen der *Aale* wurde das nicht beobachtet, weil die beiden Abteilungen, Vorhof und Kammer, etwas anders gegeneinander gelagert sind, als bei den vorhin genannten Fischen.

Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß man gelegentlich sehr starke Kontraktionen einzelner Herzabteilungen bei den Fischen beobachtet. Ich verweise schon an dieser Stelle auf die Versuche von MINES (2) und KOEHNLEIN (3). In den Versuchen von MINES am Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. wurde der automatisch schlagende Kammermuskel in verschiedenen Phasen seiner Tätigkeit künstlich elektrisch gereizt. Der Augenblick der Reizung ist in der Abb. 30 jeweils durch einen kleinen weißen Punkt markiert. Man kann leicht erkennen, wie der Reiz während der Systole unwirksam ist und erst einen Erfolg zeitigt, sowie die refraktäre Phase vorüber ist. Die Extrazuckungen sind zuerst sehr klein, werden aber immer größer und erreichen zuletzt ein ganz bedeutendes Ausmaß, so daß ihr Gipfel denjenigen der vorangegangenen spontanen Zuckung bei weitem überragt. Zuletzt treten die Extrazuckungen wieder vereinzelt auf, sind aber zum Teil von ganz beträchtlicher Größe, bis sie der ursprünglichen Kontraktion gleich groß werden. Das ist aber erst der Fall, wenn der Reiz bereits lange in die Ruhepause des Herzmuskels fällt. Neben der Bestimmung der refraktären Phase interessieren hier die *übermaximalen Kontraktionen*, die möglicherweise eine Ausnahme von dem Alles-oder-Nichts-Gesetz darstellen.

Aus den Kurven von MINES läßt sich die Ursache für einen Fehler in der Anordnung, der ein solches Ergebnis vortäuschen könnte, nicht erkennen. Verdächtig ist nur, daß MINES selbst bei der Beschriftung seiner Abbildung von einem *Vorhofs-Kammerpräparat* spricht, und daß die übermaximalen Zuckungen nicht bei einem kurzen, sondern bei einem größeren Intervall zwischen dem spontanen und dem künstlichen Reiz auftreten, zu einer Zeit also, wo eine rückläufige Übertragung der Erregung von der Kammer auf den Vorhof ganz sicher möglich ist. Dann aber besteht, wie ich schon auseinandergesetzt habe, immer die Gefahr, daß sich ein Zug des Vorhofs- auch an dem Kammerhebel bemerkbar macht und die Zuckungen der Kammer künstlich vergrößert. Nach den Erfahrungen beim Skelettmuskel wäre doch zu erwarten, daß die übermaximalen Zuckungen sich besonders bei einem Reizintervall bemerkbar machen, das wenig größer ist als die Dauer der refraktären Phase. MINES behandelt diese Erscheinungen (man vergleiche seine Erklärungen auf S. 25 der Abhandlung) mit großer Zurückhaltung und Vorsicht.

Jedenfalls wäre es erwünscht, bei Gelegenheit der Anstellung anderer Versuche auf diesem Gebiete völlige Klarheit zu schaffen. Solange sich nicht ganz exakte Abweichungen ergeben, bei denen Versuchsfehler nicht in Frage kommen, muß man an der Gültigkeit des Alles-oder-Nichts-Gesetzes auch für die einzelnen Abteilungen

des Fischherzens festhalten. Man ist hier um so mehr zur Vorsicht gemahnt, als v. TSCHERMAK (1) an den embryonalen Herzen von *Gobius capito* dieses Gesetz als gültig befunden hat.

Eine scheinbare Ausnahme von dem Alles-oder-Nichts-Gesetz ist die von BOWDITCH am *Froschherzen* entdeckte Treppe. McQUEEN hat sie am Herzen von *Raja clavata* L. beobachtet. Ich habe sie wiederholt beim Herzen von *Scyllium canicula* L. gesehen, besonders nach längeren Stillständen infolge von Vaguserregung. Merkwürdig ist die Angabe von McWILLIAM, der die Erscheinung der Treppe im Aalherzen in der Regel vermißte.

Ebenso ist auch der *Alternans* als eine scheinbare Ausnahme vom Alles-oder-Nichts-Gesetz anzusehen. Einen *Alternans* habe ich an der Kammer der verschiedenartigsten Fischherzen gesehen. Ebenso beschreibt ihn DE BOER (4) an der Herzkammer von *Scyllium canicula* L.

Es fragt sich nun, wie die *Erregungsleitung* im Herzen der Fische vor sich geht. Da im Herzen alles mit allem leitend verbunden ist, so wird sich eine an einer Stelle gesetzte Erregung natürlich nach allen Richtungen ausbreiten. Nur ist die Geschwindigkeit, mit der die Ausbreitung vor sich geht, örtlich wechselnd, soweit wir das nach dem äußerlichen Geschehen zu beurteilen in der Lage sind. Es ist nämlich beim *Fischherzen* wie bei dem des *Frosches* und der *Schildkröten* festzustellen, daß die Erregung an einzelnen Stellen, und zwar den Grenzen zwischen zwei Herzabteilungen, langsamer voranschreitet, während im allgemeinen der Erregungsablauf innerhalb einer Herzabteilung relativ rasch vor sich geht.

Es ergeben sich aber ganz bestimmte Unterschiede in der Leitung der Erregung in der *normalen* Richtung vom Sinus oder von der Sinus-Vorhofsgrenze gegen den Truncus arteriosus zu oder aber in der *umgekehrten* Richtung, vom Truncus arteriosus gegen den Sinus zu. Und zwar erfolgt beim *Fisch-* im Gegensatz zum *Amphibien-* und *Reptilienherzen* die Erregungsleitung in der normalen Richtung langsamer als in der entgegengesetzten, rückläufigen. Das hat man vor allem an den Grenzen zweier Herzabteilungen ermittelt, also z. B. bei den Herzen vom Typus A zwischen Sinus und Vorhof, Vorhof und Kammer, bei den Herzen vom Typus B zwischen Sinus und Vorhof, Vorhof und Kammer und gegebenenfalls Kammer und Conus arteriosus, bei den Herzen vom Typus C zwischen Vorhof und Kammer. Darüber geben die Tabellen 13 und 14 Aufschluß.

Es sei hier noch darauf hingewiesen, daß bei denjenigen Fischen, bei denen sich sämtliche Herzabteilungen, vom Sinus angefangen bis zum Conus arteriosus, zusammenziehen, das Intervall zwischen Sinus- und Vorhofstätigkeit am kürzesten, das zwischen Kammer- und Conustätigkeit am längsten ist.

Tabelle 13. Überleitungszeiten zwischen den einzelnen Herzabteilungen im recht- und rückläufigen Sinne bei Fischherzen vom Typus A und B. Es bedeuten: $S_s - A_s$ das rechtläufige Intervall zwischen Sinus- und Vorhofstätigkeit, $A_s - S_s$ das rückläufige Intervall zwischen der Tätigkeit dieser beiden Abteilungen, $A_s - V_s$ das rechtläufige Intervall zwischen Vorhofs- und Kammertätigkeit, $V_s - A_s$ das rückläufige Intervall zwischen der Tätigkeit dieser beiden Herzabteilungen, $V_s - Co_s$ das rechtläufige Intervall zwischen Kammer- und Conus-arteriosus-Tätigkeit, $Co_s - V_s$ das rückläufige Intervall zwischen der Tätigkeit dieser beiden Herzabteilungen. Durchschnittswerte von je 3 Versuchen in Sekunden.

Fischart	$S_s - A_s$	$A_s - S_s$	$A_s - V_s$	$V_s - A_s$	$V_s - Co_s$	$Co_s - V_s$
<i>Anguilla vulgaris</i> L. . . .	0,30	0,14	0,50	0,40	—	—
	0,44	0,22	0,60	—	—	—
	0,40	0,20	0,60	—	—	—
<i>Scyllium canicula</i> L. . . .	0,25	0,18	0,53	0,45	—	—
	0,27	—	0,40	—	—	—
	0,29	—	0,38	—	—	—
<i>Scyllium stellare</i> GÜNTH.	0,27	0,18	0,40	0,35	0,46	0,41

Tabelle 14. Überleitungszeiten zwischen den einzelnen tätigen Herzabteilungen im recht- und rückläufigen Sinne bei Herzen vom Typus C. Es bedeuten: $A_s - V_s$ das Intervall zwischen Vorhofs- und Kammertätigkeit im rechtläufigen, $V_s - A_s$ das Intervall zwischen Kammer- und Vorhofstätigkeit im rückläufigen Sinne. Durchschnittswerte von je 3 Versuchen in Sekunden.

Fischart	$A_s - V_s$	$V_s - A_s$
<i>Tinca vulgaris</i> CUV.	0,36	0,29
	0,24	0,18
	0,28	0,18
<i>Salmo fario</i> L.	0,31	0,25
	0,33	0,22
	0,26	0,18
<i>Esox lucius</i> L.	0,28	0,20
	0,21	0,14
	0,22	0,15
<i>Scorpaena scrofa</i> L.	0,45	0,34
	0,51	0,38
	0,39	0,29
<i>Agonus cataphractus</i> BL.	0,19	0,15
	0,18	0,14
	0,18	0,14

Die Länge der Übertragungszeit der Erregung von einer Herzabteilung auf die andere hängt von einer ganzen Anzahl von Faktoren ab. Es kommen hier nicht allein die Temperatur, der Ernährungszustand und der Nerven einfluß in Betracht, sondern auch das *Intervall*, in dem zwei Antriebe zur Tätigkeit einander folgen. Der Einfluß der Temperatur wird noch eigens behandelt werden, ebenso der Einfluß der Nerven. Über die Bedeutung der Ernährung ist vorerst nicht viel zu sagen, da hierüber kaum Untersuchungen angestellt worden sind.

Wohl aber kann man auf Grund neuerer Untersuchungen etwas über die Bedeutung des Intervalles, in dem sich zwei Antriebe folgen, für die Dauer der Überleitungszeiten vorbringen. Im allgemeinen liegen nach den Befunden von KOEHNLEIN (3) die Dinge so, daß die *Übertragungs-*

Tabelle 15. Übertragungszeiten zwischen Vorhof und Kammer. Es bedeuten: J das Reizintervall, P die Proportionalitätsfaktoren. Die Zahlen bedeuten Sekunden.

J	A — V			J	V — A		
	A _s — V _s	A _s ' — V _s '	P		V _s — A _s	V _s ' — A _s '	P
0,84	0,48	A +, V —	—	0,61	0,27	V +, A —	—
0,88	0,46	0,63	1,2	0,63	0,25	0,48	1,8
0,97	0,48	0,57	1,2	0,64	0,26	0,46	1,8
1,01	0,48	0,51	1,1	0,80	0,27	0,38	1,3
1,08	0,46	0,48	1,0	0,99	0,27	0,27	1,0

zeiten um so länger sind, je kürzer das Intervall ist, in dem sich die beiden Reize folgen. Dies gilt sowohl für die recht- als auch für die rückläufige Erregungsübertragung, soweit hierüber Untersuchungen angestellt worden sind. Wie aus Tabelle 15 für die Übertragungszeiten zwischen Vorhof und Kammer bei den Herzen von *Scyllium canicula* L. hervorgeht, ist P, das Verhältnis der Überleitungszeiten beim zweiten Reiz gegenüber dem ersten, um so größer, je kürzer das Intervall J ist, in dem sich die beiden Reize einander folgen. Diese Proportionalfaktoren P sind indessen für die rückläufige Übertragung der Erregung sehr viel größer als für die rechtläufige, im Zusammenhang damit, daß man in der rückläufigen Leitungsrichtung leichter zwei Erregungen durchbringen kann als in der rechtläufigen. Das geht auch aus der schematischen Abb. 31 hervor. Ganz analoge Beobachtungen wurden von KOEHNLEIN auch für die recht- und rückläufige Übertragungszeit der Erregung an der Grenze zwischen Kammer und Conus arteriosus gemacht.

Die Leitungsbehinderung, die sich beim zweiten von zwei kurz hintereinander folgenden Antrieben bemerkbar macht, ist offenbar darauf zurückzuführen, daß das Gewebe nach erfolgter Erregung eine Zeitlang braucht, um wieder völlig in den ursprünglichen Zustand versetzt zu werden. Diese Zeit wird selbstverständlicherweise verschieden lang sein. Sie wird vorzüglich von dem Ernährungszustand des Gewebes abhängen, und zwar in dem Sinne, daß die zur Erholung erforderliche Zeit um so kürzer zu sein braucht, je besser das Gewebe ernährt ist (vgl. die neueren Untersuchungen von MARTENS).

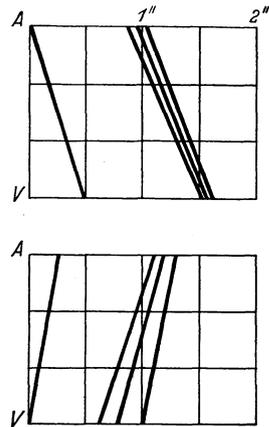


Abb. 31. Beziehung der recht- und rückläufigen Übertragungszeiten zwischen Vorhof und Kammer am Herzen von *Scyllium canicula* L. zum Reizintervall. Die Abszisse bedeutet das Reizintervall in Sekunden, die konstant gehaltene Ordinate den Weg vom Vorhof (A) zur Kammer (V). Der obere Teil der Abbildung gilt für die recht-, der untere für die rückläufige Leitungsrichtung. (Nach KOEHNLEIN.)

Die Leitungsbehinderung, die sich bei rasch aufeinanderfolgenden Antrieben für die Fortpflanzung der Erregung im Herzen bemerkbar macht, ist mit eine Ursache für das Auftreten der WENCKEBACH-

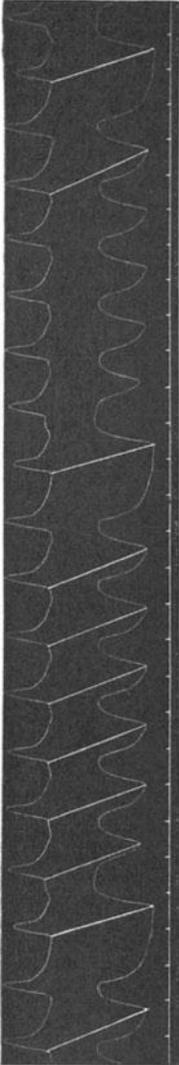


Abb. 32. WENCKEBACH-Perioden beim Herzen von *Cyprinus orfus* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Man beachte, daß jeweils der 8. Vorhoffschlag nicht von einer Zusammenziehung der Kammer beantwortet wird. Die Überleitungszeiten zwischen Vorhof und Kammer nehmen vom 1. bis zum 7. Vorhoffschlag, die sämtlich auf die Kammer übertragen werden, ständig zu, erkennbar aus dem Winkel, den die Verbindungslinie der Fußpunkte der Kurven von Vorhof und Kammer mit der Abszisse einschließen. (Originalaufnahme.)

schen Perioden (1, 2, 3), die vom menschlichen Herzen her so wohl bekannt sind. Man kann diese eigenartige Periodik, die sich vorzugsweise zwischen Vorhof und Kammer darin äußert, daß nach mehreren Vorhoffschlägen ein Kammerschlag ausfällt, beim Fischherzen sehr leicht auftreten sehen. Ich habe sie häufig bei Knochenfischen beobachten können, und zwar trat sie da nach längerer Versuchsdauer auf (s. Abb. 32). KOEHNLEIN (2) hat sie beim Herzen von *Torpedineen* bei Erwärmung auf etwa 30° C wiederholt beobachtet. Sie trat hier vielfach so auf, daß jeder dritte Kammerschlag ausfiel. Die Überleitungszeiten sind in der beifolgenden Tabelle 16

Tabelle 16. WENCKEBACHSche Periodik beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. durch Temperierung auf $29,5^{\circ}$ C. Es fällt jeder dritte Schlag aus. I, II und III bedeuten aufeinanderfolgende Vorhoffschläge.

A _s — V _s		
I	II	III
0,68	0,88	Ausfall
0,70	0,86	„
0,66	0,86	„
0,68	0,86	„
0,66	0,90	„
0,66	0,86	„
0,68	0,86	„
0,68	0,90	„

gegeben. Es ergibt sich aus ihr, daß die Überleitungszeiten vom Vorhof auf die Kammer A_s — V_s nicht etwa gleich lang waren. Beim zweiten Vorhoffschlag ging vielmehr die Erregungsübertragung merk-

lich verlangsamt vor sich, und der dritte Vorhoffschlag wurde von einer Kammerzusammenziehung nicht mehr beantwortet. WENCKEBACHSche Perioden beobachtet man aber nicht nur bei der Überleitung der Erregung vom Vorhof auf die Kammer, sondern auch,

wenigstens beim *Rochenherzen*, zwischen Sinus und Vorhof und Kammer und Conus arteriosus.

Die Behinderung der Erregungsübertragung zwischen zwei Herzabteilungen kann beim Fischherzen noch weiter gehen. Man beobachtet nicht selten nach ganz kurzer Tätigkeit beim freigelegten Herzen Dissoziationen, bei den Herzen vom Typus A und B zwischen Sinus und Vorhof, Vorhof und Kammer [vgl. v. SKRAMLIK (5), sowie DE BOER (4)], bei den Herzen vom Typus B auch zwischen Kammer und Conus arteriosus, bei den Herzen vom Typus C wieder zwischen Vorhof und Kammer. Diese Dissoziationen äußern sich darin, daß die dem Sinus ferner gelegene Herzabteilung nicht jeden Schlag der vorgeschalteten, sondern jeden zweiten, dritten, vierten usw. beantwortet. Es handelt sich hier um Erscheinungen, die von anderen Herzen, vorzugsweise vom *Froschherzen* her bekannt sind. Sie treten indessen beim Froschherzen lang nicht so rasch nach dem Tode des Tieres auf wie beim Fisch. Auch sind sie vielfach nur künstlich, wie z. B. durch Abkühlung der Grenze zwischen zwei Herzabteilungen, hervorzurufen¹.

Hier ist der Ort, eine Erscheinung zu besprechen, die in der Fischherzliteratur eine gewisse Rolle gespielt hat. Es handelt sich um den sog. *sinoventrikulären Rhythmus*, eine von McWILLIAM zuerst beobachtete, beim *Aale* nicht selten auftretende Herztätigkeit, bei der die Übertragung der Erregung vom Sinus auf die Kammer zu beobachten ist, ohne daß dabei der Vorhof eine Tätigkeit aufweist. Die Überleitung der Erregung vom Sinus auf die Kammer erfolgt hier unter Vermittelung des *Ohrkanals*, jener eigenartigen kurzen Verbindung zwischen Sinus und Kammer, auf die schon hingewiesen wurde. MANGOLD hielt die Existenz eines solchen sinoventrikulären Rhythmus nicht für erwiesen, solange nicht feststand, ob diese Form der Übertragung der Erregung „unter Überspringen der für die Vorhofs- kontraktionen erforderlichen Zeit“ erfolgt. v. BRÜCKE bemerkt in seinem Aufsatz „Über die Bewegung der Körpersäfte“ auf S. 1013, daß diese Forderung für die Anerkennung eines sinoventrikulären Rhythmus nicht unbedingt erforderlich ist, da uns die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung im Ohrkanal unbekannt ist. „Möglicherweise — sagt er — ist sie so niedrig, daß die Erregung normalerweise auf beiden Wegen die gleiche Zeit braucht, um vom Sinus auf die Kammer überzugreifen“.

Auf diesem umstrittenen Gebiete haben die Untersuchungen von TROEMER auf meine Anregung hin Klarheit geschaffen. Es hat sich

¹ Hier ist in erster Linie auf die Arbeit von v. KRIES „Über eine Art polyrhythmischer Herztätigkeit“ (Arch. f. Physiol. 1902, 477) hinzuweisen, der beim *Froschherzen* gezeigt hat, daß abgekühlte Brücken an der Atrioventrikulargrenze nur jeden zweiten, vierten, achten usw. Antrieb vom Vorhof auf die Kammer zu übertragen vermögen.

nämlich (s. Abb. 33) ergeben, daß es für die zeitlichen Verhältnisse der Übertragung der Erregung vom Sinus nach der Kammer des *Aalherzens* nichts ausmacht, ob das Herz unversehrt gelassen wird oder ob man das eigentliche Vorhofsgewebe wegschneidet. Im letzteren Falle wird als Bahn der Übertragung der Erregung vom Sinus nach

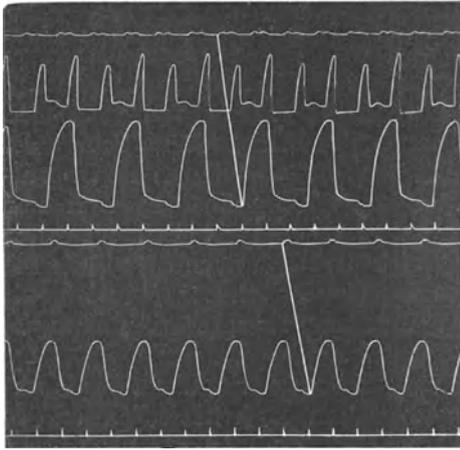


Abb. 33. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. im normalen Zustande (oberer Abschnitt) und nach Wegschneiden des eigentlichen Vorhofsgewebes (unterer Abschnitt). Registrierung von oben nach unten in den beiden Kurventeilen: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. In dem oberen Kurvenabschnitt halbiert die Kammer gegenüber dem Vorhof. In dem unteren ist die Tätigkeit des Herzens verzeichnet, wenn der Ohrkanal die einzige Brücke zwischen Sinus und Kammer bildet. Man beachte, daß die Überleitungszeiten (angedeutet durch die schrägen Striche) S_1S_2 - V_1V_2 in beiden Fällen gleich sind. Die Ausschläge der Kammer nach dem Eingriff sind sehr viel kleiner als zuvor, offenbar im Zusammenhang damit, daß jetzt ein gewisser Zug des Vorhofs auf den Kammerhebel entfallen ist. (Nach TROEMER.)

der Kammer das Gewebe des *Ohrkanals* benutzt, das sich bei diesem Geschehen *aktiv* zusammenzieht. Diese Befunde lehren unzweideutig, daß auch im normalen *Aalherzen* die Übertragung der Erregung vom Sinus nach der Kammer über den Ohrkanal stattfindet, der ja nichts anderes darstellt, als einen Anteil des Vorhofs. Es empfiehlt sich deshalb, die Bezeichnungsweise „sinoventrikulärer Rhythmus“, die von McWILLIAM für alle diejenigen Fälle aufgestellt wurde, bei denen eine Erregung vom Sinus auf die Kammer über den Ohrkanal beobachtet wurde, als *irreführend fallen zu lassen*. Denn auch in diesen Fällen findet die Übertragung der Erregung vom Sinus nach der Kammer nicht unter Über-

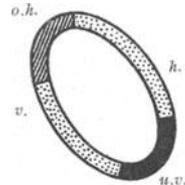
springen von Vorhofsgewebe statt. Daran muß aber bei dieser Bezeichnung gedacht werden.

Damit kommen wir zwangsläufig zur Besprechung der Bahnen, auf denen sich die Erregung im Herzen der Fische ausbreitet. Im allgemeinen wird man daran festhalten können, daß das Fischherzgewebe noch lange nicht so differenziert ist, daß bestimmte Leitungswege vorgezeichnet wären, wie man sie vom Herzen der *Säugetiere*, vor allem des *Menschen* her kennt. Das Verfahren, das man zur Ermittlung bestimmter Leitungsbahnen im Herzen der Fische angewendet hat, bestand in teilweisen Durchschneidungen an den Grenzen zweier Herzabschnitte, hauptsächlich an der Vorhofs-Kammergrenze (vgl. hier die Arbeiten von MANGOLD und seiner Schüler LAURENS und NAKANO). Die Schnittführung erfolgte allerdings an dieser

Grenze im wesentlichen noch in Vorhofsgewebe, während richtigerweise Durchschneidungen im Atrioventrikulartrichter vorgenommen werden müßten.

Vom Fischherzen wurden von mir (5, 8) in dieser Richtung bisher nur *Scyllium canicula* L., und zwar an der Vorhofs-Kammergrenze untersucht. Dabei ergab sich, daß ein vorderes und ein hinteres Bündel für sich allein die Erregung in beiden Richtungen zu leiten vermögen, daß dagegen die dazwischen gelegenen nur zur Leitung in *einer* Richtung befähigt sind. Eine rechts oben gelegene Brücke gestattet den Durchgang der Erregung nur vom Vorhof zur Kammer, nicht aber umgekehrt. Ein links unten gelegenes Bündel ist dagegen nur zur Leitung im rückläufigen Sinne befähigt (s. Abb. 34).

Abb. 34. Schematische Zeichnung der Vorhofs-Kammergrenze bei *Scyllium canicula* L. Die einzelnen Bündel in ihrer Befähigung zur Übertragung des recht- und rückläufigen Erregungsvorganges. Es bedeuten: v. die vorderen, h. die hinteren, o.h. die oben-hinten und u.v. die unten-vorn gelegenen Teile der Vorhofs-Kammergrenze. Die gestrichelten Stellen zeigen an, daß hier nur die rechtläufige Erregung übertragen wird, die schwarzen, daß hier meist nur die Rückleitung vor sich geht, die punktierten, daß hier der Erregungsvorgang in beiden Richtungen passieren kann.



Aus diesen Befunden geht ganz unzweideutig hervor, daß die *einzelnen Bündel* an der Atrioventrikulargrenze untereinander *nicht ganz gleichwertig* sind. Besonders bedeutungsvoll ist die Tatsache, daß Bündel isoliert werden können, die die Erregung nur in *einer* Richtung leiten. Dabei besteht kein Anlaß anzunehmen, daß infolge der experimentellen Eingriffe bei den Durchschneidungen das Gewebe dauernd so beeinflusst wurde, daß es die Erregung nur in *einer* Richtung zu leiten vermag. Vielmehr ist daran zu denken, daß es tatsächlich Gewebsarten gibt, die den Übergang der Erregung nur in *einer* Richtung vermitteln. Freilich wird es erforderlich sein, diese Untersuchungen für das Fischherz noch weiter auszubauen und sie auf die verschiedenen Grenzen zwischen allen Herzabteilungen zu übertragen.

Auch beim Fischherzen ist sicherlich die Frage durchaus gerechtfertigt, ob die Erregungsleitung von einer ganz bestimmten *Bahnbreite* des Gewebes abhängt, vor allem, ob sich ein Erregungszustand, der in einer kleinen Anzahl von Herzfasern seinen Ausgang nimmt, auf eine große oder wenigstens weitaus größere auszubreiten vermag. Darüber sind meines Wissens eigene Untersuchungen am Fischherzen bisher nicht angestellt worden. Nach gelegentlichen Beobachtungen kann ich sagen, daß das Fischherz gegenüber jeglicher Einengung der Bahn außerordentlich empfindlich ist. Es ist z. B. nicht möglich, bei dem Herzen von *Scyllium canicula* L. die vorhin erwähnten Brücken zwischen Vorhof und Kammer auf weniger als 1,5 mm einzuzengen, ohne daß die Übertragung der Erregung von der einen Herzabteilung auf die benachbarte unmöglich gemacht wird. Das sei

besonders hervorgehoben, weil ja meine Untersuchungen und auch die von SCHELLONG am *Froschherzen* gelehrt haben, daß hier Bündel von einer Breite von 0,1 mm, ja, oft noch weniger, genügen, um die Übertragung der Erregung von dem einen Herzabschnitt zum anderen in der gleichen Weise zu ermöglichen, wie in der Norm.

Die Herzen anderer Fischarten erweisen sich gegenüber Durchschneidungen an den Grenzen zwischen zwei Herzabteilungen noch viel empfindlicher, als die der *Haie*. So kann man beim *Forellenherzen*, das ja in ganz besonderem Maße empfindlich ist, sehen, daß jeglicher Einschnitt in die Vorhofs-Kammergrenze die Übertragung der Erregung vom Vorhof auf die Kammer unmöglich macht. Das ist selbst dann der Fall, wenn danach Brücken von 3,0 mm Breite, oft noch mehr, übrigbleiben, deren Gewebe keine Schädigung erfahren hat.

Über die Beziehungen zwischen der recht- und rückläufigen Erregungsleitung beim Fischherzen ist bisher wenig bekannt. Hier ist eigentlich hauptsächlich der Tatsache zu gedenken, daß das Fischherz sehr leicht zur Schlagumkehr neigt, viel mehr als andere Kaltblüterherzen. Diese Schlagumkehr tritt beim *freigelegten Fischherzen* auch *ohne besondere Eingriffe* auf, so daß sie zahlreichen Beobachtern in die Augen fiel. Es sahen sie spontan WESLEY-MILLS und STRAUB bei den *Selachiern*, GASKELL, McQUEEN und BIELIG (1) beim *Rochen* und McWILLIAM beim *Aalherzen*. Als Ausgangsort für die rückläufige Schlagfolge ist die Kammer-Conus-arteriosus-Grenze anzusehen, von deren Befähigung zum automatischen Arbeiten bereits wiederholt die Rede war.

Die *rückläufige Erregungsleitung* scheint beim Fischherzen besonders begünstigt. Dies lehrt vor allem die Erscheinung der spontanen Schlagumkehr des Fischherzens. Es geht dies weiter aus der Tatsache hervor, daß die Übertragung der Erregung in *rückläufiger* Richtung *rascher* erfolgt als in der rechtläufigen.

Daß in manchen Bündeln die Erregung in beiden Richtungen übertragen wird, in der recht- und rückläufigen, wurde bereits erwähnt. Hier ist nun der Ort, die Sprache auf eine eigenartige Erscheinung zu bringen, die von mir als *Bahnung der Erregung* bezeichnet wurde und in ganz eindringlicher Weise die eigenartigen Beziehungen zwischen der recht- und rückläufigen Übertragung der Erregung lehrt. Sie besteht darin, daß zwischen zwei Herzabteilungen, insbesondere zwischen Vorhof und Kammer, die Erregungsleitung in der einen Richtung ganz normal vor sich geht, in der entgegengesetzten dagegen in merkwürdiger Weise, wenn auch nicht gänzlich behoben, so doch stark behindert ist. Ich habe diese Erscheinung zuerst am Herzen von *Scyllium canicula* L. beobachtet (s. Abb. 35). An Präparaten, die nach Anlegen einer I. STANNIUSschen Ligatur stillstanden, versagte nach einiger Zeit die rechtläufige Leitung. Reizt man in

einem solchen Zustande den Vorhof, so zieht sich dieser zusammen, die Kammer folgt aber nicht nach. Die Sperrung ist indessen keine vollkommene. Erregt man nämlich ein oder einige Male die Kammer, so daß die Verbindungsbahnen beider Herzteile in der rückläufigen Leitungsrichtung durchlaufen werden, so erhält man bei Reizung des Vorhofs jetzt auch eine Tätigkeit der Kammer. Es wird also durch den vorangegangenen rückläufigen Durchgang der rechtläufige möglich. Die betreffenden Verbindungsbrücken werden durch ein Durchlaufen der Erregung im verkehrten für ein solches im normalen Sinne gebahnt.

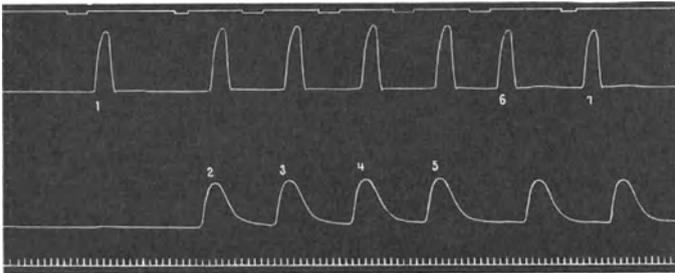


Abb. 35. Bahnung der Erregung an der Vorhofs-Kammergrenze von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: Reizmoment, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. 1 Reiz Vorhof, die Kammer folgt nicht nach. 2—5 Reiz Kammer, der Vorhof wird rückläufig erregt. 6, 7 Reiz Vorhof, die Kammer folgt nun nach. Hier führen vier rückläufige Erregungen die Bahnung für den Durchgang im rechtläufigen Sinne herbei.

Es sei hervorgehoben, daß die Bahnung, wenn sie einmal hergestellt ist, auch durch die rechtläufige Erregung unterhalten werden kann. Wenn man es also durch einige Kammerreizungen dahin gebracht hat, daß die Erregung des Vorhofs auf die Kammer übergeht, so kann man nun die Reizung des Vorhofs beliebig oft mit dem gleichen Erfolge wiederholen. Dabei ist natürlich Voraussetzung, daß diese Reizungen in nicht zu großen Intervallen einander folgen.

Die Bahnung der Erregung beim *Fischherzen* hat ein Gegenstück in der von mir (1) beim *Amphibienherzen* gefundenen. Nur liegen die Dinge beim *Froschherzen* gerade umgekehrt. Es muß nämlich nicht, wie beim *Fischherzen*, die rechtläufige Erregungsleitung durch die rückläufige gebahnt werden, sondern vielmehr die rückläufige durch die rechtläufige. Dieses Gegenstück erklärt sich zwanglos daraus, daß beim *Froschherzen* die rechtläufige Erregungsleitung gegenüber der rückläufigen begünstigt ist, was schon aus der Tatsache hervorgeht, daß die rechtläufige Erregungsleitung beim *Froschherzen* schneller vor sich geht als die rückläufige.

Die *Bahnung der Erregung* lehrt wohl unzweideutig, daß wenigstens in diesen Fällen die recht- und rückläufige Erregungsleitung in den gleichen anatomischen Gebilden stattfindet. Denn daß die Leitung des Gewebes in einem Sinne hervorgerufen oder begünstigt

wird, wenn es in dem anderen Sinne erregt wird, das erscheint, wie ich schon an anderer Stelle [(16) auf S. 117/118] hervorgehoben habe, wenn auch nicht selbstverständlich, so doch nicht gerade überraschend und befremdlich. Es ist dagegen wohl kaum glaublich, daß die Funktion eines Gewebes dadurch geändert werden sollte, daß Erregungsvorgänge in irgendwelchen anderen benachbarten Teilen ablaufen.

Wiederholt ist von der großen Empfindlichkeit des Fischherzens die Rede gewesen. Sie geht auch — darauf sei mit Nachdruck hingewiesen — aus der Tatsache hervor, daß die Erregungsübertragung zwischen zwei Herzabteilungen bei einem kurze Zeit vorher getöteten Tiere ohne besonderen Eingriff leicht vollkommen versagt, ein Geschehen, das beim Froschherzen nur in späteren Stadien des Absterbens nach vielstündiger Tätigkeit zu verzeichnen ist. Dieses spontane Versagen der Erregungsleitung haben ich und KOEHNLEIN (2) vor allem zwischen Sinus und Vorhof bei den Herzen von *Haien* und *Rochen* beobachtet; es läßt sich aber auch zwischen Vorhof und Kammer, vor allem beim Herzen der *Forellen*, feststellen. Merkwürdig ist, daß da nicht selten die Erregungsleitung in der *rückläufigen* Richtung noch *besteht*, während sie in der rechtläufigen bereits erloschen ist. Offenbar ist das Gewebe des Fischherzens gegenüber der Ernährung doch nicht so anspruchslos, wie es gemeinhin den Anschein hat. Denn die normale Erregungsleitung setzt ein wohlgenährtes Herzgewebe voraus. Fehlt dieses, so wird die Erregungsübertragung sehr schwer beeinträchtigt und unter Umständen sehr bald völlig aufgehoben. Die Tatsache, daß die rechtläufige Erregungsleitung während des Absterbens *schneller* erlischt als die rückläufige, ist wieder als ein Beweis für die *Begünstigung* der *rückläufigen* Erregungsleitung gegenüber der rechtläufigen anzusehen.

Da sich die Erregung im Fischherzen genau so wie bei anderen Wirbeltierherzen sowohl in der einen als auch in der anderen Leitungsrichtung fortzupflanzen vermag, so erhebt sich die Frage, warum es überhaupt zum Erlöschen einer im Herzen einmal zustande gekommenen Erregung kommt. Die Dinge könnten ja doch so vor sich gehen, daß zwischen zwei Herzteilen, z. B. zwischen Vorhof und Kammer, die Erregung rechtläufig, vom Vorhof auf die Kammer, dann aber derselbe Erregungszustand auch rückläufig, von der Kammer auf den Vorhof, übertragen wird. Ein solches *Hin- und Herpendeln der Erregung* zwischen Vorhof und Kammer kann man gelegentlich beim Fischherzen beobachten. So habe ich es nicht selten beim *Forellenherzen* gesehen, wobei die Erscheinungen im allgemeinen sich so darbieten, daß die Erregung vom Vorhof ihren Ausgang nimmt, die Kammer rechtläufig ergreift und nun noch einmal rückläufig auf den Vorhof übergeht, der zur Zusammenziehung gebracht wird. Es handelt sich (s. Abb. 36) um einen sog. A—V—A-

Rhythmus, der von mir (3) auch beim *Froschherzen* gesehen wurde. Das geht aus der Feststellung hervor, daß — beim *Fischherzen* — in allen diesen Fällen das Intervall $A_s—V_s$ länger ist als das Intervall $V_s—A_s$. Wenn der Vorhof nach seiner zweiten rückläufig bedingten Erregung die Kammer nicht von neuem zur Tätigkeit bringt, so ist dies offenbar darauf zurückzuführen, daß sich die Kammer zur Zeit der Ausbreitung der zweiten Erregungswelle im Vorhof im Refraktärstadium befindet. Normalerweise ist ein solches Hin- und Herpendeln der Erregung zwischen zwei benachbarten Herzabteilungen nicht zu beobachten, denn es müßte dies zu großen Rhythmus- und Tätigkeitsstörungen des Herzens Anlaß geben, das nur dann richtig und *koordiniert* arbeitet, wenn es ständig von einer bestimmten Stelle aus geleitet wird [vgl. hier die Ausführungen in meinem Buche (16), S. 131 f.].

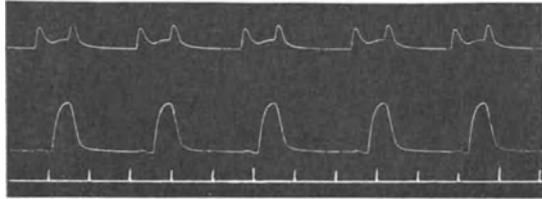


Abb. 36. Spontaner A-V-A-Rhythmus beim Herzen von *Salmo fario* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte, daß die Zusammenziehung des Vorhofs von der Kammer rechtläufig beantwortet, aber dann rückläufig wieder auf den Vorhof übertragen wird. (Originalaufnahme.)

Daß es dazu nicht kommt, dafür ist in erster Linie die lange *Dauer der refraktären Phase* in den verschiedenen Herzabteilungen verantwortlich zu machen. Wenn nämlich eine Stelle des Herzens von einer Erregungswelle passiert wurde, so befindet sich dieser Anteil in der refraktären Phase, und es ist nun nicht ohne weiteres möglich, daß über diese Stelle eine neue Erregungswelle dahingeht. Weiter ist die refraktäre Phase dafür von Bedeutung, daß sich der Erregungszustand im Herzen stets nur in einer *bestimmten Richtung* ausbreitet. Erregte Fasern sind also als eine Art von *Sperrzonen* zu betrachten, welche den Durchgang der Erregung in einer anderen als der ursprünglichen Richtung nicht gestatten. Deswegen ziehen sich unter den normalen Bedingungen, wenigstens bei den Herzen vom Typus B, nach dem Sinus der Vorhof, nach dem Vorhof die Kammer und nach der Kammer der Conus arteriosus zusammen, und es wird nicht etwa rückläufig von irgendeinem der genannten Herzteile aus der dem Sinus benachbarte Herzabschnitt in Tätigkeit gebracht werden. Die Dauer der Refraktärphase ist also mit eine Ursache der *normalen koordinatorischen Tätigkeit* der einzelnen Abteilungen des Herzens.

Ist aber die refraktäre Phase an einer Stelle gegenüber der Norm verkürzt, so ist selbstverständlich die Möglichkeit gegeben, daß die Erregung auch nach einer anderen Richtung voranschreitet als der normalen. Unter geeigneten Bedingungen ergibt sich dann die Form

einer Kreisbewegung der Erregung, wie sie beim Fischherzen von MINES (3) beobachtet wurde. An einem aus dem Herzen herausgeschnittenen ringförmigen Stück wird an einer Stelle eine Erregung gesetzt und gleichzeitig vermieden, daß sich diese auch in der entgegengesetzten Richtung ausbreitet. Die Erregung erreicht dann nach einem kreisförmigen Umlauf (s. Abb. 37) die ursprüngliche Stelle zu einer Zeit, wo diese aus der refraktären Phase wieder heraus ist. Sie vermag dieses Gebilde also erneut zur Kontraktion zu bringen und die

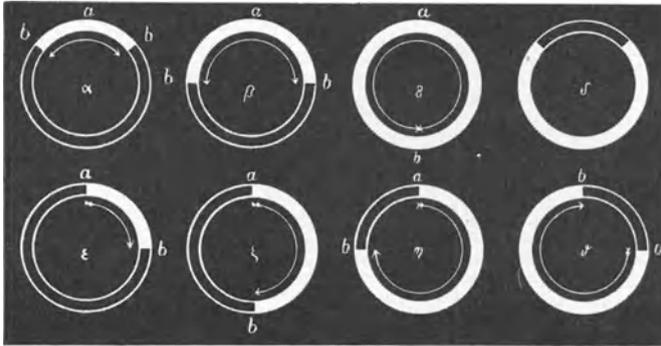


Abb. 37. Ausbreitung einer Erregung in einem Muskelring unter gewöhnlichen Verhältnissen (obere Reihe) und nach frequenter Reizung (untere Reihe). (Nach MINES.) *Obere Reihe:* Setzt man an der Stelle *a* einen Reiz, der zu einer Erregung führt, so breitet sich diese (s. Bild α) nach *beiden* Richtungen aus. Die beiden Erregungswellen werden aufeinanderstoßen (s. Bild γ) und sich infolgedessen gegenseitig auslöschen. *Untere Reihe:* Setzt man wieder einen Reiz bei *a*, sorgt aber dafür, daß sich die Erregung nur in *einer* Richtung ausbreiten kann, so wird die Erregungswelle über den Muskelring hinwegschreiten (s. Bild ϵ und ζ) und allmählich nach *a* zurück gelangen, das inzwischen aus seiner refraktären Phase heraus ist und von neuem in Erregungszustand versetzt werden kann. Die Erregung wird infolgedessen über den Muskelring längere Zeit kreisen.

peristaltische Welle setzt ihre kreisförmige Bewegung fort. Daß sich diese kreisförmige Bewegung unter normalen Verhältnissen im Herzen nicht störend bemerkbar macht, ist in erster Linie darauf zurückzuführen, daß infolge der normalen Länge der refraktären Phase an keiner Stelle der Bahn, vom Sinus angefangen bis zum Conus arteriosus, für ein solches Kreisen die Möglichkeit gegeben ist.

4. Die Abhängigkeit der Fischherztätigkeit von der Temperatur.

Durch den Einfluß der Temperatur wird vor allem die Art der Zusammenziehung und Erschlaffung des Herzmuskels in jener charakteristischen Weise geändert, wie sie in erster Linie beim *Froschherzen* genauer festgestellt wurde. Bei tiefer Temperatur verläuft der gesamte Kontraktionsvorgang sehr langsam, bei höherer Temperatur außerordentlich schnell. Das Maximum der Amplitude wird bei einer Temperatur um 10° C herum erreicht; bei Zimmertemperatur ist die Amplitude schon etwas geringer und nimmt mit steigender Temperatur

ständig ab. KOEHNLEIN (2) hat (s. Abb. 38) die Kontraktionskurven der Kammer von Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. bei verschiedener Temperatur aufgenommen und das Maximum des Ausschlages bei etwa $8,5^{\circ}$ C gefunden.

Mit der Verkürzung der Systole durch zunehmende Temperaturen erfährt natürlich auch die *Dauer der refraktären Phase* fortlaufend eine Herabsetzung. Es wird also dieselbe Stelle des Herzmuskels bei höherer Temperatur sehr viel öfter auf einen Reiz ansprechen können als bei tiefer.

Durch Steigerung der Temperatur, bei der das Herz gehalten wird, wird natürlich sein gesamter Tätigkeitsablauf beschleunigt. Das Herz zieht sich häufiger zusammen als in der Norm, der Erregungsablauf im Herzen geht rascher vor sich. Durch die Temperatur ist sowohl eine Einflußnahme auf die Leistungen der *Automatiezentren* als auch der *abhängigen Herzabteilungen* herbeizuführen. Von den Automatiezentren her ist bekannt, daß mit steigender Temperatur ihre Tätigkeit in die Höhe geht, und zwar haben eine ganze Anzahl von Untersuchungen beim Fischherzen gelehrt, daß der Temperaturquotient mit 1,8—2,5 dem üblichen nahekommt. Es folgt also die Frequenzzunahme der Fischherztätigkeit bei Erwärmung der RGT-Regel. Die Bestimmung des Temperaturkoeffizienten erfolgt nach der Gleichung

$$Q_{10} = \left(\frac{K_2}{K_1} \right)^{\frac{10}{t_2 - t_1}},$$

worin K_1 und K_2 die Maßzahlen für die Geschwindigkeit des Prozesses bei den Temperaturen t_1 und t_2 sind.

Ich verweise hier auf die Angaben von BĚLEHRÁDEK (2) für Embryonen von *Scylliorhinus canicula* L.¹, von ROGERS für Embryonen von *Seeteufel* und *Fundulus*, von POLIMANTI (2) für Embryonen von *Gobius capito* und *paganellus*, ferner von LOEB und EWALD sowie MOORE für Embryonen von *Fundulus heteroclitus*, endlich von ANDERSEN für *Bachforellen-Keimlinge* (*Trutta fario* L.). GLASER hat das von ARRHENIUS aufgestellte Gesetz über die Abhängigkeit der Reaktionsgeschwindigkeit eines chemischen Prozesses von der Temperatur, das durch die Gleichung

$$\ln \frac{K_1}{K_0} = \frac{\mu}{R} \left(\frac{1}{T_0} - \frac{1}{T_1} \right)$$

¹ Betreffs der Messung seines Temperaturkoeffizienten verweise ich auch auf die Arbeit des gleichen Autors (1).

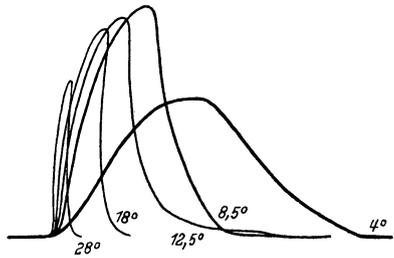


Abb. 38. Kontraktionskurven der Kammer beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. bei verschiedener Temperatur, übereinander gezeichnet. Man beachte, daß das Maximum des Ausschlages bei einer Temperatur von $8,5^{\circ}$ C statthat.

(Nach KOEHNLEIN.)

ausgedrückt wird, in seiner Gültigkeit für die Herztätigkeit von *Fundulus-Embryonen* bestätigen können. In der Gleichung bedeuten K_0 und K_1 die Reaktionskonstanten für die beiden Temperaturen (absolut) T_0 sowie T_1 , R die Gaskonstante und μ eine für jede einzelne chemische Reaktion charakteristische Konstante. Nach GLASER soll der Wert dieser Konstanten μ während verschiedener Entwicklungsstadien des Embryos einen sprunghaften Wechsel aufweisen, so daß man aus ihr Schlüsse auf den Entwicklungszustand und die Arbeitsweise des Herzens ziehen kann. So zeigen am 4. Tage nach künstlicher Befruchtung die *Fundulus-Herzen* für einen Temperaturbereich von 5—25° C eine Konstante μ zwischen 14300 und 16300. Am 12. Tage hat die Konstante einen Wert von ungefähr 21000, und zwar für Temperaturen zwischen 5 und 20° C. GLASER schließt daraus, daß das ursprünglich myogen arbeitende Herz nunmehr auch unter der Wirkungsweise der Nerven tätig ist.

In neuerer Zeit wurden auf meine Anregung hin die Herzen ausgewachsener Fische auf die Abhängigkeit ihrer Leistungen von der Temperatur untersucht. MARKOWSKY prüfte das Herz der *Aale* und *Schleien*, KOEHNLEIN (2) das der *Torpedineen*. Dabei wurde, wenigstens in einem Temperaturbereich zwischen + 15 bis + 25° C, sowohl für die Frequenz als auch für die Überleitungszeiten ein Temperaturquotient ermittelt, der dem üblichen von 1,8 sehr nahekommt. Innerhalb eines Temperaturbereiches von + 5 bis + 25° C arbeiten *Aal*-, *Rochen*- und *Schleienherzen* rhythmisch, soweit man beim Fischherzen überhaupt von einem Rhythmus im strengen Sinne des Wortes reden kann. Die Differenzen in den Intervallen zwischen zwei Herzschlägen sind natürlich, absolut genommen, um so geringer, je rascher das Herz arbeitet. Die Frequenz der Herztätigkeit nimmt mit steigender Temperatur zu, die Dauer der Überleitungszeiten zwischen den einzelnen Herzabteilungen ab (s. Tabellen 17 und 18).

Tabelle 17. Frequenz des Fischherzens (Zahl der Herzschläge pro Minute) in Abhängigkeit von der Temperatur.

Tierart	5° C	10° C	15° C	20° C	25° C	30° C
Aal	9,7	14,7	24,8	34,2	48,7	144,5
<i>Torpedo ocellata</i> RUD.	7,5	12,3	—	25,2	35,0	70,2
Schleie	6,8	9,2	15,0	33,0	—	—

Tabelle 18. Die Überleitungszeiten in Sekunden zwischen den einzelnen Abteilungen des Fischherzens in Abhängigkeit von der Temperatur.

Tierart	Überleitungszeit	5° C	10° C	15° C	20° C	25° C
Aal	$A_s - V_s$	1,35	1,19	0,51	0,43	0,27
Aal	$A_s - V_s$	2,70	2,18	1,36	1,17	—
Schleie	$A_s - V_s$	0,97	0,63	0,45	0,33	0,20

In einem Temperaturbereich von zwischen $+5$ bis $+30^{\circ}$ C arbeiten die Herzabteilungen *völlig koordiniert*. Gelegentlich beginnt allerdings bei etwa 20° C die Kammer gegenüber dem Vorhof zu halbieren. Es ist dies ein erneuter Ausdruck dafür, daß die Überleitungsgebilde des Fischherzens in der rechtläufigen Richtung nicht besonders leistungsfähig sind. Sie erweisen sich für eine Übertragung gehäufte Antriebe wenig geeignet, besonders wenn sie schlecht ernährt sind.

Bei einer Temperatur von etwa 30° C machen sich eigenartige Leitungsstörungen zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar. Diese äußern sich fürs erste darin, daß die Überleitungszeiten zwischen Vorhof und Kammer *anzuwachsen* beginnen. Sie sind also bei 30° C länger als bei etwa 25° C und erweisen sich somit höher, als unter sonst gleichbleibenden Bedingungen für 30° C zu erwarten wäre. Diese Leitungsstörung erfährt eine weitere Steigerung bei einer Temperatur von etwa 32° C, bei der sich die Kammer vom Vorhof in der Regel unabhängig macht. Sie beginnt in ihrem eigenen Rhythmus zu schlagen, manchmal regelmäßig, manchmal unregelmäßig. Als Ursache für die Aufhebung der Koordination ist natürlich eine Schädigung der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer anzusehen, die ja schon in der plötzlich einsetzenden Verlängerung der Überleitungszeiten ihren Ausdruck fand. Wenn auf der anderen Seite die Kammer in ihrem eigenen Rhythmus weiterarbeitet, so ist dies auf die *Befähigung* des *Atrioventrikulartrichters* zum selbständigen Schlagen zurückzuführen. Diese Automatie war zuvor natürlich durch die Antriebe unterdrückt worden, welche der Kammer vom Vorhof aus rhythmisch zugeleitet wurden. Sie kann erst zum Durchbruch kommen, wenn die Überleitungsgebilde versagen.

Bei etwa 32° C geht die Kammer in *Wärmestillstand* über. Sie ist aber dabei noch durch künstliche Reize erregbar. Der Wärmestillstand der Kammer beim Fischherzen ist nach dem Vorgebrachten nicht allein darauf zurückzuführen, daß die Überleitungsgebilde versagen, sondern auch darauf, daß die Befähigung des Atrioventrikulartrichters zur Bildung automatischer Ursprungsantriebe durch höhere Temperaturen eine schwere Schädigung erfahren hat.

Kühlt man das Herz in diesem Stadium ab, so beginnt es wieder koordiniert zu schlagen. Der Wärmestillstand der Kammer ist also beim *Fischherzen* genau so wie beim *Froschherzen* reparabel. Doch unterscheiden sich die Erscheinungen beim *Fischherzen* wesentlich von denen beim *Froschherzen*. Die Froschherzkammer stellt ihre Tätigkeit ein, weil die Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer versagen. Sie arbeitet aber niemals spontan; denn die Befähigung ihres Atrioventrikulartrichters zum automatischen Arbeiten ist gering. Die Kammer des *Fischherzens* beginnt dagegen nach Störung der Erregungsleitung zwischen Vorhof und Kammer zu arbeiten,

unabhängig vom Vorhof, und sie stellt erst bei einer noch höheren Erwärmung ihre Tätigkeit ein.

In dem Stadium, in dem die *Fischherzkammer* unabhängig vom Vorhof arbeitet, kann man gelegentlich eine eigenartige Tätigkeit des Vorhofs feststellen. Diese äußert sich darin, daß sich mehrere Schläge sehr rasch folgen. Dann tritt eine Pause ein und der Vorhof beginnt von neuem kurz hintereinander rasch zu zucken (s. Abb. 39). Es handelt sich offenbar um eine Form *gehäufter Extrasystolie* im Sinne von DE BOER (1, 2), bedingt durch eine sehr starke Herab-

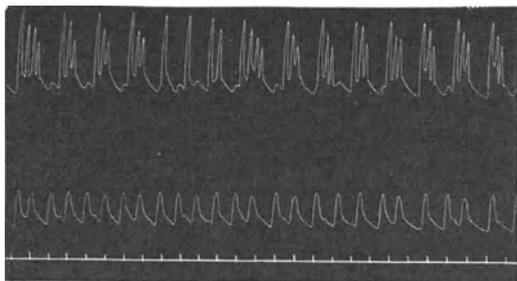


Abb. 39. Herztätigkeit von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Tätigkeit des Herzens bei 28° C. Man beachte die gehäuften Extrasystolie am Vorhof. Die Kammer arbeitet wahrscheinlich völlig unabhängig vom Vorhof in einer ziemlich hohen Frequenz. (Nach MARKOWSKY.)

setzung der Dauer der refraktären Phase des Vorhofs infolge der gesteigerten Temperatur. Die Erregung kreist offenbar im Vorhof mehrmals herum.

Steigert man die Temperatur, bei der das Fischherz gehalten wird, auf etwa 40° C, so tritt auch ein Stillstand des Vorhofs ein. Dieser erweist sich aber noch durch künstliche Reize

erregbar, so daß dieser Stillstand auf einer Störung der Überleitung der Erregung vom führenden Zentrum beruht, beim *Aalherzen* also auf einer Störung zwischen Sinus und Vorhof, beim *Schleienherzen* zwischen Ohrkanal und Vorhof. Durch Abkühlung kann man die abhängigen Herzabteilungen wieder zum Schlagen bringen, ein Zeichen, daß die Leitungsstörung behoben ist. Dieser Stillstand ist also ebenfalls reparabel.

Der Sinus des *Aalherzens* stellt bei hoher Temperatur seine Tätigkeit in der Mehrzahl der Fälle vor dem Vorhof ein. Wenn dann der Vorhof noch arbeitet, so ist dies offenbar auf das Eingreifen des untergeordneten Zentrums im Ohrkanal zurückzuführen, das ja beim *Aal* in hohem Maße leistungsfähig ist. Freilich könnte es sich auch um eine scheinbare Untätigkeit des Sinus handeln, indem die Kontraktionen dieses Herzteiles bei hoher Temperatur so schwach werden, daß sie auch mit bewaffnetem Auge nicht mehr wahrgenommen werden können.

Bei Temperaturen von zwischen +44 und +45° C geht das Fischherz in *Wärmestarre* über. Die einzelnen Herzabteilungen verhalten sich aber da nicht gleichartig. Beim *Aalherzen* geht zumeist der Vorhof schlagend in Wärmestarre über. In allen denjenigen Fällen, in denen der Sinus bei dieser Temperatur noch arbeitet,

gehen Sinus und Vorhof gleichzeitig *schlagend* in *Wärmestarre* über. Ähnlichen Erscheinungen begegnet man auch beim *Schleienherzen*.

Die Befunde von MARKOWSKY stehen in Übereinstimmung mit den Untersuchungen von MOORE, welche beobachtet hat, daß bei den Herzen von *Fundulus-Embryonen* die Kammer bei einer Temperatur von 42°C , der Vorhof bei einer Temperatur von $44\text{--}46^{\circ}\text{C}$ zu arbeiten aufhört.

Das Fischherz ist aber nicht nur gegenüber höheren Temperaturen sehr empfindlich, sondern auch gegenüber tiefen. Bei Temperaturen

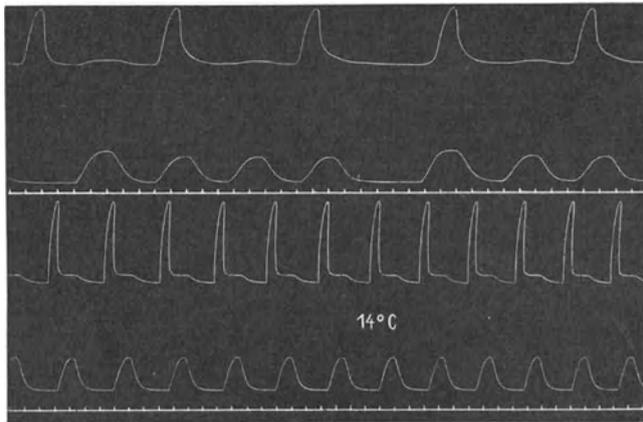


Abb. 40. Herztätigkeit von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: in beiden Kurventeilen: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{2}$ Sek. Oberer Kurventeil: Verhalten des Herzens bei 4°C . Man beachte, daß der Vorhof nicht streng rhythmisch arbeitet, und daß die Kammer unabhängig vom Vorhof tätig ist. Unterer Kurventeil: Herztätigkeit bei 14°C . Das Herz schlägt im großen ganzen rhythmisch. Es besteht ein Funktionszusammenhang zwischen Vorhof und Kammer. (Nach MARKOWSKY.)

zwischen $+4$ und $+5^{\circ}\text{C}$ arbeitet das Herz sehr langsam, freilich zumeist auch stark *arrhythmisch*. Diese Arrhythmien beruhen nach den Beobachtungen von MARKOWSKY auf einem unregelmäßigen Arbeiten des führenden Herzteiles, und zwar beim *Aalherzen* des Sinus, beim *Schleienherzen* des Ohrkanals. Sie äußern sich gelegentlich auch in der Weise, daß sich einige Schläge rascher, wieder einige langsamer folgen. Fast niemals sind die Intervalle zwischen zwei Schlägen völlig gleich. Gelegentlich ist bei einer Temperatur zwischen $+4$ und $+5^{\circ}\text{C}$ die Koordination zwischen zwei Herzabteilungen gestört, vorzugsweise zwischen Vorhof und Kammer. Die Kammer arbeitet dann unabhängig vom Vorhof in ihrem eigenen Rhythmus (s. Abb. 40).

Daß die Verhältnisse für die Änderung der Herztätigkeit mit der Temperatur etwas anders liegen, wenn man ein sonst unversehrtes, lebendes Tier in verschieden temperiertes Wasser einbringt, lehrten die Versuche von GITTER (1). Es hat sich dabei herausgestellt, daß

die Herzfrequenz wohl mit der Temperatur des Wassers, in dem das Tier gehalten wird, in die Höhe geht, daß aber die mächtige Steigerung zumeist erst bei über 20° C einsetzt (s. Tabelle 19). So zeigte sich in dem tabellarisch niedergelegten Versuche, daß bei 20° C die Herzfrequenz 27 pro Minute betrug, gegenüber 16 pro Minute bei 5° C Wassertemperatur. Erst kurz vor Eintritt der Wärmelähmung des ganzen Tieres bei 30° C Wassertemperatur stieg die Herzfrequenz auf 100 pro Minute an und erreichte als Maximum 1 Min. später den Wert von 102. Nach Eintritt der Wärmelähmung sinkt die Herzfrequenz auf etwa die Hälfte der Schläge herab.

Tabelle 19. Herz- und Atemfrequenz des Aales bei verschiedener Temperatur des Wassers.

Bemerkungen	Temperatur in ° C	Beob- achtungszeit	Herz- frequenz pro Minute	Atem- frequenz pro Minute
	5	17 ³⁰	16	14
		17 ³⁵	17	1
		17 ⁴⁰	15	0
	10	17 ⁵⁰	21	20
	12	17 ⁵³	23	25
	20	18 ⁰⁰	27	32
	30	18 ¹⁰	96	0
Eintritt der Wärmelähmung		18 ¹¹	100	0
		18 ¹²	102	0
Wärmelähmung seit 3 Min.		18 ¹⁴	56	0

Daß die Herzfrequenz im unversehrten Tierkörper mit der Temperatur anfänglich nicht so stark ansteigt wie beim ausgeschnittenen Herzen, ist offenbar darauf zurückzuführen, daß im Tierkörper das Herz durch die *Vaguswirkung* ständig gezügelt wird, und daß diese Zügelung offenbar erst bei einer höheren Bluttemperatur aussetzt.

Bisher war von den physiologischen Erfolgen bei Temperierung des *ganzen* Herzens die Rede. Es fragt sich nun, was geschieht, wenn man nicht das gesamte Herz, sondern nur seine einzelnen Abteilungen örtlich ungleich temperiert. Dieses Verfahren wurde bereits erwähnt als eins, das außerordentlich zweckdienlich zum Ermitteln der Automatiezentren beim Herzen ist. Wenn wir das *führende Zentrum* des *Herzens* abkühlen oder erwärmen, so ändert sich die gesamte Tätigkeit des Herzens, und zwar im Sinne einer Frequenzherabsetzung bzw. -steigerung (s. Abb. 41, 42).

Durch Erwärmung der Ductus Cuvieri und des Sinus beim Herzen von *Haien*, *Rochen* und *Aalen* kann man sofort eine sehr starke Frequenzsteigerung des ganzen venösen Vorherzens bewirken. Wie weit sich an dieser Frequenzsteigerung auch das übrige Herz beteiligt, hängt von der Leistungsfähigkeit der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof und Vorhof und Kammer ab. Ist diese groß, so

wird das ganze Herz frequenter schlagen. Ist sie nicht sehr beträchtlich, so wird eine *rationelle Dissoziation* zwischen den führenden und den abhängigen Herzanteilen zustande kommen. Diese beantworten dann nicht jeden von der führenden Stelle ausgehenden Antrieb mit einer Zusammenziehung, sondern jeden zweiten, dritten usw.

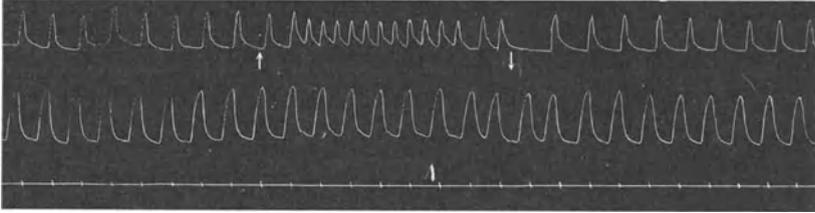


Abb. 41. Herz von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Zwischen den Pfeilen Erwärmung des Ohrkanals. Man beachte, daß der Vorhof daraufhin sofort rascher schlägt, und daß auch die Kammer rascher arbeitet als in der Norm, wenn auch nur jeder zweite Impuls des Vorhofs auf sie übertragen wird. (Nach BIELIG.)

Nach sämtlichen bisher vorliegenden Erfahrungen versagen die Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer bei den *Fischen* genau so wie bei den *Amphibien* rascher als die zwischen Sinus und Vorhof. Es sei hier aber der Erfahrung gedacht, daß im allgemeinen bei den Fischen die Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof und

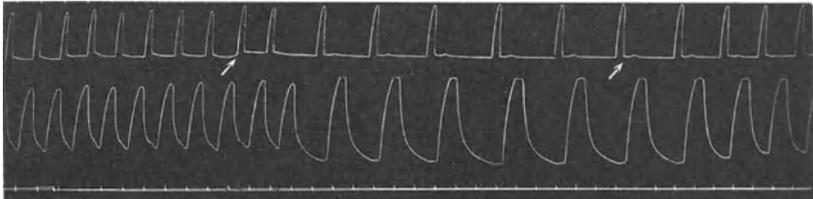


Abb. 42. Herz von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Zwischen den Pfeilen Abkühlung des Ohrkanals. Man beachte, daß daraufhin das ganze Herz sehr viel langsamer schlägt. (Nach BIELIG.)

Vorhof und Kammer im rechtläufigen Sinne nicht so leistungsfähig sind, wie bei den *Amphibien*. Das macht sich dann darin bemerkbar, daß bei den Herzen von *Haien*, *Rochen* und *Aalen* oft schon bei einer mäßigen Frequenzsteigerung des Sinus nicht alle Antriebe auf den Vorhof übertragen werden.

Bei Abkühlung des ganzen Sinus der Herzen von *Haien*, *Rochen* und *Aalen* arbeitet dieser Herzteil langsamer und im Zusammenhang damit auch das übrige Herz. Beim *Aalherzen* hängt allerdings das Ergebnis davon ab, wie hochgradig die Automatie seines Ohrkanals entwickelt ist. Es kann nämlich geschehen, daß der *Sinus* nach Abkühlung die Führung des Herzens verliert und an den *Ohrkanal*

abgibt. Es braucht also bei diesen Fischen nicht immer eine Abkühlung des Sinus zwangsläufig mit einer Herabsetzung der Tätigkeit des ganzen Herzens verbunden zu sein. Kühlt man bei *Haien*, *Rochen* und *Aalen* einen Ductus Cuvieri ab, so wird dadurch die Frequenz

des Herzens nicht beeinträchtigt, offenbar deshalb nicht, weil dann die übrigen Anteile des Sinus noch im früheren Umfange leistungsfähig sind.

Bei den *Aalen* bewirkt am spontan schlagenden Herzen eine *Erwärmung* des *Ohrkanals* auf Temperaturen von etwa 40°C , daß nunmehr das Herz von dieser Stelle aus geführt wird. Es arbeiten Vorhof und Kammer jetzt sehr viel rascher und die Erregungen, die vom Ohrkanal ausgehen, werden auch (siehe Abb. 43) rückläufig auf den Sinus und die Ductus Cuvieri übertragen. Der Sinus verliert dann die Herrschaft über das Herz, weil er langsamer arbeitet als der Ohrkanal.

Damit kommen wir auf die Zusammenarbeit der verschiedenen Automatiezentren im Fischherzen zu sprechen. Die Führung des Herzens hat dasjenige Zentrum oder diejenige Stelle inne, welche am raschesten arbeitet. Es kann also geschehen, daß ein Zentrum seine Führung verliert, weil ein anderes, rascher arbeitendes in das Geschehen eingreift. Das Herz fügt sich jeweils der am schnellsten schlagenden Stelle. Die Erfahrungen bei örtlich ungleicher Temperierung der führenden Stelle des Herzens decken sich vollständig mit den Beobachtungen, die DELCHEF am *Aalherzen* gemacht hat,

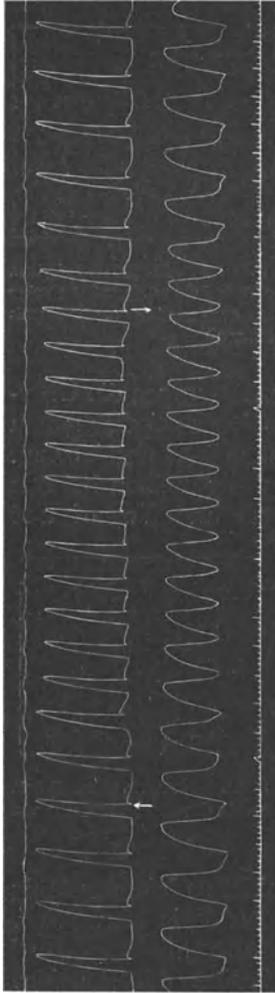


Abb. 43. Herz von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. Zwischen den Pfeilen Erwärmung des Ohrkanals. Man beachte, daß das Herz jetzt rascher schlägt, und daß nach wenigen Schlägen der Sinus in die Gewalt des Vorhofs kommt, der erst nach Abstellen der Temperierung des Ohrkanals seine Herrschaft über das ganze Herz verliert. (Nach BIELIG.)

die durch ROSKAM zum Teil allerdings richtiggestellt wurden. DELCHEF hatte nämlich behauptet, daß die führende Stelle des *Aalherzens* stets im linken Teile des Venensinus gelegen ist, da sich der rechte Anteil etwas später kontrahiert als der linke. ROSKAM ist es gelungen, durch Veränderung des inneren Druckes im Sinus den Anfang der Kontraktionen nach Belieben in den rechten oder linken Anteil des

Sinus zu verlegen. Der schwächer gedehnte Anteil arbeitet etwas langsamer und tritt dann die Führung des Herzens an den stärker gedehnten ab [vgl. hierüber auch FRÉDÉRICQ (1)].

Es sei noch darauf hingewiesen, daß man im allgemeinen durch Erwärmung eines *abhängigen Herzteiles* bei den Fischen nur seine Kontraktionsform zu verändern vermag, nicht aber die Frequenz des ganzen Herzens.

Der Vollständigkeit halber erwähne ich, daß in neuerer Zeit HINRICHS über die Beeinflussung des *Fundulus-Herzens* durch punktförmige ultraviolette Bestrahlung berichtet hat. Nach kurzer Bestrahlung des Sinus (1—5 Min.) kommt es zu einer Frequenzsteigerung des Herzens, nach längerer Bestrahlung (etwa 10 Min.) zur Herabsetzung der Tätigkeit. Eine Bestrahlung des Bulbus soll in vielen Fällen in stärkstem Maße eine Frequenzsteigerung des ganzen Herzens herbeiführen. Offenbar müssen sich da die Pulsationen rückläufig über das Herz ausbreiten.

5. Wirkung der künstlichen Reizung auf das spontan schlagende Fischherz.

Als zweckmäßigster Reiz wird beim *Fischherzen*, wie auch bei den übrigen Herzen, der *elektrische* verwendet. Er kann natürlich in Form des galvanischen Stromes bei dauernder Durchfließung oder in Form kurzer Stromstöße verwendet werden, eine Methodik, die in neuerer Zeit zur Bestimmung der *Chronaxie* weitgehend vervollkommen ist.

Interessant sind die Beobachtungen, die v. TSCHERMAK (2, 3) über die Reizung des embryonalen Herzens von *Scyllium canicula* L. und *Gobius capito* L. mit Hilfe des konstanten Stromes angestellt hat. In den frühesten Stadien von *Gobius capito* L. (Embryo-Gesamtlänge 3,3 mm) ist das Herz kaum gewunden. Es zeigt gerade (s. Abb. 44) eine Unterteilung in Vorhof und Kammer. Bei Längsdurchströmung des Herzens, und zwar so, daß der positive Pol am Sinus, der negative am Anfangsteil des Truncus arteriosus gelegen ist, erhält man in Entwicklungsstadien des Herzens, bei denen Nerven sicher noch nicht vorhanden sind, eine typische *Schlagverlangsamung*, die bis zum *Stillstand* führen kann. Dieser Stillstand wurde von v. TSCHERMAK als „*Elektrostannius I*“ bezeichnet. Bei umgekehrter Anordnung der Elektroden, wenn also der negative Pol am Sinus,

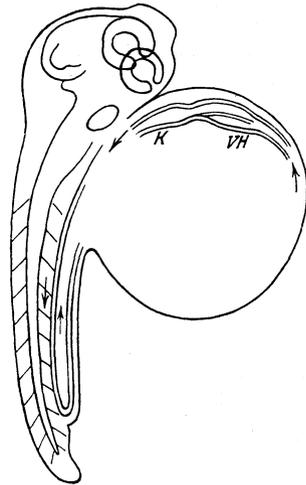


Abb. 44. Embryo von *Gobius capito* in etwa zofacher linearer Vergrößerung, mit tiefer Schnürfurche zwischen dem bereits dreikantigen Vorhof (VH) und der Kammer (K). (Nach v. TSCHERMAK.)

der positive am arteriellen Herzende angelegt ist, bekommt man eine Beschleunigung der Herztätigkeit. Herzstillstand wie Beschleunigung überdauern nicht selten einige Zeit den Stromschluß. Es kann aber dann auch das umgekehrte Verhalten des Herzens Platz greifen, z. B. so, daß eine künstlich herbeigeführte Herzschlagbeschleunigung nach Unterbrechen des aufsteigenden Stromes zu einer Herzschlagverlangsamung führt.

Bemerkenswert ist, daß man mit Hilfe des aufsteigenden Stromes (positiver Pol am arteriellen Herzende) ein spontan zum Stillstand gelangtes Herz wieder zum Schlagen bringen kann. Nach Stilllegung des Herzens durch absteigenden Längsstrom (positiver Pol am Sinus) kann man das Auftreten von Pulsationen am Herzen beobachten, die ihren Ausgang, zuerst wenigstens, von der Atrioventrikulargrenze nehmen. Es handelt sich um das Erwachen der ventrikulären Automatie. Deshalb wurde dieser Erfolg von v. TSCHERMAK als „*Elektrostannius II*“ bezeichnet.

Es ist nicht weiter überraschend, daß auch die *Chronaxie* des Fischherzens bestimmt wurde. Darüber berichten FRÉDÉRICQ und BROUHA. Die Chronaxie ist bekanntlich ein Zeitmaß für die Erregbarkeit (vgl. hier LAPICQUE). Zuerst wird die Reizschwelle für das betreffende irritable Gewebe gesucht, die sog. *Rheobase*. Die zur Schwellenerregung erforderliche Stromstärke wird dann verdoppelt und im Anschluß daran die *kürzeste* zur Erregung des betreffenden Gewebes notwendige Zeit gemessen. Die Chronaxie stellt also die kürzeste Zeit dar, während welcher bei Verwendung der doppelten Reizschwelle ein elektrischer Strom einwirken muß, um eine Wirkung auszulösen.

FRÉDÉRICQ und BROUHA ermittelten die Chronaxie bei der Kammer von *Scyllium canicula* L. mit etwa 7σ bei einer Rheobase von rund 1,0 Volt; beim *Aalherzen* am Vorhof eine Chronaxie von rund 4σ , beim Atrioventrikulartrichter von rund 7σ , ebenfalls bei einer Rheobase von annähernd 1,0 Volt. Bei der Kammer des *Aalherzens* wurde eine Chronaxie von rund 4σ gemessen, bei einer Rheobase von etwa 3,5 Volt. Diese Chronaxiewerte unterscheiden sich nicht sehr von den bei anderen Kaltblütern bestimmten [vgl. z. B. FRÉDÉRICQ (5)].

Wie jegliches irritable Gewebe reagiert auch der Herzmuskel mit einer Zusammenziehung nicht genau in dem Augenblicke, in dem der Reiz gesetzt wurde, sondern ein bestimmtes Zeitteilchen später. Das Intervall, das vom Setzen eines Reizes bis zum ersten sichtbaren Erfolg vergeht, wird bekanntlich als *Latenz* bezeichnet. Es unterliegt wohl kaum einem Zweifel, daß es eine Latenz gibt, d. h. einen Zeitraum, in dem die Unordnung im irritablen Gewebe, die durch den Reiz gesetzt wurde, ein solches Maß erreicht, daß sie sich von der gereizten Stelle aus in Form einer Erregungswelle ausbreitet. Das, was wir gemeinhin als Latenzzeit messen, ist indessen sicher viel zu lang. Dies ist durch unsere Versuchsanordnungen, vorzugsweise durch

deren Trägheit, bedingt. So müssen sich ja doch schon zahlreiche Muskelfasern zusammenziehen, damit eine Einflußnahme auf die Registrierhebel gegeben ist, und es müssen auch zahlreiche Muskelfasern zusammenwirken, damit die Potentialdifferenzen ein solches Maß erreichen, daß unsere Galvanometer in Tätigkeit gebracht werden. Die für gewöhnlich bestimmten Latenzzeiten sind also sicher zu lang, auch dann, wenn diejenige Stelle, die mit dem Registrierhebel oder mit dem Ableitungsfaden für das Galvanometer verbunden ist, direkt gereizt wird.

Immerhin können wir sie, wenigstens vergleichsweise, messen. Bei einer ganzen Anzahl von Untersuchungen hat sich herausgestellt, daß die Latenz des *Fischherzens* im allgemeinen geringer ist als die des *Froschherzens*, und daß sie auch bei den einzelnen Herzabteilungen etwas schwankt. So wurde beim *Aalherzen* die Latenz des Sinus mit etwa 0,15 Sek., die Latenz des Vorhofs zwischen 0,06—0,1 Sek., die der Kammer zwischen 0,1—0,2 Sek. gemessen; beim Herzen von *Scyllium canicula* L. die des Sinus zu etwa 0,12 Sek., die des Vorhofs zu 0,05 Sek., die der Kammer zwischen 0,1—0,2 Sek. bestimmt. Bei den Herzen verschiedener *Torpedineen* wurde die Latenz des Conus arteriosus von KOEHNLEIN (2) zu 0,2 Sek. ermittelt. Besonders kurze Latenzen wurden beim Herzen der *Forelle* gemessen: beim Vorhof zu 0,02 Sek., bei der Kammer zu 0,06 Sek. Es sei ausdrücklich bemerkt, daß diese Zahlenwerte an ganz frischen Präparaten ermittelt wurden. Sowie ein Fischherz längere Zeit im Versuche tätig ist, beginnt die Latenz anzuwachsen, offenbar im Zusammenhange mit der trägeren Ausbreitung der Erregungswelle.

Bei der künstlichen Reizung des Herzens muß mit Rücksicht auf die Deutung der Ergebnisse darauf geachtet werden, ob durch den Reiz ein führender oder aber ein abhängiger Herzanteil getroffen wird. Diese beiden verhalten sich nämlich nach den Erfahrungen am *Froschherzen* nach wirksamen Extrareizen ganz verschieden [vgl. ENGELMANN (2)]. So macht sich nach einer Extrasystole des Sinus als führendem Teil keine kompensatorische Pause bemerkbar. Der zeitliche Abstand Extrasystole bis nächste spontane Systole ist im allgemeinen gleich dem Intervall der normalen Systolen untereinander. Durch eine Extrasystole des führenden Teiles wird also das Herz aus seiner ursprünglichen Schlagfolge endgültig herausgebracht. Nach einer Extrasystole des Vorhofs und der Kammer als abhängigen Herzanteilen tritt dagegen eine kompensatorische Pause auf. Das Herz kehrt also nach einer Extrasystole eines abhängigen Herzanteiles in seine ursprüngliche Schlagfolge zurück. Es gilt hier das *Gesetz von der Erhaltung der physiologischen Reizperiode*, das von ENGELMANN aufgestellt wurde und besagt, daß die normale Herzrevolution + Extrarevolution + kompensatorische Pause gleich ist zwei normalen Herzrevolutionen.

Man kann die Ergebnisse am *Froschherzen* nicht ohne weiteres auf die Herzen anderer Tierarten übertragen. Das haben eine ganze Anzahl von Untersuchungen aus neuerer Zeit gelehrt. Nach den bisher vorliegenden Befunden bestehen zwischen den *Fisch-* und *Amphibienherzen* vorzugsweise drei Unterschiede:

1. sind die Automatiezentren im Herzen dieser beiden Tierklassen zumeist in ganz verschiedener Weise angeordnet. Die einzige Ausnahme bilden vielleicht die Fischherzen vom Typus B mit ihren drei Zentren im Sinus, Atrioventrikulartrichter und Conus arteriosus;
2. weicht die Frequenz, in der das *Fischherz* durchschnittlich arbeitet, von der Durchschnittsfrequenz des *Froschherzens* sicherlich

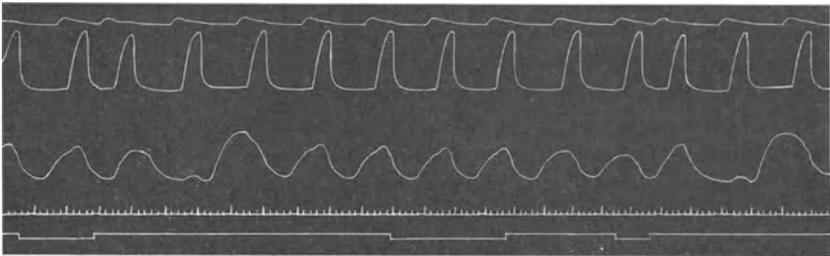


Abb. 45. Erfolg einer elektrischen Reizung des Sinus am Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek., Reizmoment. Man beachte, daß nach der Sinus-extrasystole keine kompensatorische Pause auftritt, daß vielmehr das Intervall $Si'_s - Si_{s8}$ gleich ist dem Normalintervall. Die Extrasystolen des Sinus werden auf den Vorhof übertragen. Dabei ist das Intervall $Si'_s - A'_s$ größer als das Normalintervall zwischen der Zusammenziehung dieser beiden Herzteile.

sehr ab. Das gilt sowohl für das Herz im Tierkörper als auch im ausgeschnittenen Zustande. Im Tierkörper arbeitet das *Fischherz* infolge der starken Vagushemmung sehr langsam, jedenfalls viel langsamer als das *Froschherz* [vgl. GITTER (1)]. Im ausgeschnittenen Zustande arbeitet das *Fischherz* sicherlich viel rascher, als das *Froschherz* unter sonst gleichbleibenden Bedingungen der Temperatur und Ernährung;

3. sind die zeitlichen Verhältnisse der Übertragung der Erregung zwischen den verschiedenen Herzabteilungen im recht- und rückläufigen Sinne bei diesen beiden Tierarten ungleich. Beim *Fischherzen* erfolgt, wie bereits an anderer Stelle hervorgehoben wurde, die rechtläufige Übertragung der Erregung *langsamer* als die rückläufige. Beim *Amphibienherzen* dagegen erfolgt die rechtläufige Übertragung der Erregung *rascher* als die rückläufige.

In Anbetracht dieser eigenartigen Unterschiede war schon von vornherein kaum zu erwarten, daß sich die spontan schlagenden Herzen der *Fische* gegenüber wirksamen Extrareizen genau so verhalten wie die *Froschherzen*. Da nicht ganz gleichartige Erfolge auftreten, je nachdem man die Fischherzen vom Typus A, B oder C

elektrisch in verschiedenen Phasen erregt, müssen die Erscheinungen an diesen drei Fischherztypen gesondert besprochen werden.

a) Reizt man den Sinus eines *Fischherzens vom Typus A* außerhalb seiner refraktären Phase, so kommt es zu einer Extrasystole, die von keiner kompensatorischen Pause gefolgt ist (s. Abb. 45). Dieses Verhalten entspricht einem *führenden Herzteil*. Es zeigt sich indessen, daß das Intervall zwischen Extrasystole und nächster normaler Systole ($Si'_s - Si_s$)¹ gelegentlich verlängert ist, wahrscheinlich im Zusammenhange mit einer Erregung des Vagus durch den elektrischen Reiz. Das ist nicht weiter überraschend, da gerade der Fischvagus

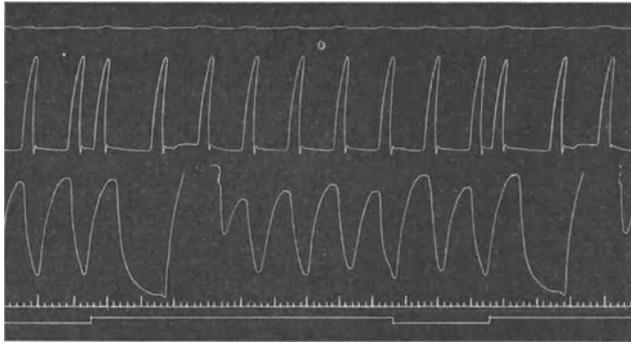


Abb. 46. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{3}$ Sek., Reizmoment. Man beachte, daß die Extrasystole des Vorhofs rückläufig auf den Sinus übertragen wird.

außerordentlich leicht auf Reize anspricht. Ob eine Übertragung der Sinusextrasystole auf den Vorhof stattfindet, hängt vor allem von dem zeitlichen Abstände der Sinusextrasystole von der unmittelbar vorangegangenen spontanen Systole ($Si_s - Si'_s$), sowie von der Größe der Überleitungszeit der Erregung vom Sinus nach dem Vorhof ($Si_s - A_s$) ab. Beträgt der zeitliche Abstand der Extrasystole von der vorangegangenen normalen Systole minimal $\frac{1}{4}$ bis maximal $\frac{1}{3}$ der Dauer des Normalintervalles zwischen zwei Sinussystemen, so kann man von einer frühgesetzten Extrasystole reden, die im allgemeinen *nicht* auf den Vorhof übertragen wird. Dies geschieht besonders dann nicht, wenn die Überleitungszeit der Erregung vom Sinus auf den Vorhof gegenüber der Norm verlangsamt ist, ein Fall, der hauptsächlich bei Herzen gegeben ist, die schon längere Zeit im Versuche tätig sind.

Wird der zeitliche Abstand $Si_s - Si'_s$ etwas größer gemacht als $\frac{1}{3}$ des Normalintervalles, so findet ein Übergang der Extrasystole

¹ Mit ' soll entsprechend dem Vorgange von ENGELMANN die *Extrasystole* bezeichnet sein.

des Sinus auf den Vorhof statt. Dabei ist entsprechend den Befunden von KOEHNLEIN (3) die Überleitungszeit der Erregung vom Sinus und Vorhof um so länger, je früher die Extrasystole des Sinus eintritt.

Ob eine Extrasystole des *Vorhofs* der Fischherzen vom Typus A von einer *kompensatorischen Pause* gefolgt ist, hängt in erster Linie von dem Zeitpunkt ab, in dem die Extrasystole gesetzt wurde, aber auch davon, wie rasch das Herz arbeitet. Beträgt der

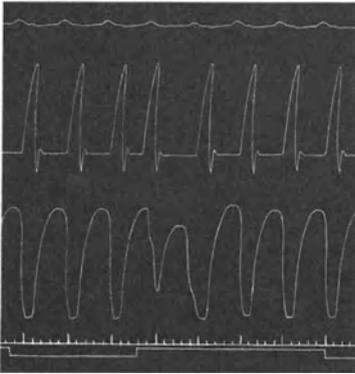


Abb. 47. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{8}$ Sek., Reizmoment. Man beachte, daß in diesem Falle, wo das Herz sehr rasch schlägt, die Extrasystole des Vorhofs *nicht* rückläufig auf den Sinus übertragen wird.

zeitliche Abstand $A_s - A'_s$ maximal $\frac{1}{3}$ des Normalintervalles zwischen zwei Vorhofssystolen, wird also die Extrasystole sehr früh gesetzt, so findet im allgemeinen bei einer relativ langsamen Herzfrequenz ($f =$ etwa 40—50) eine *rückläufige* Übertragung der Vorhofsextrasystole auf den Sinus statt (s. Abb. 46). In diesem Falle kann die Pause nach der Vorhofsextrasystole *nicht* kompensatorisch sein. Die Extrasystole des Sinus tritt nämlich früher auf, als ohne ihr Dazwischentreten die spontane Zusammenziehung dieses Herzteiles erfolgt wäre. Die folgende spontane Sinussysole setzt sich aber an die Extrasystole in dem gleichen zeitlichen Abstände an, wie die normalen Sinussysolen untereinander. Es ist also die Summe der Intervalle: letzte spontane Systole bis Extra-

systole, vermehrt um das Intervall bis nächste spontane Systole kleiner als das doppelte Normalintervall, entsprechend der Ungleichung:

$$(Si_{1s} - Si'_s) + (Si'_s - Si_{2s}) < 2(Si_{2s} - Si_{3s}).$$

Infolgedessen kann die Pause nach der Extrasystole nicht kompensatorisch sein.

Arbeitet das Herz sehr frequent, also mit etwa 60 Schlägen pro Minute, so wird eine Rückwirkung der Vorhofsextrasystole auf den Sinus nicht gut möglich sein, da die vom Vorhof her kommende Extraerregung am Sinus zu einem Zeitpunkte anlangt, in dem er bereits spontan seine Tätigkeit aufgenommen hat. Die beiden Erregungswellenzüge werden sich also gegenseitig auslöschen. Der Vorhof kommt dann nicht eigens in Tätigkeit und die Pause nach der Vorhofsextrasystole ist kompensatorisch (s. Abb. 47).

Da im Herzen der Fische alles mit allem in leitender Verbindung steht, so werden Extraerregungen des Vorhofs nicht allein rückläufig

auf den Sinus, sondern in manchen Fällen auch rechtläufig auf die Kammer übertragen. Diese Übertragung erfolgt allerdings mit einer gewissen Verspätung. Das Intervall $A'_s - V'_s$ ist gegenüber dem Normalintervall $A_s - V_s$ verlängert, und zwar um so stärker, je

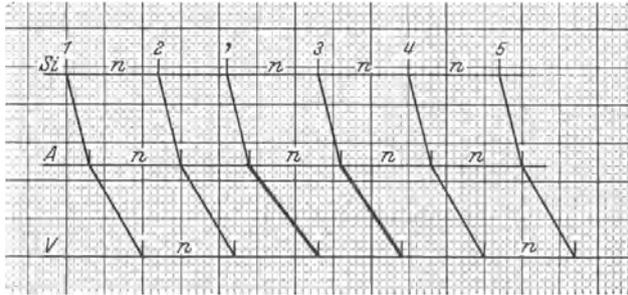


Abb. 48. Schematische Darstellung des Ablaufes der Herzstätigkeit unter normalen Bedingungen und nach einer Extrasystole des Sinus beim Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Die Rhythmusstörung dauert in diesem Falle an der Kammer am längsten an. Die Normalintervalle zwischen der Tätigkeit zweier Herzabteilungen sind stets schwach, die verlängerten dick ausgezogen. Es bedeuten: Si, A, V Sinus, Vorhof, Kammer, n das Normalintervall. Mit einem Strich (') ist die Extrasystole angedeutet. 1 mm = 0,1 Sek. (Nach J. PREYER.)

früher die Vorhofsextrasystole gesetzt wurde. Dieses Geschehen ist aber, wie ENGELMANN (1, 3) hervorgehoben hat, von einem gewissen Vorteil für das Herz. Denn es werden nach ENGELMANN'S eigenen

Worten „sehr starke Störungen des Rhythmus an den venösen Ostien auf dem Wege zum Ventrikel relativ vollkommener korrigiert werden als geringere“. Diese Rhythmusstörungen sind in neuerer Zeit

von J. PREYER (2) genauer untersucht worden. Man kann sie im Gefolge einer

Sinusextrasystole beim *Aalherzen* aus der Abb. 48 entnehmen. Die Rhythmus-

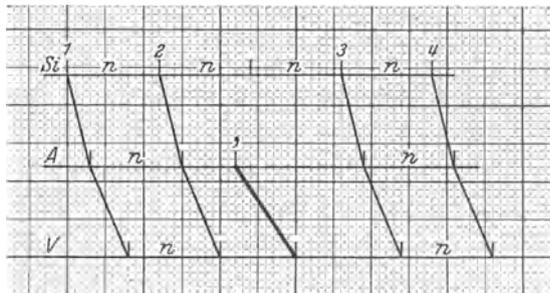


Abb. 49. Schematische Darstellung des Ablaufes der Herzstätigkeit unter normalen Bedingungen und nach einer Extrasystole des Vorhofs beim Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Die Extrasystole des Vorhofs wurde in diesem Falle nicht rückläufig auf den Sinus übertragen. Die Normalintervalle zwischen der Tätigkeit zweier Herzabteilungen sind stets schwach, die verlängerten dick ausgezogen. Es bedeuten: Si, A, V Sinus, Vorhof, Kammer, n das Normalintervall. Mit einem Strich (') ist die Extrasystole angedeutet. 1 mm = 0,1 Sek. (Nach J. PREYER.)

störung des Herzens ist nach Vorhofsextrasystolen beträchtlicher als nach Sinusextrasystolen, besonders dann, wenn die Vorhofsextrasystolen rückläufig auf den Sinus übertragen werden. Das lehrt schon ein Blick auf Abb. 46. Aber auch wenn die Vorhofsextra-

systemen nicht rückläufig auf den Sinus übertragen werden, ist die Rhythmusstörung des Herzens sehr beträchtlich (s. Abb. 49).

Wenn bei nicht zu hoher Frequenz des Herzens die Extrasystolen des Vorhofs rückläufig auf den Sinus übertragen werden, so ist man

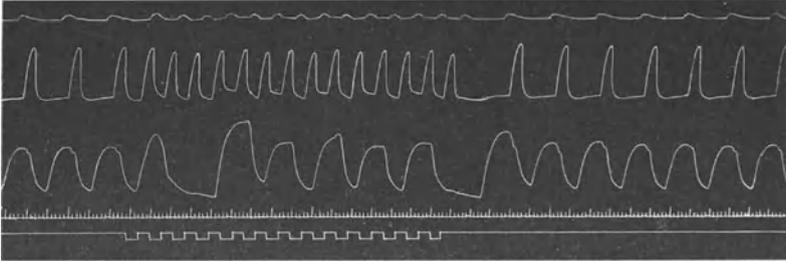


Abb. 50. Erfolg einer frequenten elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek, Reizmoment. Man beachte, daß durch die frequente elektrische Reizung des Vorhofs der Sinus rückläufig in Tätigkeit gebracht wird. Das Herz wird in diesem Falle nicht mehr vom Sinus, sondern vom Vorhof geführt. Erst nach Beendigung der künstlichen Reizung (14 Vorhofsreizen), die von ebensoviel Vorhofs- bzw. Sinuszusammenziehungen gefolgt waren, übernimmt der Sinus die Führung des Herzens wieder.

durch frequente Reizung des Vorhofs in der Lage, die Sinusperiodik zu steigern. Dann schlägt das Herz (s. Abb. 50) einzig und allein unter Führung des Vorhofs. Der Sinus hat diese verloren und sozu-

sagen an den Vorhof abzugeben.

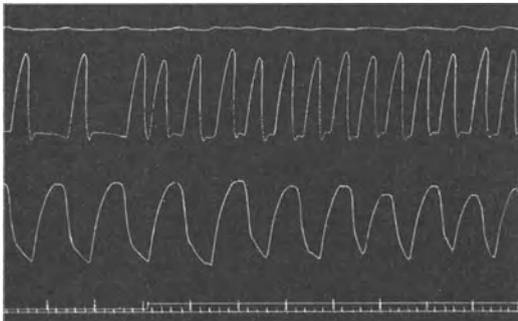


Abb. 51. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek. Man beachte die gehäufte Extrasystolie am Vorhof nach einer einmaligen Extrareizung dieses Herzteiles. Der Funktionszusammenhang zwischen Sinus und Vorhof ist in diesem Falle aufgehoben.

Bemerkenswert ist, daß der Vorhof der Fischerherzen vom Typus A auf einen einmaligen Reiz nicht immer mit einer einmaligen Zusammenziehung antwortet. Gelegentlich kann er sich zwei-, ja sogar dreimal zusammenziehen, eine Erscheinung, die offenbar mit der von DE BOER (3, 5) beschriebenen „gehäuften Extrasystolie“ identisch ist.

Es kann sogar geschehen, daß nach einem einmaligen Extrareiz der Vorhof für längere Zeit selbständig arbeitet (s. Abb. 51), wobei unter Umständen der Funktionszusammenhang zwischen Vorhof und Sinus vollständig aufgehoben ist. Erst allmählich kehrt das Herz in seine ursprüngliche Schlagfolge zurück, die durch die Tätigkeit des Sinus bedingt ist.

Extrasystolen der *Kammer* der Fischherzen vom Typus A sind in der Regel von einer kompensatorischen Pause gefolgt. Dieses ist auch der Fall, wenn das Herz sehr langsam arbeitet und die Extrasystolen der Kammer infolgedessen rückläufig auf den Vorhof übertragen werden können. Denn im allgemeinen gelangt eine so erzwungene Extrasystole des Vorhofs nicht weiter rückläufig zum Sinus. Die von der Kammer aus bewirkte Extrasystole des Vorhofs ist daher von einer kompensatorischen Pause gefolgt, die sich selbstverständlicherweise auch an der Kammer zeigt.

b) Bei künstlicher Reizung verhalten sich die spontan schlagenden Abteilungen des Fischherzens vom Typus B ähnlich wie die des

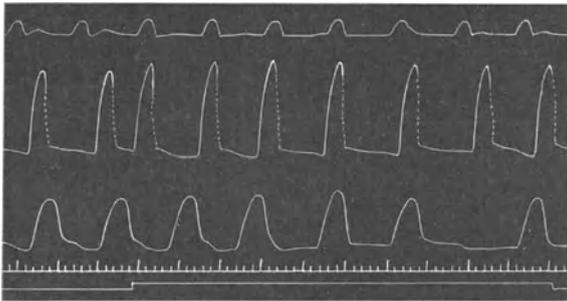


Abb. 52. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Acanthias vulgaris* RISSO. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek., Reizmoment. Man beachte, daß nach der Extrasystole des Vorhofs, die rückläufig auf den Sinus übertragen wurde, der Sinus die Führung des Herzens verliert und an den Vorhof abgibt. Erst nach drei weiteren Schlägen, die vom Vorhof aus bedingt sind, übernimmt der Sinus, wie normal, die Führung des Herzens. Die Kammer arbeitete in diesem Falle unabhängig vom Vorhof.

Typus A [vgl. hier DE BOER (4)]. Merkwürdig sind die Feststellungen von v. SKRAMLIK (13) am Herzen von *Raja batis* L. und *Raja clavata* L., sowie von KOEHNLEIN (2) am Herzen von *Torpedineen*, daß nach Extrasystolen des Sinus das Intervall $Si'_s - Si_s$ gegenüber dem Normalintervall sehr häufig verkürzt ist, und zwar in der Regel um so stärker, je früher die Sinusextrasystole gesetzt wurde. Doch sind bisher niemals an diesem Herzteil „eingestreute Extrasystolen“ festgestellt worden.

Gelegentlich beobachtet man nach Extrasystolen des Vorhofs bei Fischherzen vom Typus B eine eigenartige Schlagfolge. Sie besteht (nach den Befunden an Herzen von *Acanthias vulgaris* RISSO) darin, daß nach der rückläufig bedingten Extrazusammenziehung des Sinus nun *nicht* der Sinus als erster Herzteil zu schlagen beginnt, sondern der *Vorhof*, vielleicht unter dem Einfluß der in seinem Ohrkanal besonders hoch entwickelten Automatie. Das Herz vollführt dann mehrere Schläge unter der Führung des Vorhofs (s. Abb. 52), von dem aus rückläufig der Sinus in Tätigkeit gebracht wird. Erst

allmählich kommen die spontanen Schläge des Sinus wieder auf und der Vorhof gerät wieder in Abhängigkeit von diesem normalerweise führenden Herzteil.

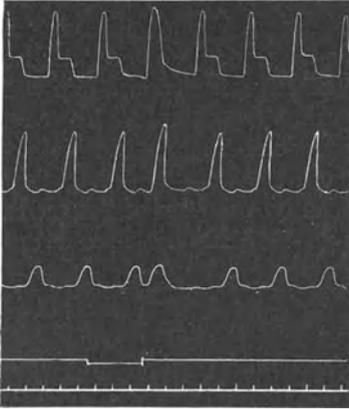


Abb. 53. Extrasystolen des Conus arteriosus beim Herzen von *Torpedo ocellata* RUD. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Conus arteriosus, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte, daß sich in der Kammerkurve die Sinustätigkeit als kleine Vorzacke bemerkbar macht. Die durch künstliche Reizung herbeigeführte Extrasystole des Conus arteriosus wird rückläufig auf die Kammer übertragen. Es gilt für den Conus arteriosus trotzdem das Gesetz von der Erhaltung der physiologischen Reizperiode. (Nach KOEHNLEIN.)

Extrasystolen des *Conus arteriosus* sind (s. Abb. 53) in der Regel von einer kompensatorischen Pause gefolgt, auch dann, wenn die Conus-extrasystole rückläufig auf die Kammer übertragen wird. Denn die so hervorgerufene Kammerextrasystole gelangt nicht weiter zum Vorhof, da dieser meist schon unter dem Einfluß des normalen Sinusimpulses in Tätigkeit geraten ist.

c) Besonders eigenartig liegen die Verhältnisse bei Extrareizung der beiden tätigen Abteilungen von *Herzen vom Typus C*. Nach Extrasystolen des Vorhofs — das führende Zentrum liegt ja im Ohrkanal in der Nähe der Sinus-Vorhofsgrenze, ist also in den Vorhof selbst eingebaut — sind die Erscheinungen sehr wechselnd, und zwar je nach der Dauer des Intervalles zwischen der letzten normalen Systole

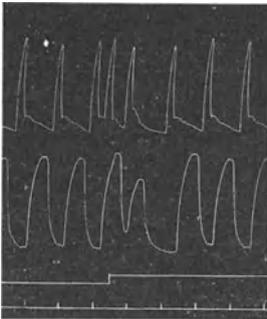


Abb. 54. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte die eingestreute Extrasystole, die in ihrem Ausmaße nicht kleiner ist als die normale Systole.

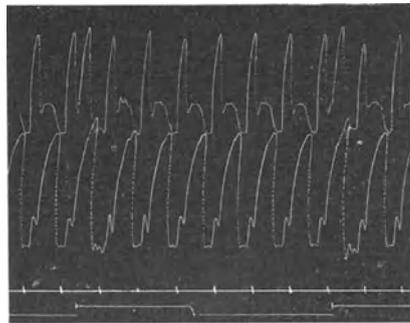


Abb. 55. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Esox lucius* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Reizmoment. Man beachte die beiden eingestreuten Extrasystolen, die in ihrem Ausmaße genau so groß sind wie die normalen.

und der Extrasystole ($A_s - A'_s$). Ist der Reiz unmittelbar am Ende der refraktären Phase des Vorhofs gesetzt worden, so kann man bei

den Fischherzen vom Typus C mit absoluter Sicherheit sog. „eingestreute Extrasystolen“ erzeugen (s. Abb. 54, 55). Für diese eingestreuten Extrasystolen gilt die Gesetzmäßigkeit, daß das Intervall vom Beginn der letzten normalen Systole bis zur nächstfolgenden normalen Systole gleich ist dem Intervall der normalen Systolen untereinander. Die Dauer von normaler Systole + Extrasystole + Pause ist gleich dem Normalintervall zwischen zwei einander unmittelbar folgenden Vorhofssystolen, entsprechend der Gleichung

$$A_1 + A' + P = A_{1s} - A_{2s}.$$

Der Vorhof verhält sich in diesem Falle so, wie wenn überhaupt keine Extrazuckung stattgefunden hätte. Es findet also vom Vorhofsgewebe aus eine Beeinflussung des im Ohrkanal gelegenen führenden Zentrums *nicht* statt.

Das Einstreuen von Extrasystolen gelingt nur unter bestimmten zeitlichen Verhältnissen der Reizgebung. Es muß sich nämlich die Vorhofsextrasystole an die vorangegangene Normal-systole in einem zeitlichen Abstände anschließen, der für gewöhnlich minimal $\frac{1}{4}$, maximal aber $\frac{1}{3}$ des Intervalles zwischen zwei normalen Vorhofssystolen beträgt. Nach wiederholter Beeinflussung des Vorhofs ist man nicht in der Lage, eingestreute Extrasystolen in jener strengen Form zu erzeugen, wie sie eben beschrieben wurden. Es erweist sich dann nämlich das Intervall zwischen der letzten spontanen Systole und der der Extrasystole zunächst folgenden spontanen Systole jetzt etwas verlängert (siehe Abb. 56) und größer als ein Normalintervall. Es gilt dann die Ungleichung:

$$A_1 + A' + P > A_{1s} - A_{2s}.$$

$A' + P$ bleibt aber dabei kleiner als $A_{1s} - A_{2s}$. Zur Erklärung dieser Erscheinung kann nicht angenommen werden, daß sich die Erregung der gereizten Vorhofsanteile etwa rückläufig auf das Zentrum im Ohrkanal ausgebreitet und dort eine Extrasystole hervorgerufen hat, wie WENCKEBACH (4) und TRENDELENBURG (1) nach Beobachtungen am *Froschherzen* angenommen haben. Denn in diesem Falle müßte $A' + P = A_{1s} - A_{2s}$ sein.

Eingestreute Extrasystolen des Vorhofs pflanzen sich niemals auf die Kammer fort. Offenbar fällt die vom Vorhof ausgehende Extraerregung in die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer.

Beträgt das Intervall zwischen der zuletzt vorangegangenen normalen Vorhofssystole und der an diesem Herzteil ausgelösten

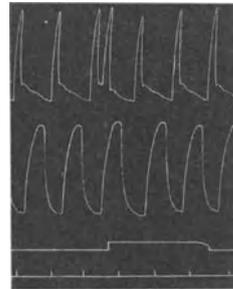


Abb. 56. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Man beachte, daß die Extrasystole in diesem Falle nicht im strengen Sinne des Wortes eingestreut ist.

Extrasystole mehr als $\frac{1}{3}$ des Normalintervalles, so ist in der Regel der zeitliche Abstand vom Beginn der Vorhofsextrasystole bis zur nächsten normalen Systole genau gleich dem Intervall zwischen zwei normalen Vorhofssystemen. In diesem Falle ist die Extrasystole nicht mehr eingestreut. Der Vorhof der Fischherzen vom Typus C verhält sich jetzt wie ein gereizter führender Herzteil. Offenbar hat in diesem Falle die Extraerregung des unmittelbar gereizten Vorhofsanteiles auch das führende Zentrum im Ohrkanal ergriffen und hier eine Extrasystole hervorgerufen. Der nächste normale Antrieb folgt dieser Extrasystole im gewöhnlichen Intervall nach. In diesem

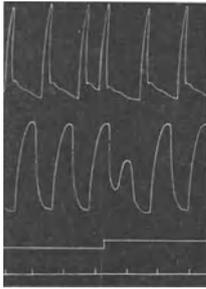


Abb. 57. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte, daß die der Extrasystole zunächst folgende spontane Systole in gleichem zeitlichen Abstände kommt, wie die normalen Vorhofssystemen untereinander. Die Extrasystole des Vorhofs wird in diesem Falle auf die Kammer übertragen. Doch ist die Überleitungszeit der Extrasystole $A'_s - V'_s$ jetzt länger als die normale Überleitungszeit $A_s - V_s$.

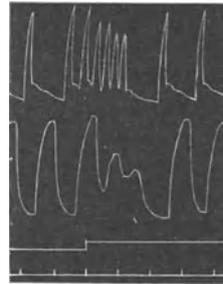


Abb. 58. Erfolg einer elektrischen Reizung des Vorhofs am Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Reizmoment, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek. Man beachte, daß der Vorhof auf einen einmaligen Reiz mit mehreren Zusammenziehungen antwortet, bevor er seine geregelte Tätigkeit aufnimmt.

Falle ist (s. Abb. 57) die Dauer der Extrarevolution und der anschließenden Pause gleich dem Normalintervall zwischen zwei Vorhofschlägen. Nach wiederholter Reizung des Vorhofs wächst der Zeitraum $A' + P$ über die Länge des Normalintervalles hinaus. Die Dauer der normalen Zusammenziehung + Extrasystole + Pause ($A + A' + P$) bleibt aber immer noch kleiner als das doppelte Normalintervall, so daß auch in diesem Falle von einer kompensatorischen Pause *nicht* gesprochen werden kann.

Die nicht eingestreuten Vorhofsextrasystolen werden in der Regel auf die Kammer übertragen, allerdings mit einer Übertragungszeit, die länger ist als die normale. Die Rhythmusstörung des Herzens wird also auf dem Wege vom Vorhof zur Kammer etwas ausgeglichen.

Bei frühzeitiger Hervorrufung einer Extrasystole des Vorhofs beobachtet man leicht die Erscheinung der „gehäuften Extrasystolie“, d. h. auch der Vorhof der Herzen vom Typus C antwortet auf einen einzelnen elektrischen Induktionsschlag nicht nur mit einer, sondern oft mit mehreren Zusammenziehungen (s. Abb. 58).

Die *Kammer* der Herzen vom Typus C weist nach einer Extrasystole ebenfalls *keine* kompensatorische Pause auf, denn die Kammerextrasystolen werden in der Regel rückläufig auf den Vorhof übertragen und erzeugen dort eine Extrasystole. Die dieser Vorhofsextrasystole zunächst folgende spontane Systole tritt (s. Abb. 59) in dem gleichen zeitlichen Abstand auf, wie die normalen Systolen untereinander. Die Kammer wird also schon wieder unter dem Einfluß des nächsten normalen Vorhofsantriebes zur Tätigkeit gebracht. Pausiert sie auch nach Maßgabe der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer etwas länger als in der Norm, so ist doch die Dauer der Normalrevolution + der Extrarevolution + der Pause

($V_1 + V' + P$) an der Kammer stets kleiner als das doppelte Normalintervall. In ganz seltenen Fällen gelingt es, Extrasystolen an der Kammer einzustreuen (s. Abb. 60). Diese Erscheinung läßt sich nur so erklären, daß die rückläufig von der Kammer ausgehende Erregung den Vorhof zu einem Zeitpunkt erreicht, da er gerade seine spontane Tätigkeit aufnimmt. Ganz gelegentlich werden nach Extrazuckungen der Kammer kompensatorische Pausen beobachtet. Das ist der Fall, wenn das Herz sehr rasch arbeitet und die Überleitungszeit der Erregung vom Vorhof nach der Kammer $A_s - V_s$ erheblich lang ist.

Durch Extrasystolen des Vorhofs beim Fischherzen vom Typus C sind die Rhythmusstörungen an der Kammer mit Rücksicht auf die Leitungsbehinderung bei der Übertragung der Erregung vom Vorhof auf die Kammer etwas geringer als am Vorhof selbst. Darüber gibt Abb. 61 Aufschluß. Kammerextrasystolen führen zu einer Rhythmusstörung des ganzen Herzens, weil sie rückläufig auf den Vorhof übertragen werden (s. Abb. 62) [vgl. J. PREYER (2)].

Die große Mannigfaltigkeit der Erscheinungen beim Fischherzen

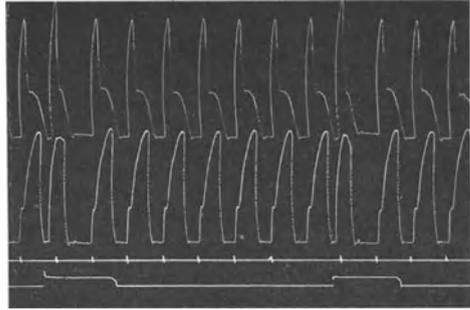


Abb. 59. Erfolg einer elektrischen Reizung der Kammer am Herzen von *Esox lucius* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Reizmoment. Man beachte, daß die Extrasystolen der Kammer rückläufig auf den Vorhof übertragen werden. Infolgedessen ist die Pause nach der Extrasystole der Kammer keine kompensatorische.

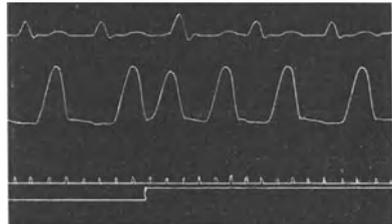


Abb. 60. Erfolg einer elektrischen Reizung der Kammer am Herzen vom *Motella mustela* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{8}$ Sek., Reizmoment. Man beachte die eingestreute Extrasystole an der Kammer.

nach Extrasystolen erklärt sich nicht allein aus der Verschiedenheit in der Anordnung der Automatiezentren, sondern vor allem aus der Tatsache, daß die Erregungen im rückläufigen Sinne rascher fortgeleitet werden als im rechtläufigen. Gegenüber anderen Wirbeltierherzen ist die Tatsache besonders auffällig, daß kompensatorische

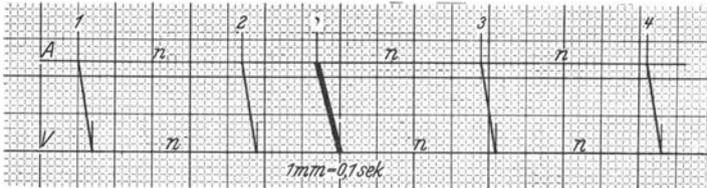


Abb. 61. Schematische Darstellung des Ablaufes der Herztätigkeit unter normalen Bedingungen und nach einer Extrasystole des Vorhofs beim Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Die Normalintervalle zwischen der Tätigkeit zweier Herzabteilungen sind stets schwach, die verlängerten dick ausgezogen. Es bedeuten: A, V Vorhof und Kammer, n das Normalintervall. Mit einem Strich (') ist die Extrasystole angedeutet. 1 mm = 0,1 Sek. (Nach J. PREYER.)

Pausen nach einer Extrasystole relativ selten zur Beobachtung kommen.

Durch gehäufte elektrische Reizung sind wir nicht in der Lage, etwa einen *Tetanus* des Herzens herbeizuführen. Dem widerspricht schon die Tatsache der relativ langen Dauer der refraktären Phase

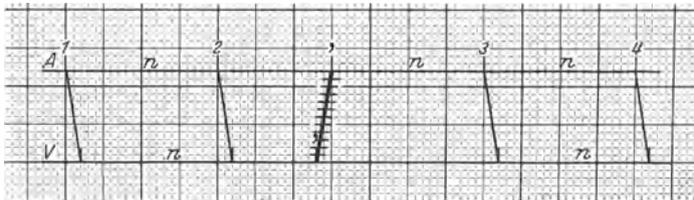


Abb. 62. Schematische Darstellung des Ablaufes der Herztätigkeit unter normalen Bedingungen und nach einer Extrasystole der Kammer beim Herzen von *Tinca vulgaris* CUV. Die Extrasystole der Kammer wurde rückläufig auf den Vorhof übertragen. Die Normalintervalle zwischen der Tätigkeit zweier Herzabteilungen sind stets schwach, die verlängerten dick ausgezogen; das rückläufige Intervall ist gestrichelt. Es bedeuten: A, V Vorhof und Kammer, n das Normalintervall. Mit einem Strich (') ist die Extrasystole angedeutet. 1 mm = 0,1 Sek. (Nach J. PREYER.)

(vgl. hier auch WALTHER). Natürlich lassen sich im *Fischherzen* die Erscheinungen des *Flimmerns* bzw. des *Wühlens und Wogens* feststellen. Sie wurden von DE BOER (4) beim entbluteten Herzen von *Scyllium canicula* L. durch einen Induktionsreiz hervorgerufen, der den Vorhof oder die Kammer *sofort nach Ablauf der refraktären Phase* trifft. Kammerflimmern kann nach seinen Angaben auch bei indirekter Reizung des Herzens entstehen, nämlich wenn nach einer wirksamen Extrasystole im Vorhof die hier gesetzte Erregung die Kammer unmittelbar nach Ablauf des Refraktärstadiums trifft. Die gehäufte Extrasystole ist auch als eine Art von langsamem Flimmern anzusehen.

Durch frequente Reizung kann man natürlich jede Herzabteilung zu einer gehäufteren Tätigkeit bringen, unter Umständen das ganze Herz, wenn man die führende Stelle von einer Reizserie treffen läßt. Will man allerdings bei einem spontan schlagenden Herzen einen abhängigen Herzanteil dauernd unter dem Einfluß der künstlichen Reizung arbeiten lassen, so ist es erforderlich, daß deren Frequenz die der gewöhnlichen Schlagfolge bei weitem *übertrifft*. Der Vorgang kann dann mit dem Eingreifen eines Automatiezentrums verglichen werden, das, soweit die Frequenz der Antriebe in Frage kommt, sehr viel *leistungsfähiger* ist als das normale. Auf gewisse Erfolge dieser Art am spontan schlagenden Fischherzen nach frequenter Reizung wurde bereits hingewiesen. So ist insbesondere daran zu erinnern, daß man bei *Herzen vom Typus A* durch frequente Reizung des Vorhofs den Sinus in die Gewalt bekommen konnte, ein Geschehen, das ohne weiteres verständlich ist, weil bei den *Fischen* die *rückläufige* Übertragung der Erregung *begünstigt* ist.

Behandelt man mit frequenten Reizen die *Kammer* des Fischherzens, so kann auch diese auf eine höhere Schlagzahl gebracht werden. Wieweit sich die gesteigerte Tätigkeit der Kammer an den übrigen Herzabteilungen auswirkt, wird vor allem von der spontanen Frequenz der führenden Stelle des Herzens und der Leistungsfähigkeit der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer abhängen. Arbeitet das Herz sehr *langsam*, so wird natürlich auch unter sonst gleichbleibenden Bedingungen des Leistungsvermögens der Überleitungsgebilde eine Tätigkeit der Kammer *leichter* auf die vorgeschalteten Herzanteile übertragen werden. Arbeitet dagegen das Herz *rasch*, so werden die Impulse, die von der Kammer ihren Ausgang nehmen, die vorgeschaltete Herzabteilung zumeist in der refraktären Phase antreffen, die auf die Zusammenziehung zurückzuführen ist, welche bereits durch die normalen Ursprungsantriebe bewirkt wurde.

Das Verhalten abhängiger Herzabteilungen bei frequenter Reizung kann man natürlich am leichtesten an einem stillstehenden Herzen verfolgen. Die Durchführung solcher Versuche ist nur bei denjenigen Fischherzen möglich, die mit Hilfe einer I. STANNIUSSEN Ligatur stillgestellt werden können, wie z. B. bei *Scyllium canicula* L. Reizt man den Vorhof dieses Herzens mit zunehmender Frequenz [vgl. v. SKRAMLIK (II)], so läßt sich als erstes feststellen, daß jeder Reiz mit einer vollen Kontraktion des Vorhofs beantwortet wird, die von einer entsprechenden Erschlaffung der Muskelfasern gefolgt ist. Steigert man die Reizfrequenz weiter, so tritt am Vorhof ein *Alternans* auf, indem der eine Reiz von einer stärkeren, der nächstfolgende von einer schwächeren Kontraktion beantwortet wird usw., so daß Ausschläge größerer und geringerer Höhe ununterbrochen untereinander abwechseln. Erhöht man die Reizfrequenz noch weiter, so ergeben

sich *zwei Fälle*. In dem einen wird der Ausschlag des Vorhofs allmählich etwas kleiner, wobei der Fußpunkt der Kurve manchmal ein wenig erhöht ist, sich also von dem der Norm bereits zu unterscheiden beginnt. Vielfach bleibt er aber der gleiche. Im zweiten Falle ist der Fußpunkt der Kurve sehr stark erhöht. Die Kontraktionen bauen sich dann sozusagen auf einem nicht völlig erschlafften Vorhofsmuskel auf (s. Abb. 63). Steigert man die Reizfrequenz noch mehr, so tritt Halbierung auf, indem jeder zweite Reiz, der den Vorhof trifft, von einer Zusammenziehung dieses Herzteiles beantwortet wird.

Diese Erscheinungen kann man fast völlig analog auch an der Kammer beobachten. Hier werden aber die Kontraktionen nicht

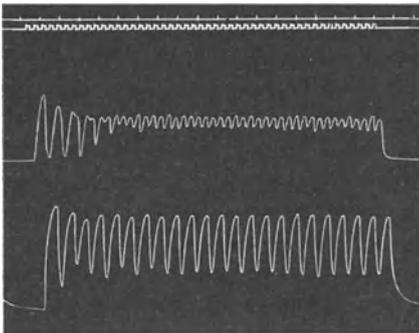


Abb. 63. Herztätigkeit von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., künstlicher Reiz, Vorhof, Kammer. Man beachte, daß bei der frequenten Reizung der Fußpunkt, von dem aus die Kontraktionen des Vorhofs erfolgen, gegenüber der Norm sehr stark erhöht ist. Die Kammer halbiert gegenüber dem Vorhof.

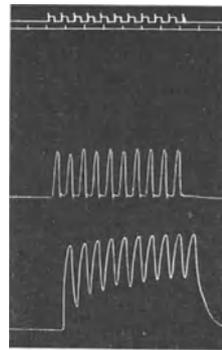


Abb. 64. Herztätigkeit von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: künstlicher Reiz, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Vorhof, Kammer. Man beachte, daß die Kammerkontraktionen von einem steigenden Fußpunkt aus erfolgen und daß die systolischen Gipfel treppenförmig ansteigen.

als solche kleiner, sondern sie bestehen — auch bei indirekter Erregung der Kammer vom Vorhof aus — aus Zacken (s. Abb. 64), die sich auf einem gegenüber der Norm wesentlich erhöhten Fußpunkt aufbauen. Die Erschlaffung während der Diastole ist dann keine vollständige mehr. Bemerkenswert ist aber, daß das Maximum der Systole dasselbe, manchmal sogar etwas höher ist, als bei den normalen Kontraktionen der Kammer, wenn diese also nicht zu so häufiger Tätigkeit angetrieben wird. Dieses Verhalten der Kammer ist nicht ausnahmslos zu beobachten, stets kann man aber das eine feststellen, daß die Kammer, die sich auf diesen Tätigkeitstypus nicht einstellt, gegenüber dem Vorhof zu halbieren beginnt.

Offenbar haben diese merkwürdigen Fußpunktveränderungen der Kurven, die man bei frequenter Reizung der Herzabteilungen beobachtet, etwas mit der *Tonusfunktion* zu tun. Der Tonus der einzelnen Herzabteilung nimmt in vielen Fällen bei Steigerung der Frequenz der Zusammenziehungen zu. Das ist aber nicht ausnahmslos der

Fall. Es war ja schon vorhin darauf aufmerksam gemacht worden, daß unter Umständen der Vorhof bei einer frequenten Reizung mit ganz kleinen Zusammenziehungen antwortet, die von einem Fußpunkt aus erfolgen, der gegenüber der Norm, also bei langsamem Schlagen, nicht oder nur ganz unwesentlich erhöht ist. In diesem Falle war also der Tonus des Vorhofs durch die frequente Reizung nicht gesteigert worden. Im allgemeinen wird man daran festhalten können, daß der Tonus der einzelnen Herzabteilungen bei frequenter Tätigkeit zunimmt. Doch wird diese Regel offenbar nach den bisher vorliegenden Erfahrungen von zahlreichen Ausnahmen durchbrochen. Die Ursachen für diese Abweichungen sind bisher nicht bekannt.

6. Begleiterscheinungen der Herztätigkeit.

Zu den Begleiterscheinungen der Herztätigkeit können gezählt werden: Der *Herzspitzenstoß*, die *Herztöne*, sowie die *elektrischen* und *thermischen Erscheinungen am Herzen*.

Über den *Herzspitzenstoß* bei den *Fischen* ist sehr wenig bekannt. Es unterliegt keinem Zweifel, daß ein solcher besteht. Äußerlich wird er sich natürlich nur bei denjenigen Fischen bemerkbar machen, bei denen das Herz nicht sehr tief im Brustraum eingebettet ist. Infolge der zu tiefen Lagerung des Herzens sieht man ihn z. B. bei folgenden Fischen nicht: bei den *Katzenhaien*, beim *Karpfen* und bei der *Forelle*. Bei den Herzen von *Rochen* (eigene Beobachtung) und beim *Aalherzen* [vgl. GITTER (1)] ist der Herzspitzenstoß äußerlich sehr gut wahrzunehmen, ebenso bei denjenigen Fischen, welche BRÜNINGS und KOLFF zum Versuche herangezogen hatten (*Leuciscus rutilus* L. bzw. *Barbus fluviatilis* AG. und *Telestes*). Beim *Rochen* und beim *Aale* kann man die Herztätigkeit durch Beobachtung des Herzspitzenstoßes verfolgen. GITTER (1) hat hier eine eigene Methodik ausgearbeitet, die es gestattet, beim *Aale* durch Beobachtung des Herzspitzenstoßes die Herzschlagfolge messend zu verfolgen. Er ist dabei (s. Abb. 65) so vorgegangen, daß die Tiere während der Beobachtungszeit in einer runden, mit ständig durchlüftetem Wasser zu zwei Drittel gefüllten Glasschale gehalten wurden. Um herbeizuführen, daß sie während des Versuches möglichst still lagen, wurde in die Schale ein Zinkreifen von etwas kleinerem Durchmesser als der der Schale getan. Eine schmale Querwand, die an einer Stelle von dem Zinkreifen abging, verhütete das Vor- und Rückwärtskreisen des Tieres. Der *Aal* war auf diese Weise in seiner Beweglichkeit wohl eingeschränkt, aber nicht etwa unnötig eingeeengt.

Die Beobachtungen der Herztätigkeit erfolgten in einem Spiegel, wobei die Herzgegend des Tieres durch den Lichtkegel einer Lampe beleuchtet wurde. Man sieht da die Bewegungen der Haut zwischen den Brustflossen, die mit der Herztätigkeit zusammenhängen und sich

in einer Vorwölbung bzw. Einziehung bemerkbar machen. Die Lageänderung der Haut wird durch die Lichtreflexe so schön verdeutlicht, daß sie jederzeit von den Atembewegungen des Tieres zu unterscheiden ist.

Der Herzspitzenstoß hat für manche Fische zweifellos den großen Vorteil, daß dadurch zeitweise der Perikardialraum etwas erweitert wird. Das ist für die Füllung des Herzens aber durchaus nicht gleichgültig, weil während der Zeit der Kammerzusammenziehung, während

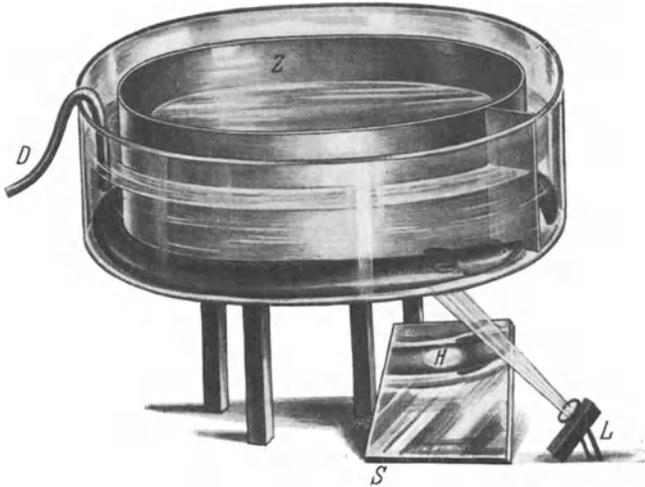


Abb. 65. Unterbringung des Aales im Behälter zur Beobachtung der Herztätigkeit. Z bedeutet den Zinkreifen, D die Durchlüftung, S den Spiegel, L die Lichtquelle, H das im Spiegel sichtbare Herz. (Nach GITTER.)

welcher sich der Herzspitzenstoß bemerkbar macht, die Füllung des Vorhofs aus dem Sinus bzw. den vorgelagerten Venen erfolgt. Die Einfüllung des Vorhofs wird auf diese Weise durch zwei Faktoren begünstigt: einmal durch die Zusammenziehung der Kammer, sodann durch die Erweiterung der Perikardialhöhle infolge des Herzspitzenstoßes.

Innerhalb der Perikardialhöhle, die bei den meisten Fischen als starrwandig anzusehen ist, herrscht, worauf *SCHOENLEIN* als erster hingewiesen hat, ein *negativer Druck*. Dieser kann mit Hilfe eines Manometers gemessen werden, das mit einer Kanüle verbunden wird, die man in die Perikardialhöhle einsticht. Bei *Torpedineen* schwankt dieser negative Druck zwischen -2 bis -5 cm Wasser, und zwar im Rhythmus der Herzsystemen. *SCHOENLEIN* nahm an, daß in der Perikardialhöhle ständig ein negativer Druck herrscht, der einmal etwas größer, einmal etwas kleiner ist. *BRÜNINGS* dagegen steht auf dem Standpunkt, daß während der Diastole des Herzens in der Perikardialhöhle ein Druck herrscht, der dem auf dem Fischkörper

lastenden Wasserdruck entspricht. Nur während der Systole der Kammer würde der Druck innerhalb der Perikardialhöhle negativ werden, im Zusammenhange damit, daß die Herzkammer bzw. der Anfangsteil des Truncus arteriosus Blut aus ihrem Inneren austreibt.

Nach dieser Ansicht arbeitet das Herz bei den Fischen sowohl als Druck- als auch als Saugpumpe; als letztere infolge der Einlagerung des Herzens in den relativ starrwandigen Perikardialraum. Nach BRÜNING'S führt die Eröffnung des Perikardialraumes bei den Fischen zu einer unzureichenden Füllung des Herzens und zu einem starken Nachlassen des Blutdruckes. In gewissem Sinne wäre also die Eröffnung des Perikardialraumes mit dem Anlegen eines Pneumothorax zu vergleichen.

Über die *Herztöne* bei den Fischen ist bisher nichts bekanntgeworden, trotzdem es von hohem Interesse wäre, sie zu verfolgen. Eine Möglichkeit dazu bestünde besonders bei ganz großen Fischen, deren *Herzen nach dem Typus C* gebaut sind. Denn in ihnen besitzen wir ja sozusagen ein ganz ausgeprägtes Analogon zu der rechten Herzhälfte der *Säugetiere* und des *Menschen*,

die allerdings im Gegensatz zu diesen mit sehr kräftiger Muskulatur ausgerüstet ist. Durchströmt man das Herz der *Rochen* mit Meerwasser, so kann man durch Auflage des Fingers auf den Conus arteriosus während der Kammerkontraktion deutlich ein *Schwirren* feststellen.

Die *elektrischen Erscheinungen* am Fischherzen wurden wiederholt verfolgt. So haben ZWAARDEMAKER und NOYONS Elektrokardiogramme des *Aalherzens* aufgenommen. Die Ableitung erfolgte von Basis und Spitze der Kammer. Der Aktionsstrom beginnt (siehe Abb. 66) mit einer kleinen, nach unten gerichteten Zacke Q, der die große R-Zacke unmittelbar nachfolgt. Dann sinkt der Galvanometerausschlag auf ein niedriges Niveau herab, bis zum Durchbruch der T-Zacke, die genau so wie die R-Zacke eine stärkere Negativität der Basis gegenüber der Spitze zum Ausdruck bringt. BAKKER (1, 2) hat ebenfalls die Aktionsströme beim *Aalherzen* aufgenommen, vor allem auch vom isolierten Vorhof und Venensinus. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß auch SLOOF beim Aalherzen nach Einwirkung von radioaktiven Substanzen, sowie EIGER bei einer von ihm nicht angegebenen Fischherzart Elektrokardiogramme aufgezeichnet hat, in denen die große P-, R-, S- und T-Zacke nachweisbar ist. Von unversehrten *Aalherzen* Elektrokardiogramme abzuleiten, ist in neuerer Zeit GITTER (1) gelungen (vgl. Abb. 20).

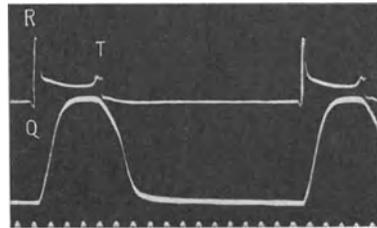


Abb. 66. Aktionsstrom der Herzkammer des *Aales*. Die obere Linie stellt den Aktionsstrom, die mittlere die Herzkontraktion und die untere die Zeit in $\frac{1}{2}$ Sek. dar (von links nach rechts zu lesen). (Nach ZWAARDEMAKER und NOYONS.)

DE MEYER erhielt bei Ableitung der elektrischen Ströme von der Innen- und Außenfläche des Herzens von *Scyllium canicula* L. Elektrokardiogramme, die denjenigen gleichen, die vom *Froschherzen* gewonnen wurden. HOFFMANN leitete bei dem gleichen Versuchstier die elektrischen Ströme am ausgeschnittenen Herzen ab, und zwar vom Conus arteriosus und von der Kammer. An seinen Elektrokardiogrammen lassen sich die Zacken P, R und T ohne weiteres erkennen (s. Abb. 67). Die P-Zacke entspricht natürlich der Tätigkeit des Vorhofes, die R- und T-Zacke dem Aktionsstrom der Kammer. Die Richtung der T-Zacke ist sehr schwankend. Sie kann sich sogar

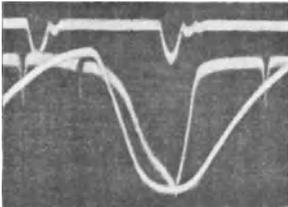


Abb. 67. Elektrogramm und Kontraktionskurve des Herzens von *Scyllium canicula* L. (Zeit = $\frac{1}{4}$ Sek.)
(Nach P. HOFFMANN.)

im Verlaufe eines und desselben Versuches umkehren. Auch gelingt es nach den Angaben von HOFFMANN unschwer, die S-Zacke des Elektrokardiogrammes zur Darstellung zu bringen.

ARVANITAKI und CARDOT verzeichneten das Elektrokardiogramm an isolierten Vorhofstreifen der Herzen von *Torpedo marmorata*, die längere Zeit zuvor bei einer Temperatur von 2—3° in einer Kochsalzlösung von der Konzentration des Meerwassers gehalten wurden. Jedes Elektro-

kardiogramm setzt sich aus einer schnellen und einer langsamen Schwankung zusammen. Die schnelle Schwankung tritt zuerst auf und ist nach einer längeren Zeit von einer langsamen Schwankung gefolgt. Beide sind anfänglich diphasisch, später werden sie monophasisch. Merkwürdigerweise finden die beiden Verfasser die Aktionsströme von der mechanischen Tätigkeit des Herzmuskels vollkommen unabhängig.

Über *thermische Erscheinungen* am Fischherzen ist bisher nichts bekanntgeworden.

7. Die Wirkung der äußeren Herznerven auf das Fischherz.

Das Herz der Fische unterscheidet sich in bezug auf die äußere Innervation von den Herzen der anderen höheren Wirbeltiere dadurch, daß es nur *parasympathisch* innerviert wird. Eine sympathische Innervation des Fischherzens ist bisher im physiologischen Versuche niemals festgestellt worden. Ich verweise hier in erster Linie auf die Untersuchungen von McWILLIAM und J. PREYER (1) am *Aalherzen*, von BOTTAZZI (1) und v. SKRAMLIK (10) am Herzen von *Scyllium canicula* L., von McQUEEN und KOEHNLEIN (2) beim Herzen von *Torpedineen*, von BLASCHKO beim *Schleienherzen* und von BIELIG (2) beim Herzen von *Cottus scorpius* L. Es wurde im physiologischen Versuche niemals ein sympathischer Effekt beobachtet. Besonders sorgfältig hat

BOTTAZZI (2) die Verhältnisse bei *Scyllium canicula* L. untersucht. Eine Reizung des oberen sympathischen Ganglions ergab niemals eine Akzeleranswirkung.

Diese physiologischen Befunde stehen durchaus in Übereinstimmung mit den anatomisch ermittelten Tatsachen. Die anatomischen Untersuchungen, vor allem von STANNIUS (1) und von C. E. E. HOFFMANN haben unzweideutig gelehrt, daß das Fischherz durch *sympathische* Fasern *nicht* versorgt wird¹. In neuerer Zeit hat IZQUIERDO (1) anatomische Präparate von *Scyllium canicula* L. hergestellt, die im wesentlichen dazu bestimmt waren, die Versorgung des Herzens mit Nerven zu untersuchen. Zur besseren Kenntlichmachung der Nerven in den anatomischen Präparaten wurden Färbungen mit Hilfe von Methylenblau und Osmiumsäure vorgenommen. IZQUIERDO fand dabei einen dickeren Nervenast, der vom sympathischen Dorsalganglion (nach seiner Bezeichnungsweise) ausgeht und gegen das Herz zu zieht, wobei eine Verbindung dieses Zweiges mit den Herz-Vagusfasern zustande kommen soll.

IZQUIERDO hat diesen Nerven selbst nicht gereizt. Nach direkter Erregung der Ductus Cuvieri mittels starken Wechselstroms beobachtete er im Gefolge der Vagushemmung eine gewisse Verkürzung der Intervalle zwischen zwei Sinuszusammenziehungen. Meiner Überzeugung nach kann man daraus nicht den Schluß ziehen, daß sich an den Vaguseffekt eine sympathische Nachwirkung anschließt. Denn diese sympathische Nachwirkung ist bei Herzen anderer Kaltblüter, vorzugsweise beim *Frosch*, doch in ganz anderer Weise ausgeprägt. Meine Bedenken sind um so mehr am Platze, als die von IZQUIERDO verwendeten *Scyllium*-Herzen nach seinen eigenen Messungen stark arrhythmisch arbeiteten. Es ergaben sich Unterschiede in den zeitlichen Abständen zweier Systolen von über 0,2 Sek. IZQUIERDO selbst drückt sich bei Beschreibung der Beschleunigungseffekte ganz vorsichtig aus, indem er sagt, daß der Herzsympathicus bei den *niederen Wirbeltieren* (gemeint sind damit die *Fische*) sehr wenig entwickelt ist [vgl. noch eine weitere Arbeit von IZQUIERDO (2)].

In diesem Zusammenhange ist von Interesse zu erwähnen, daß LUTZ (4) mit Hilfe von Adrenalinlösung von 1 : 25000 bis 1 : 50000 bei Herzen von Elasmobranchiern (*Raja erinacea*, *Raja diaphanes*, *Raja scrabata* und *Squalus acanthias*) niemals eine Herzschlagbeschleunigung, sondern vielmehr eine Rhythmusverlangsamung bis zum diastolischen Stillstand eintreten sah².

¹ Vgl. hier auch die anatomischen Untersuchungen von C. U. ARIENS KAPPERS: Das sympathische Nervensystem bei Evertebraten, *Amphioxus*, Cyclostomen, Selachiern und Teleostiern. Einige allgemeine Struktur- und Entwicklungserscheinungen. Nederl. Tijdschr. Geneesk. 1934, 590.

² Der Vollständigkeit halber sei hier auch noch auf eine weitere Untersuchung hingewiesen. BRINLEY (2) hat jungen Embryonen von *Fundulus*

Eine Ausnahme von der Gesetzmäßigkeit, daß das Fischherz sympathisch nicht innerviert ist, scheint der Knochenfisch *Diodon* zu bilden. STANNIUS (3) macht auf S. 141 seines Buches die Angabe, daß bei diesem Fisch — offenbar handelt es sich um den Igelfisch *Diodon hystrix* L., der in allen tropischen Meeren weitverbreitet ist (vgl. BREHM, S. 434, Abbildung auf der Tafel zwischen S. 470/471) — jederseits ein sympathischer Zweig, der die Niere vorn durchbohrt, den Ductus Cuvieri entlang zum Vorhof des Herzens zieht. Leider fehlen bisher physiologische Untersuchungen an diesem Tier, das offenbar nicht ganz leicht in lebendigem Zustande zu erhalten ist, völlig.

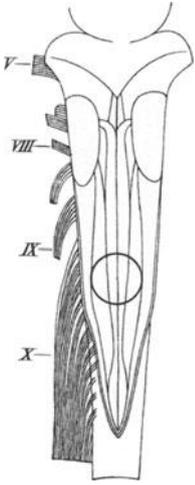


Abb. 68. Medulla oblongata mit oben anschließendem Kleinhirn des *Aales*, schematisch, von dorsal aus gesehen, in etwa $2\frac{1}{2}$ facher Vergrößerung. Der Plexus choriodeus ist entfernt und der vierte Ventrikel eröffnet. Die mit einem Kreis umrandete Stelle gibt die Lage des Herz-Vaguszentrums an. Die Zahlen bedeuten die Gehirnnerven.

Interessant sind die Angaben von ARMSTRONG über das Hereinwachsen der Vagusfasern in das embryonale Fischherz. Bei Embryonen von *Fundulus heteroclitus* und *majalis* pulsiert das Herz schon einige Tage, ehe sich der Nervus vagus feststellen läßt. Das Herz vermag sich ohne die Anwesenheit von Nerven von einem geraden Rohr zu seinen verschiedenen Abschnitten zu differenzieren. Erst nach beendeter Gliederung des Herzens in verschiedene Anteile können nach den Angaben von ARMSTRONG Vagus-effekte erhalten werden. Der Vagus wird hier am besten reflektorisch durch Druck auf den Kopf, auf die Kiemenregion oder das hintere Ende des Embryos mit Hilfe einer feinen Nadel gereizt. Bemerkenswert ist, daß sich die reflektorischen Vagus-erregungen im Laufe der Entwicklung allmählich und stufenweise über die verschiedenen Teile des Herzens ausbreiten. Sie unterbleiben nach Injektion von Atropin.

Das *Herzvagus-Zentrum* befindet sich bei den Fischen in der Medulla oblongata. Eine genauere Umgrenzung dieses Zentrums wurde im physiologischen Versuche bisher noch nicht durchgeführt. Auf meine Veranlassung hin hat J. PREYER einige Versuche am *Aal* angestellt.

heteroclitus kleine Mengen einer Adrenalinchloridlösung 1:1000 bis 1:5000 injiziert und deren Einfluß auf die Herzfrequenz geprüft. Bei 4–7 Tage alten Embryonen ergab sich keine Reaktion. Bei Embryonen im Alter von 8–13 Tagen trat daraufhin eine Pulsbeschleunigung um 10–20% ein. Wurden die Tiere zuvor eine halbe Stunde in eine Nikotinlösung 1:1000 gebracht, so blieb die Adrenalinwirkung aus. Aus diesem Verhalten wurde auf eine Reizung von Akzeleransfasern geschlossen. Meines Erachtens kann ein solcher Schluß nicht mit Recht gezogen werden.

Dabei hat sich gezeigt, daß das Zentrum sich in der Gegend der markierten Stelle befindet (s. Abb. 68). Von hier gehen die Vagusfasern

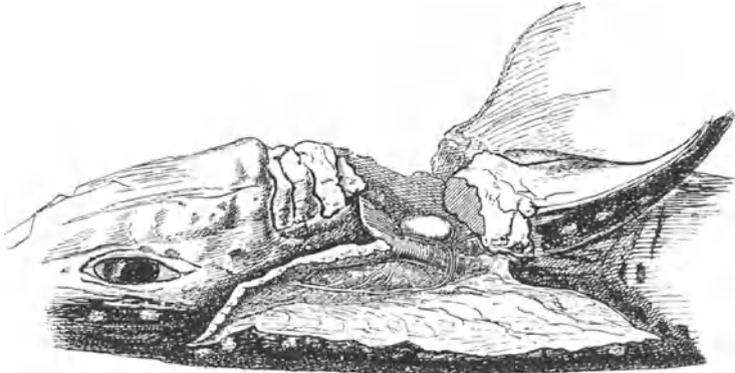


Abb. 69. Übersichtsbild über die Lage des Vagusstammes bei *Scyllium canicula* L. in etwa $\frac{1}{2}$ der natürlichen Größe. Man beachte besonders den Durchtritt des Herzastes durch die Knorpelhüllen, die das Herz umschließen.

ab, vielleicht zum Teil mit dem Akzessorius vermenget, wie KREIDL in Versuchen an *Torpedineen* festgestellt hat.

Im physiologischen Versuche hat man immer den Vagusstamm hinter den Kiemen aufgesucht und gereizt. Über die Methodik der Präparation der Rami cardiaci vagi, zugleich auch über die Isolierung und Freilegung des Herzens an einer Reihe von Fischen finden sich Angaben in einer Arbeit von HEMMETER. Die Rami cardiaci vagi zweigen bei den Fischen, wie auch schon STANNIUS festgestellt hatte, von den Pharynx- und Oesophagusästen des Vagus ab und verlaufen längs der Ductus Cuvieri zum Herzen. Die Rami cardiaci vagi

treten als dünne Ästchen zuerst an die hintere Kardinalvene heran, dringen dann in die Wand der Ductus Cuvieri ein und verlaufen weiter in deren Innerem bis zum Sinus.

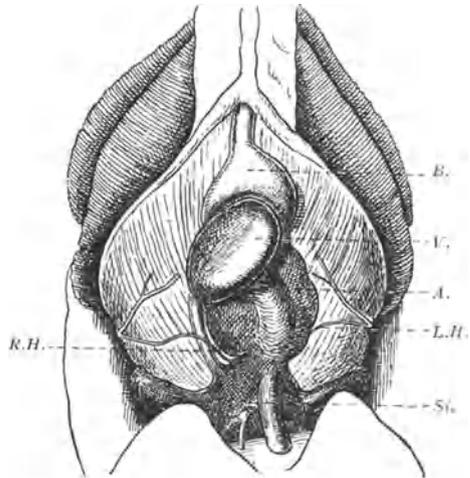


Abb. 70. Halbschematische Darstellung der Lage des Herzens und seiner Umgebung bei einer *Schlie*. Ansicht von der Ventralseite nach Entfernung des Perikards. Vergrößerung etwa $1\frac{1}{2}$ fach. Der Vorhof ist ziemlich blutleer und zusammengefallen. Durch seine Wand kann man den an seiner Dorsalseite befindlichen Ohrkanal hindurchschimmern sehen. Es bedeuten: Si. den Sinus, A. den Vorhof, V. die Kammer, B. den Bulbus arteriosus, L.H. und R.H. den linken bzw. rechten Herzast des Vagus. (Nach BLASCHKO.)

Vor der Sinus-Vorhofsgrenze [vgl. hier KAZEM-BECK und DOGIEL (1)] teilen sich diese Herz-Vagusfasern in zwei Äste, aus denen weitere 4—7 Zweige hervorgehen, welche zum Teil mit Ganglienzellen versehene Geflechte bilden und, wenigstens beim *Hecht*, bis zur Kammer nachweisbar sind. Über den Verlauf des Vagusstammes bzw. des Herzvagus bei *Scyllium canicula* L. und bei *Tinca vulgaris* CUV. geben die Abb. 69 und 70 Aufschluß. Es empfiehlt sich, die Herz-Vagusäste selbst zu reizen, wenn man Zuckungen anderer Organe verhüten will, die die Registrierung der Herztätigkeit stören.

Besonders auffällig ist der starke *Vagustonus*, unter dem das Fischherz normalerweise steht. So erwähnen McWILLIAM und GITTER (1) für den *Aal*, CADIAT für *Scyllium canicula* L., C. E. E. HOFFMANN für den *Karpfen*, THESEN und KOLFF für eine Anzahl

Tabelle 20.
Herzfrequenz *f* der Fische vor und nach
Ausbohren des Halsmarkes.
V. bedeutet den Versuch, ar. arrhythmisch.

Fischart	V.	<i>f</i>	
		vor Ausbohren des Halsmarkes	nach
<i>Anguilla vulgaris</i> L.	3	10 ar.	54
	5	12 ar.	56
	7	16 ar.	48
<i>Tinca vulgaris</i> CUV.	2	21 ar.	34
	3	15 ar.	31
	4	34 ar.	54

anderer *Knochenfische*, daß die Zahl der Herzschläge pro Minute nach Durchschneidung des Vagus ansteigt. Ist der eine Vagus durchschnitten, so verursacht die Ausschaltung des zweiten Vagus nicht immer eine weitere Beschleunigung der Herztätigkeit mehr. Für die tonische Innervation des Vagus spricht auch die Erhöhung der Schlag-

frequenz nach lokaler Atropinisierung des Herzens, die KAZEM-BECK und DOGIEL (1) beobachtet haben. Der Vollständigkeit halber sei erwähnt, daß ich ebensowenig wie IzQUIERDO (1) eine Beschleunigung der Herztätigkeit nach Atropinisierung des Herzens von *Scyllium canicula* L. feststellen konnte. Die Verkürzung der Intervalle zwischen zwei Herzschlägen, die IzQUIERDO nach diesem Eingriff beobachtet hat — sie betragen zumeist bloß 2% des gesamten Intervalles zwischen zwei Ursprungsantrieben — ist so geringfügig, daß sie mit Rücksicht auf die arrhythmische Tätigkeit, die bei jedem Fischherz gegeben ist, kaum in die Waagschale fallen kann.

Der starke Vagustonus, unter dem das Fischherz steht, wurde in neuerer Zeit durch v. SKRAMLIK (17) einer Prüfung unterzogen. Es handelte sich um die genaue Beobachtung der Herztätigkeit bei den Fischen vor und nach *Zerstörung des Halsmarkes*. Vor Zerstörung des Halsmarkes arbeitet das Fischherz (untersucht wurden *Anguilla vulgaris* L. und *Tinca vulgaris* CUV.) in sehr langsamer Frequenz und arrhythmisch (s. Tabelle 20). Das *Aalherz* schlägt in der Minute etwa 10—12mal, das *Schleienherz* durchschnittlich 20mal.

Dieser Vagustonus ist offenbar vorzüglich *reflektorisch* bedingt. Auffällig ist nämlich der Unterschied in der Herzfrequenz des *Aales* unter solchen Bedingungen gegenüber der im unversehrten Tierkörper, die von GITTER (1) zu durchschnittlich 21 pro Minute festgestellt wurde. Die reflektorische Beeinflussung des Vaguszentrums ist ohne weiteres zu verstehen, da das Herz noch im restlichen Tierkörper arbeitet und dieser zur Registrierung der Herz-tätigkeit mit dem Rücken nach unten auf einer Korkplatte gelagert sein muß. Man darf nicht vergessen, daß es sich da um ein Reflexpräparat handelt, das an und für sich eine abnorme Lagerung schlecht verträgt. Hierzu kommen die unvermeidlichen Reizungen der Haut des Rückens, zum Teil auch der Brustflossen, welche zum Festmachen des Präparates von Nadeln durchbohrt sind.

Das alles führt, wie später noch auseinandergesetzt wird, sehr leicht zu einer reflektorischen Beeinflussung des Vaguszentrums des Herzens. Diese äußert sich vor allem in der Verlangsamung der Herz-tätigkeit, aber auch darin, daß die Kraft, mit der sich der Vorhof zusammenzieht, außerordentlich wechselt. Bald zieht er sich stark, dann wieder schwach zusammen. Oft sind (s. Abb. 71) die Ausschläge so klein, daß man auf eine richtige Zusammenziehung des Vorhofs nur aus der nachfolgenden Kammertätigkeit zu schließen vermag. Diese Erscheinungen sind beim Herzen des *Aales* besonders ausgeprägt. Sie sind aber in durchaus gleicher Weise auch beim Herzen von *Tinca vulgaris* Cuv. zu verzeichnen. Durch gelegentliche Bewegungen des Tieres kommt es natürlich zu einer verstärkten Reizung der Haut, die ihrerseits wieder neue Hemmungs-

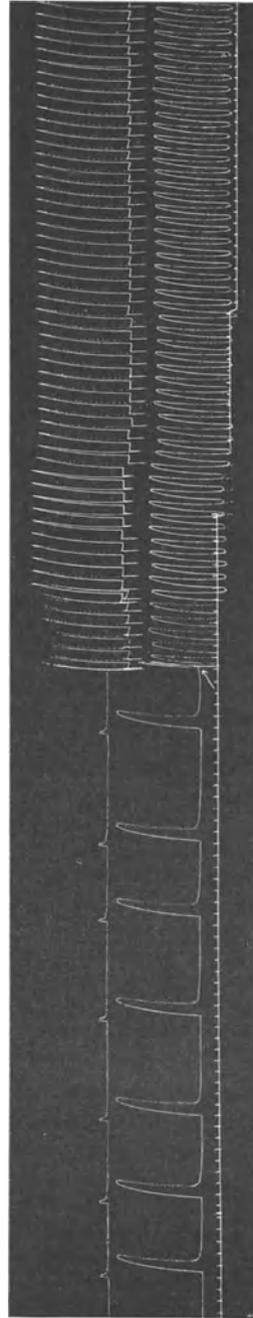


Abb. 71. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. vor und nach Ausbohren des Halsmarkes (beim Pfeil). Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Man beachte, daß das Herz vor Ausbohren des Halsmarkes sehr langsam und arrhythmisch arbeitet. Am Vorhof macht sich eine starke negativ inotrope Wirkung bemerkbar. Nach Ausbohren des Halsmarkes arbeitet das Herz außerordentlich rasch und rhythmisch. Der Vorhof zieht sich sehr kräftig zusammen.

erscheinungen am Herzen hervorruft. Es bleibt dann oft durch längere Zeit völlig stillstehen.

Anders gestalten sich die Verhältnisse, sowie man das Halsmark *ausbohrt*. Während dieses Eingriffes und in den nächstfolgenden Augenblicken erfahren die Hemmungserscheinungen eine wesentliche Verstärkung. Zumeist stellt das Herz fürs erste seine Tätigkeit

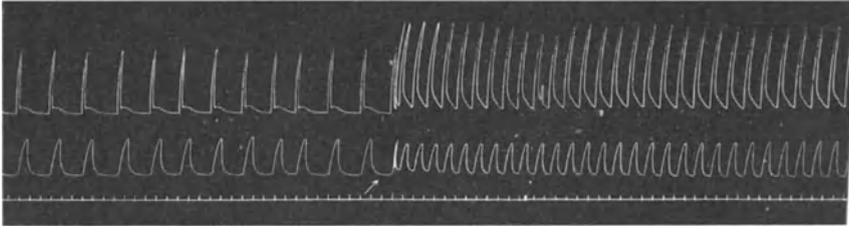


Abb. 72. Tätigkeit des Herzens von *Tinca vulgaris* Cuv. vor und nach Ausbohren des Halsmarkes (beim Pfeil). Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{3}$ Sek. Man beachte, daß das Herz nach Ausbohren des Halsmarkes sehr viel rascher und streng rhythmisch arbeitet, was zuvor nicht der Fall war. Auch zieht sich der Vorhof viel kräftiger zusammen.

völlig ein. Gelegentlich, aber durchaus nicht immer, macht sich auch noch einige Zeit nach dem Ausbohren eine Hemmung der Herz-tätigkeit im Sinne einer Abschwächung der Vorhofsschläge bemerkbar. Sowie diese Erscheinungen nachgelassen haben, beginnt das Herz *kräftig* und *in hoher Frequenz* zu arbeiten. Auch schlägt es jetzt einigermaßen rhythmisch und mit gleichbleibender Kraft, die in den

Tabelle 21. Frequenz f des ausgeschnittenen Herzens bei Zimmertemperatur.

Tierklasse	f
Fische: <i>Anguilla vulgaris</i> L. ¹	56
<i>Tinca vulgaris</i> Cuv. . .	54
Amphibien: <i>Rana esculenta</i> L. . .	38—39
Reptilien: <i>Clemmys caspica</i> Gm..	7—10

meisten Fällen viel größer ist als vor Zerstörung des Halsmarkes (s. Abb. 72).

Stellt man den gleichen Versuch beim Herzen von *Amphibien* oder *Reptilien* an, so ergibt sich dadurch keine Veränderung der

Herztätigkeit. Sie bleibt gleich, ob das Halsmark noch unverseht oder aber ob es zerstört ist. Das *Fischherz* steht also unter einem ganz ausgeprägten und starken Vagustonus, der auf die reflektorische Beeinflussung des Zentrums in der Medulla oblongata zurückzuführen ist. Hört die Hemmungswirkung auf, so fällt die Zügelung des Herzens fort. Es arbeitet dann in einer bemerkenswert hohen Frequenz. Aus

¹ Vgl. hier auch die Angaben von BIELIG (1). In Tabelle 1 dieser Ab-handlung sind die Durchschnittsfrequenzen der ausgeschnittenen Herzen von 26 Fischarten angegeben. Wenn manche Fischerherzen nicht in einer so auffällig hohen Frequenz (über 60 Schläge pro Minute) arbeiteten, so ist dies zum Teil darauf zurückzuführen, daß sie *sehr empfindlich* sind und durch den Mangel an Ernährung leicht in hohem Maße geschädigt werden.

Tabelle 21 geht hervor, daß das *Fischherz* bei Zimmertemperatur wesentlich rascher arbeitet als das Herz der anderen *Kaltblüter*. Es schlägt beinahe so schnell wie das *Menschenherz*, das auf eine Temperatur von 37,5—38° C eingestellt ist.

Durch die Feststellung des starken Vagustonus wird die Tatsache in ein neues Licht gerückt, daß es bisher nie gelungen ist, beim *Fischherzen* eine *Sympathicuswirkung* festzustellen. Das Fischherz bedarf ja überhaupt keiner beschleunigenden Fasern. Arbeitet es ja doch in einer auffällig hohen Frequenz, wenn es sich selbst überlassen, also jeglichem nervösen Einfluß entzogen ist.

Wir stehen hier einer Tatsache gegenüber, die in der gesamten Tierreihe kein Analogon hat. Soweit man bisher zu übersehen vermag, können die Herzen aller anderen Wirbeltierklassen — vielleicht mit Ausnahme der niedersten *Chordaten* — durch Nervenwirkung zu *rascherem und langsamerem Schlagen* gebracht werden, je nach dem Bedarf für die Größe des Blutumlaufes, der im Körper vorliegt. Diese Herzen arbeiten also unter normalen Bedingungen in einer Frequenz, die als eine *mittlere* anzusprechen ist und durch das Verhältnis des Vagus- zum Sympathicustonus bestimmt wird. Überwiegt der erstere, so arbeitet das Herz langsamer, überwiegt der letztere, so arbeitet es schneller.

Die lebendige Substanz des Herzens der meisten Tiere schlägt, allen nervösen Einflüssen entzogen, in einer *mittleren Frequenz*, deren Größe durch die Temperatur und die Ernährungsbedingungen bestimmt ist. Seine Tätigkeit kann durch Nervenwirkung sowohl gesteigert als auch herabgesetzt werden. Die lebendige Substanz des *Fischherzens* arbeitet, allen nervösen Einflüssen entzogen, in einer gegenüber den *anderen Kaltblütern* sehr hohen Frequenz. Diese ist bei Zimmertemperatur so groß, daß die anderen Kaltblüterherzen schon stark unter dem Einfluß des Sympathicus stehen müssen, damit sie sie erreichen.

Das *Fischherz* muß also, entsprechend der eigenartigen, von den anderen Kaltblütern abweichenden Beschaffenheit seiner lebendigen Substanz, die von sich aus ein sehr schnelles Schlagen ermöglicht, zum normalen Arbeiten durch den *Vagus* gezügelt werden, wenn es bei sonst gleichbleibenden Bedingungen (gleiche Temperatur und gleicher Ernährungszustand) in demselben Tempo arbeiten soll, wie z. B. das *Froschherz*. Darum besteht die nervöse Regulation beim *Fischherzen* einfach in der Durchführung einer *Hemmung*. Soll es langsamer arbeiten, so wird der Vagustonus erhöht, soll es rascher arbeiten, so muß der Vagustonus nachlassen. Wir stehen hierin einem *wunderbar einfachen, einzig dastehenden Mechanismus der nervösen Regulation* eines Herzens gegenüber. Das *Fischherz* wird nur durch *zwei* Zügel bedient, während bei allen anderen Herzen neben *zwei* Zügeln noch zwei Sporne (die beiden Sympathici rechts bzw.

links) gegeben sind, wie man in Anlehnung an einen treffenden Vergleich von LUDWIG sagen kann.

Die für das *Fischherz* und die Herzen der übrigen höheren *Chordaten* gegebenen Verhältnisse der Innervation sind in Form zweier Schemata in den Abb. 73 und 74 wiedergegeben. Man kann aus ihnen erkennen, wie das Fischherz von selbst sehr rasch arbeitet und im Tierkörper und Experiment durch den Vagustonus im geringeren und größeren Umfange *gedrosselt* wird. Das Herz der übrigen *Chordaten*, von den *Fischen* an aufwärts, arbeitet für sich in einer mittleren Frequenz, die im Tierkörper und Experiment durch das Verhältnis der Größe des Vagus- und Sympathicustonus verändert werden kann.

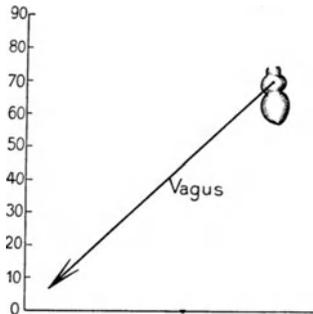


Abb. 73. Schema der nervösen Versorgung des Fischherzens im Tierkörper. Bedienung nur durch Vagusfasern, also bloß durch einen Zügel im Sinne einer Hemmung. In der Ordinate sind die Herzfrequenzen eingetragen. Das Herz arbeitet ausgeschnitten in einer sehr hohen Frequenz.

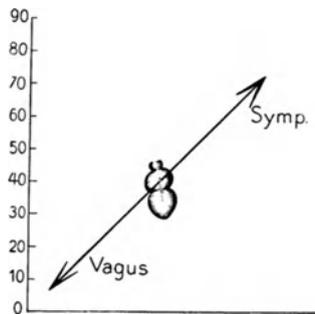


Abb. 74. Schema der nervösen Versorgung der Herzen aller Chordaten von den Fischen aufwärts. In der Ordinate sind die Herzfrequenzen eingetragen. Bedienung durch Vagus- und Sympathicusfasern, also durch zwei einander entgegenwirkende Zügel. Das Herz arbeitet ausgeschnitten in einer mittleren Frequenz.

Das Fischherz ist also bloß durch eine Gattung von Nervenfasern, den *parasympathischen*, versorgt und weist eine hohe Schlagfrequenz auf, wenn der einseitig hemmende Einfluß aufhört. Aus dieser Tatsache erklären sich zwanglos eine Reihe von Eigentümlichkeiten, die die Herzen der Fische im unversehrten Tierkörper oder im überlebenden Zustande gegenüber den gleichen oder gleichartig gehaltenen Organen anderer Tierklassen aufweisen.

So ist vor allem zu verstehen, warum die Angaben der Autoren über die Herzfrequenz bei den Fischen selbst bei einer und derselben Art so außerordentlich schwanken. In erster Linie wird es etwas ausmachen, ob die Bestimmung beim *lebenden Tiere* gemacht wird oder bei einem Reflexpräparat oder beim Herzen, das aus dem Tierkörper *herausgeschnitten* ist. In den ersten beiden Fällen ist stets eine langsamere Herztätigkeit zu erwarten als im dritten. Denn im unversehrten Tierkörper oder beim Reflexpräparat wird das Herz durch den *Vagus* zumeist *stark gezügelt* sein, während diese Drosselung nach Zerstörung der *Medulla oblongata* oder nach Herausschneiden

des Herzens aus dem Tierkörper entfällt. Es muß aber auch etwas ausmachen, unter welchen Bedingungen der Haltung des Tieres die Bestimmung der Herzfrequenz erfolgt. Wirken dabei starke Reize von der Peripherie auf das Zentralnervensystem ein, z. B. beim Anfassen oder Festhalten des Tieres, so ist zu erwarten, daß der Vagus tonus gesteigert wird, wodurch die Herzfrequenz sinkt. Es ist also nunmehr nicht weiter überraschend, daß die Bestimmung der Herzfrequenz zu so stark schwankenden Ergebnissen geführt hat.

Vom ausgeschnittenen Fischherzen ist ferner aus zahlreichen Versuchen bekannt, daß es sehr viel *empfindlicher* ist, als das gleiche und gleichartig gehaltene Organ bei anderen Tierklassen. Die Ursache dafür ist nunmehr unschwer zu verstehen. Die hohe Schlagfrequenz, in die das Fischherz nach dem Herausschneiden aus dem Tierkörper gerät, stellt sehr große Anforderungen an die Leistungen seiner lebendigen Substanz. Sein führendes Automatiezentrum und die abhängigen Herzanteile werden also leicht viel rascher erschöpft, als bei einem *Frosch-* oder *Schildkrötenherzen*, die in viel langsamerer Frequenz tätig sind. Es ist also nicht weiter befremdlich, daß das *Fischherz* in seiner Tätigkeit so leicht versagt.

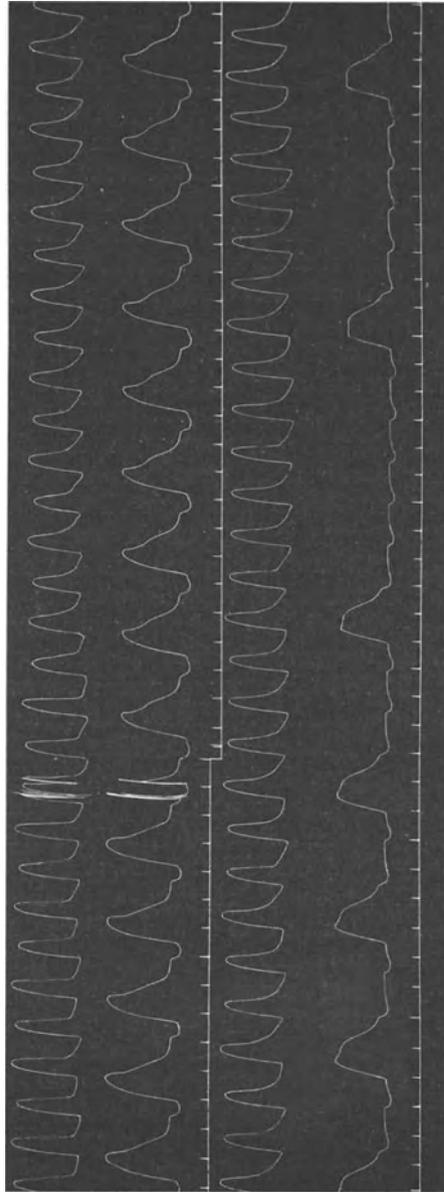


Abb. 75. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{1}$ Sek. Man beachte, daß der ursprünglich gegebene Vollrhythmus der Kammer allmählich, in $\frac{1}{2}$ -, $\frac{1}{4}$ -s. usf. -Rhythmus übergeht.

Das macht sich daran kenntlich, daß die Automatiezentren sehr bald arrhythmisch arbeiten und hernach ihre Tätigkeit bald völlig einstellen. Das macht sich aber auch daran bemerkbar, daß leicht *Dissoziationen* zwischen der Tätigkeit der einzelnen Herzabteilungen vorkommen. So stellt sich nach einiger Zeit vorzugsweise die Kammer auf Bruchteile der Frequenz des führenden Teiles ein. Sie halbiert, drittelt, viertelt usw. (s. Abb. 75), trotzdem sie sehr wohl imstande ist, in einer größeren Frequenz zu arbeiten. Davon kann man sich leicht überzeugen, indem man sie künstlich reizt. Die rationale Dissoziation ist also nicht auf ein Versagen der Kammer, sondern auf das der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer, des *Atrioventrikulartrichters*, zurückzuführen. Eine solche Dissoziation kommt nicht selten bei den Herzen vom Typus A und B zwischen Sinus und Vorhof, bei den Herzen vom Typus B zwischen Kammer und Conus arteriosus vor. Gelegentlich beobachtete ich eine solche Koordinationsstörung bei den Herzen vom Typus C sogar zwischen Ohrkanal und eigentlichem Vorhofsgewebe.

Diese eigenartigen Störungen, die sich bei anderen Herzen im allgemeinen nur nach ganz besonderen Eingriffen oder beim Absterben einstellen, treten beim Fischherzen deshalb so leicht auf, weil die Leitung der Erregung in der normalen Richtung, also von der führenden Stelle zur Kammer, in eigenartiger Weise behindert ist.

Arbeitet das Herz nach Zerstörung der Medulla oblongata sehr rasch, so sind die Überleitungsgebilde auf die Dauer den Anforderungen nicht mehr gewachsen, die nunmehr gegenüber der Norm erhöht sind. Sie versagen genau so, wie die Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer bei anderen Herzen, z. B. beim *Frosch*, wenn diese entweder durch *Erwärmung* (GASKELL) oder *sympathische Erregung* [vgl. v. SKRAMLIK (2)] oder *künstliche Reizung* [vgl. ECKSTEIN, sowie v. SKRAMLIK (II)] auf eine hohe Frequenz gebracht werden. An der Dissoziation zwischen der Tätigkeit zweier Herzabteilungen bei den *Fischen* trägt also vielfach die *hohe Frequenz* Schuld, in der das Herz schlägt, wenn die Zügelung durch den Vagus fortfällt. Es lassen sich also eine Reihe von Eigentümlichkeiten, die das Fischherz nach dem Herausschneiden aus dem Tierkörper oder nach Zerstörung des Halsmarkes aufweist, durch die *Aufhebung seiner nervösen Drosselung* erklären.

In völligem Einklang mit dem starken Vagustonus, unter dem sich das Fischherz normalerweise befindet, steht die Tatsache, daß der Vagus außerordentlich leicht anspricht. Es ergeben sich hier ganz prinzipielle Unterschiede gegenüber dem Vagus anderer Tiere. Man kann unter Verwendung des üblichen DU BOIS-REYMONDSchen Induktoriums, das mit einem Akkumulator von 2,1 Volt Spannung im primären Stromkreis betrieben wird, sehr leicht einen Vagus-effekt beim Fischherzen bei 25 cm Rollenabstand bekommen. Unter

sonst gleichbleibenden Bedingungen benötigt man einen Rollenabstand von 12 cm, also einen sehr viel stärkeren Reiz, um eine eben merkliche Vaguswirkung beim *Froschherzen* hervorzurufen. Diese Feststellungen hat man bei sämtlichen bisher untersuchten Fischarten gemacht. Es ist daher die Aussage durchaus berechtigt, daß der Vagus bei den *Fischen* sehr viel leichter anspricht als bei *anderen Kaltblütern*.

Die leichte Ansprechbarkeit des Fischvagus geht auch aus neueren Untersuchungen von BARRY, CHAUCHARD und CHAUCHARD hervor, welche die Chronaxie des Vagus bei *Scylliorhinus canicula* L. GILL. bei Zimmertemperatur zu 0,2, in einigen Fällen auch zu 0,3—0,35 σ fanden. Wird der Nerv erwärmt, so sinkt der Chronaxiewert, wird der Nerv abgekühlt, so steigt der Chronaxiewert an. Diese Veränderungen folgen der VAN'T HOFFSchen Regel. Des Vergleiches wegen führe ich an, daß beim Vagus der *Schildkröten* von FRÉDÉRICQ (2, 3, 4) Chronaxiewerte von 5—7 σ gefunden wurden.

Es gibt auch eine *Latenz der Vaguswirkung* beim Fischherzen; doch ist diese sehr gering. Sie beträgt nach Messungen am Herzen von *Scyllium canicula* L. durchschnittlich etwa 0,35 Sek. Daraufhin ist bereits der erste Erfolg am Herzen zu verzeichnen.

Die Vaguswirkung ist natürlich bei den verschiedenen Typen von Fischherzen *verschieden*. Das ist nicht weiter befremdlich und überraschend. Denn wir haben bei der Vaguswirkung auf das Herz zu unterscheiden: eine Einflußnahme auf die führenden und die abhängigen Herzabteilungen. Die Beeinflussung der führenden Herzabteilungen hängt natürlich von der Zahl und Anordnung der Automatiezentren ab. Daraus erklärt sich ohne weiteres, daß wir nicht die gleichen Vaguswirkungen bei den Fischherztypen A, B und C erwarten können. Würde sich z. B. bei den Fischherzen vom Typus A die Vaguswirkung bloß auf den Sinus erstrecken, so wäre auf diese Weise ein Stillstand des Herzens nicht herbeigeführt, weil ja für das Zentrum im Sinus und den Ductus Cuvieri dann sofort das im Ohrkanal einspringen könnte. Es empfiehlt sich, die Wirkung des Vagus auf das Fischherz gesondert zu besprechen, je nachdem es sich um den Typus A, B und C handelt.

a) McWILLIAM hat als erster Beobachtungen über die Wirkungsweise des Vagus beim *Aalherzen* gemacht. Er hat dabei feststellen können, daß der Sinus dieser Herzen durch den Vagus stillgelegt wird, daß aber auch der Vorhof von der Wirkung betroffen wird. Die Stärke seiner Zusammenziehungen nimmt ab und seine Muskulatur wird für künstliche Reize unempfindlich. Nach Beendigung einer wirksamen Vagusreizung nimmt die Ursprungserregung für die Tätigkeit des ganzen Herzens von einer anderen Stelle des Sinus und seiner venösen Anhänge ihren Ausgang als in der Norm. Nach McWILLIAMs Angaben übernehmen die mittleren Anteile des Sinus die Führung,

während zuvor die Einmündungsstelle der Ductus Cuvieri in Frage kam. Erst nach einigen Schlägen kommt der normale, durch die Tätigkeit der Ductus Cuvieri bestimmte Rhythmus zum Vorschein.

McWILLIAM hat die Tätigkeit des Herzens nur in zwei Fällen, und zwar ausschließlich am Vorhof, registriert. Deswegen schien es empfehlenswert, hier neue Untersuchungen unter graphischer Registrierung der einzelnen Herzabteilungen vorzunehmen. Das hat auf meine Anregung hin J. PREYER (1) getan. Man kann die Erfolge des Vagus gliedern, je nachdem dieser Nerv von einem schwachen, mittelstarken oder starken Reiz getroffen wird. Für den Erfolg ist es,

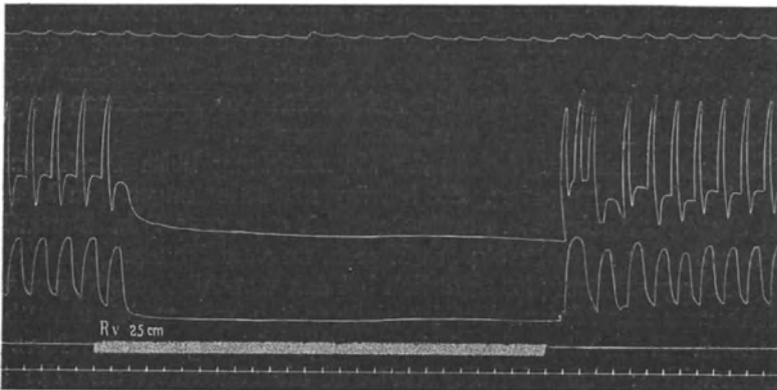


Abb. 76. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. Reizung des rechten Vagus. Rollenabstand 25,0 cm. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Reizmoment des Vagus, Zeit in $\frac{1}{10}$ Sek. Man beachte, daß im Gefolge der Vaguserregung Vorhof und Kammer ihre Tätigkeit einstellen, während der Sinus in der ursprünglichen Frequenz weiterarbeitet. Bei Wiederaufnahme der Tätigkeit macht sich eine Unregelmäßigkeit am Vorhof bemerkbar, die offenbar auf das Eingreifen des Zentrums im Ohrkanal zurückzuführen ist. (Nach J. PREYER.)

wenigstens nach den Untersuchungen von J. PREYER, gleichgültig, ob der rechte oder linke Vagus des Aalherzens gereizt wird.

Die erste Wirkung des Vagus auf das Herz, und zwar bei *Schwellerregung* des rechten bzw. linken Vagus, besteht in einer Stilllegung des Herzens mit Ausnahme des Sinus. Dieser arbeitet (s. Abb. 76) mit unverminderter Frequenz und unveränderter Kontraktionsstärke weiter. Der Stillstand des Herzens in Diastole wird dadurch herbeigeführt, daß die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof *verlängert* wird. Das geht aus einer einfachen Tatsache hervor. Man kann nämlich nicht selten den Vagusreiz so abstimmen, daß nur jeder zweite bzw. dritte bzw. vierte usw. Antrieb vom Sinus auf das übrige Herz übertragen wird.

Bei weiterer Verstärkung des Reizes bleiben die abhängigen Herzabteilungen, Vorhof und Kammer, stillstehen, weil die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde *unendlich lang* geworden ist. Die

abhängigen Herzabteilungen, Vorhof und Kammer, sind dabei, vorausgesetzt, daß der zur Vaguserregung verwendete Reiz nicht zu stark war, noch in normaler Weise reizbar. Erregt man mit einem Schwellenreiz den Vorhof, so zieht sich dieser zusammen, und es folgt ihm die Kammer in einem entsprechenden Intervalle nach. Erregt man mit einem Schwellenreiz die Kammer, so zieht sich diese zusammen, und es wird von ihr aus rückläufig der Vorhof in Tätigkeit gebracht (s. Abb. 77).

Die Überleitungszeiten $A_s - V_s$ sind während eines solchen Vagusstillstandes des Herzens, wie aus den Zahlenwerten der Tabelle 22 hervorgeht, gegenüber der Norm etwas verlängert. Es macht sich eine *negativ dromotrope Wirkung* bemerkbar. Die *rückläufigen* Überleitungszeiten $V_s - A_s$ sind *kürzer* als die rechtläufigen. Es ist aber auch dabei eine gewisse *negativ dromotrope Wirkung* festzustellen, soweit man hier Vergleichszahlen von anderen Präparaten der gleichen Fischart heranziehen kann.



Abb. 77. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. Reizung des rechten Vagus. Rollenabstand 25,0 cm. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Reizmoment des Vagus, Zeit in $\frac{1}{1}$ Sek. Man beachte, daß unmittelbar nach Beginn der Vagusreizung die abhängigen Herzabteilungen, Vorhof und Kammer, ihre Tätigkeit einstellen, während der Sinus im ursprünglichen Rhythmus weiterarbeitet. Die Erregung kann zwischen den beiden abhängigen Herzabteilungen, Vorhof und Kammer, in der normalen und rückläufigen Richtung geleitet werden: eine künstlich gesetzte Erregung des Vorhofs wird auf die Kammer, eine der Kammer rückläufig auf den Vorhof übertragen. Nach abgeklungener Vagusreizung arbeiten Sinus und Vorhof in der ursprünglichen Frequenz weiter; die Kammer halbiert gegenüber dem Vorhof. (Nach J. PREYER.)

Tabelle 22. Überleitungszeiten $A_s - V_s$ vor (I), während (II) und nach (III) einer Vaguserregung beim Aalherzen in Sekunden. Während der Vaguserregung arbeitete der Vorhof natürlich nur auf einen künstlichen Reiz. V. bedeutet den Versuch.

V.	I		II			III	
3 c	0,71	0,71	0,96	1,10	0,92	0,74	0,74
	0,68	0,71	0,96	1,10	0,99	0,68	0,74

Eindringlich geht die Hemmung an den Überleitungsgebilden durch eine Vaguserregung in recht- und rückläufiger Richtung aus neueren Untersuchungen meiner Schule hervor. Die Überleitungsgebilde vermögen nämlich unter diesen Bedingungen lang nicht so viel Impulse zwischen den einzelnen Herzabteilungen, weder in der einen, noch in der anderen Richtung zu übertragen, wie unter normalen Verhältnissen.

Die Stärke, mit der sich der Vorhof zusammenzieht, ist gegenüber der Norm zumeist leicht herabgesetzt. Nur gelegentlich ist sie genau so wie bei der spontanen Tätigkeit des Herzens vor Erregung des Vagus. Am Vorhof tritt also im Zusammenhange mit der Blockierung der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof des Aalherzens auch eine *negativ inotrope Wirkung* in Erscheinung, während eine solche an der Kammer völlig fehlt.

Diese *negativ inotrope Wirkung* am Vorhof ist zu verstehen, wenn man des zweiten Automatiezentrums gedenkt, das im Ohrkanal eingebaut ist. Dieses erwacht, wie vorzugsweise die Versuche von BIELIG (1) gelehrt haben, zumeist sofort zu spontanem Arbeiten, sowie die automatische Tätigkeit des Sinus nachläßt oder gar völlig aufhört. Zum Zwecke einer Stilllegung der abhängigen Herzanteile muß sich also die Vaguswirkung nicht allein auf die Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof, sondern auch auf das zweite Automatiezentrum im Ohrkanal erstrecken.

Eine Verstärkung des Vagusreizes bewirkt eine *Verlangsamung* der Tätigkeit des Sinus. Gelegentlich macht sich, vorzugsweise an ganz frischen Präparaten, auch eine *negativ inotrope Wirkung* am Sinus bemerkbar. Den Sinus völlig stillzustellen, gelingt nur mit Hilfe von ganz starken Vagusreizen. Bei einer solchen Stilllegung des *ganzen* Herzens kann der Sinus durch künstliche elektrische Reize noch zu einer Zusammenziehung gebracht werden. Das lehrt, daß er bloß die *Befähigung zum Aussenden der Ursprungsantriebe* verloren hat, nicht aber die zur Kontraktion. Eine solche, durch einen künstlichen Reiz herbeigeführte Zusammenziehung des Sinus wird auf den Vorhof *nicht* übertragen. Es ist nämlich neben der Stilllegung des Sinus auch eine vollständige Blockierung der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof gegeben. Auch ist es nicht möglich, den Sinus vom Vorhof aus, also rückläufig, zur Tätigkeit zu bringen. Bei starker Vaguswirkung ist der Vorhof durch künstliche Reizung nicht leicht zur Tätigkeit zu bringen. An der Kammer konnte J. PREYER (1) diese Wirkung nicht feststellen.

Bemerkenswert ist die Tatsache, daß nach wiederholter Vagus-erregung die Erscheinungen eine gewisse Veränderung erfahren. Reizt man jetzt den Vagus mit schwachen Reizen, so beobachtet man, daß sich die Wirkung weniger auf die Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof, als vorzugsweise auf den Vorhof und die Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer erstreckt. Das Herz arbeitet dann in der früheren Frequenz weiter; der Vorhof zieht sich aber mit stark verminderter Kraft zusammen. Die Kammer beantwortet nun nicht jeden Vorhofsschlag, sondern jeden zweiten oder vierten mit einer Zusammenziehung und stellt nicht selten ihre Tätigkeit während der Vaguserregung völlig ein. Die Erscheinung ist durch eine Verlängerung der refraktären Phase der Überleitungs-

gebilde zwischen Vorhof und Kammer zu erklären. Es ergibt sich nunmehr eine völlige Analogie zwischen der Beeinflussung der Überleitungsfasern an der Sinus-Vorhofs- und Vorhofs-Kammergrenze durch den Vagus.

Das wechselvolle Bild der Wirkung des Vagus auf das *Aalherz* nach wiederholter Reizung läßt sich nur so verstehen, daß offenbar chemische Substanzen im Sinne von O. LOEWI bei der Wirksamkeit dieses Nerven eine Rolle spielen. Ferner ist für den Erfolg sicher nicht gleichgültig, welches die *Vorgeschichte* des Herzens ist, d. h. wie oft und welche Eingriffe am Herzen durch diese Stoffe bewirkt wurden. Das geht unzweifelhaft aus den eigenartigen Unterschieden hervor, die man in bezug auf die Vaguswirkung bei frischen und wiederholt gereizten Präparaten findet.

Sowie man mit der künstlichen Vagusreizung aussetzt, beginnt das *Aalherz* wieder zu arbeiten, und zwar meist mit einer gegenüber früher wenig veränderten Frequenz. Eine *negativ chronotrope Nachwirkung* gelangt nur ausnahmsweise zur Beobachtung, und zwar nur dann, wenn durch die Vagusreizung die Tätigkeit des Sinus verlangsamt oder völlig aufgehoben wurde. Dagegen ließ sich sehr häufig eine Nachwirkung in dem Sinne feststellen, daß sich der Vorhof nach Aussetzen des Vagusreizes mit allmählich zunehmender Kraft zusammenzieht. Spätestens nach 8 Schlägen ist aber seine Kontraktionsstärke die gleiche wie vor der Vagusreizung.

Im Gefolge einer Vagusreizung beobachtet man nicht selten eigenartige Störungen der Herztätigkeit, wie sie in erster Linie v. SKRAMLIK (18) am *Schildkrötenherzen* feststellte. Freilich halten diese am *Aalherzen* [vgl. J. PREYER (1)] im allgemeinen nur kurze Zeit an. Es handelt sich um Arrhythmien des Sinus, wobei manchmal ein spontaner Schlag des Vorhofs durchbricht, der offenbar durch das Eingreifen des Automatiezentrums im Ohrkanal bedingt ist. Weiter machen sich Dauerstörungen an den Überleitungsgebilden

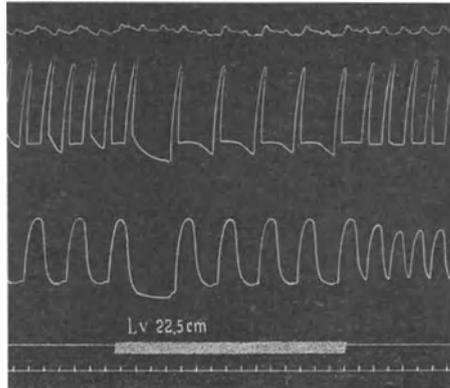


Abb. 78. Tätigkeit des Herzens von *Anguilla vulgaris* L. Reizung des *linken* Vagus. Rollenabstand 22,5 cm. Registrierung von oben nach unten: Sinus, Vorhof, Kammer, Reizmoment des Vagus, Zeit in $\frac{1}{1}$ Sek. Man beachte, daß auf die Vagusreizung hin der Sinus in der früheren Frequenz weiterarbeitet, während Vorhof und Kammer nur noch auf jeden zweiten Sinusimpuls reagieren. In der Kurve sind Mitbewegungen der anderen Herzabteilungen, vorzugsweise der Kammer, enthalten. Die Kammer, die vor der Vagusreizung gegenüber dem Vorhof halbiert hat, schlägt nach der Vagusreizung im Vollrhythmus des Vorhofs. (Nach J. PREYER.)

zwischen Vorhof und Kammer bemerkbar, indem die Kammer gegenüber dem Vorhof zu halbieren beginnt (vgl. Abb. 77). Um so auffälliger ist dann die Erscheinung, daß nach einer Erregung des Vagus eine bereits zuvor bestehende Halbierung der Kammer gegenüber dem Vorhof für einige Zeit aufgehoben wird (s. Abb. 78). Es ist kaum anzunehmen, daß dieser Erfolg direkt auf die Vaguserregung zurückzuführen ist. Denn wie sollte derselbe Nerv, der die Überleitungsgebilde unzweifelhaft im ungünstigen Sinne beeinflußt — man denke vor allem an die Verlängerung ihrer refraktären Phase — nun plötzlich eine Steigerung ihrer Leistungsfähigkeit herbeiführen! Vielmehr ist daran zu denken, daß sich die Überleitungsgebilde

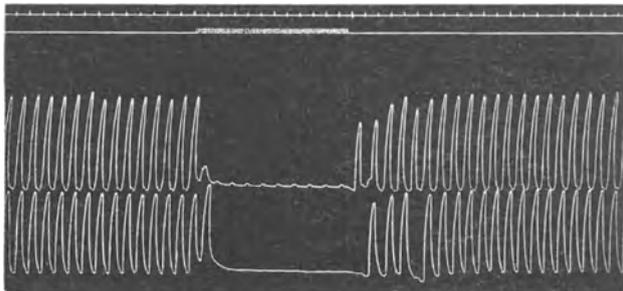


Abb. 79. Tätigkeit des Herzes von *Scyllium canicula* L. Vaguswirkung auf das Herz. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Vagusreizung, Vorhofs- und Kammerzusammenziehung. Man beachte den Eintritt der Vaguswirkung, den Zeitpunkt der Wiederaufnahme der Herztätigkeit, den Stillstand von Vorhof und Kammer und die kleinen Ausschläge des Vorhofshebels während des Vagusstillstandes, die auf die Tätigkeit des Sinus zurückzuführen sind.

zwischen Vorhof und Kammer während der Zeit der durch die Vaguserregung erzwungenen Ruhe zur früheren Arbeitsfähigkeit erholen.

Weitere Überleitungsstörungen machen sich, wie ich öfters beobachtet habe, nach einer Vaguserregung in Form der WENCKEBACHSchen *Periodik* bemerkbar. Endlich kann man nicht selten im Gefolge eines starken Vagusreizes beim Vorhof *Flimmern* hervorrufen, das allerdings nach einiger Zeit wieder vergeht.

An Vorhof und Kammer sind während einer Vaguserregung manchmal *Tonussenkungen* zu beobachten. Doch handelt es sich bei dieser Erscheinung nicht etwa um eine primäre Wirkung des Vagus auf den Tonus, vielmehr um einen Nachlaß derjenigen Tonussteigerung, die zuvor an der Kammer infolge der frequenten Tätigkeit zustande kam und die durch die Stilllegung des Herzens verschwindet. Mit der Bewertung von Tonusänderungen am Fischherzen im Zusammenhange mit einer Vaguserregung muß man stets sehr vorsichtig sein, da diese vielfach auch durch andere Ursachen, vor allem den Zug benachbarter Gewebe, vorgetäuscht werden können, die bei der Vaguserregung mitgereizt werden. Das läßt sich nicht immer vermeiden.

b) In hohem Grade bemerkenswert ist der Erfolg einer Vaguswirkung bei den *Knorpelfischen*, und zwar sowohl bei den *Haien* [vgl. v. SKRAMLIK (10)] als auch bei den *Rochen* [vgl. KOEHNLEIN (2)].

Nach Ablauf der Latenz stellen Vorhof und Kammer ihre Tätigkeit ein, der Sinus arbeitet aber in der Regel weiter, und zwar regelmäßig, durchaus im früheren Rhythmus (s. Abb. 79).

Als eine besondere Eigentümlichkeit der Vaguswirkung beim *Knorpelfischherzen* soll hervorgehoben sein, daß sie von der Stärke des Reizes im großen ganzen unabhängig ist. Diese Gesetzmäßigkeit gilt freilich nur bei Erregung des *linken* Vagus. Wie stark dieser auch gereizt wird, immer tritt der gleiche Erfolg ein. Das gilt aber nicht für den *rechten* Vagus. Bei Verstärkung des Reizes werden die Zusammenziehungen des Sinus merklich schwächer und verschwinden bei einem sehr starken Reiz völlig. Bei stärkerer Reizung des rechten Vagus kann man dann, selbst mit bewaffnetem Auge, nicht die geringste Bewegung am Sinus und den beiden Canales Cuvieri beobachten. In ganz seltenen Fällen ließ sich ein verlangsamtes Schlagen bei Reizung des rechten Vagus feststellen. Der *rechte* Vagus wirkt also bei den *Knorpelfischen* anders als der linke. Das ist deswegen von besonderem Interesse, weil beim *Aalherzen* ein Unterschied in der Wirkung des rechten vom linken Vagus nicht festgestellt werden konnte.

Reizt man den Vagus nicht bloß kurz, sondern durch längere Zeit, so ergeben sich weitere eigenartige Erscheinungen. Es beginnen nämlich Pulse durchzubrechen, und zwar zieht sich gelegentlich der Vorhof zusammen und es folgt ihm im üblichen Intervall die Kammer nach. Diese durchbrechenden Schläge des Vorhofs treten nicht etwa im früheren Normalintervall der Herzschläge auf. Doch beträgt der zeitliche Abstand zweier Zusammenziehungen stets

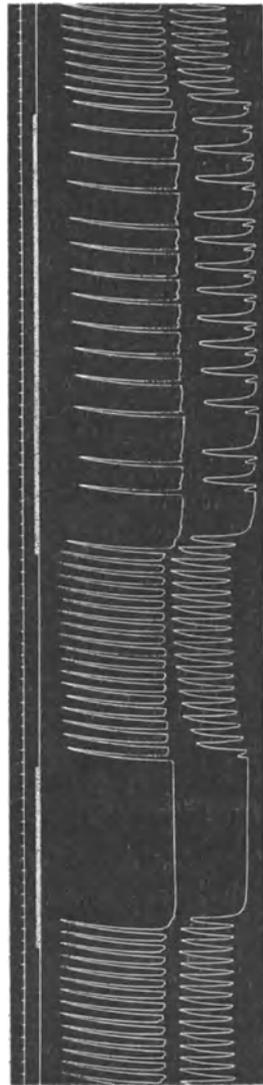


Abb. 80. Tätigkeit des Herzens von *Scyllium canicula* L. Unterschied zwischen der Wirkung des rechten und linken Vagus. Registrierung von oben nach unten: Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Vagusreiz, Vorhofs- und Kammerzusammenziehung. Man beachte, daß beim Vagusreiz *rechts* keine Zusammenziehungen des Sinus zu beobachten sind, während sie bei der *linken* Vagusreizung vortreten. Außerdem brechen bei der Vagusreizung *links* Zusammenziehungen des Vorhofs durch, die auf die Kammer übertragen werden.

ein ganzes Vielfaches der ursprünglichen Herzrevolution. Zumeist ist das Intervall (s. Abb. 80) doppelt oder gar vierfach so groß. Seine Vergrößerung gegenüber der Norm beschränkt sich durchaus nicht etwa allein auf eine Vervielfachung mit geraden Zahlen. Man beobachtet nicht selten eine Verlängerung der Pausen zwischen zwei solchen durchbrechenden Herzschlägen auf das Drei-, Fünf-, ja sogar Siebenfache der Norm.

Besonders interessant ist, daß die Kraft, mit der die Zusammenziehungen des Vorhofs und der Kammer während einer Vagusreizung erfolgen, gegenüber der Norm durchaus nicht geschwächt ist. Das hatten schon BORTAZZI (1) und McQUEEN beobachtet. Man kann also bei den *Knorpelflossern* keine negativ inotrope Wirkung des Vagus auf die abhängigen Herzabteilungen feststellen.

Damit steht in vollem Einklang, daß Vorhof und Kammer trotz der Vaguswirkung in vollem Umfange leistungsfähig sind. Künstlich hervorgerufene Zusammenziehungen von Vorhof und Kammer während eines Vagusreizes weisen die gleiche Höhe auf wie zuvor oder hernach. Es besteht weder eine *negativ bathmo-* noch eine *negativ inotrope Wirkung* des Vagus an den abhängigen Herzabteilungen des *Knorpelfischherzens*. Diese Tatsache verdient ganz besondere Hervorhebung, ebenso wie der Befund, daß während der Vagusreizung eine künstlich gesetzte Erregung des Vorhofs auf die Kammer und eine solche der Kammer auf den Vorhof übertragen wird. Man kann diese beiden Herzabteilungen während des Vagusstillstandes sogar auf eine größere Frequenz setzen, als sie zuvor durch die Sinusantriebe gegeben war (s. Abb. 81 und 82). Alle Erregungen des Vorhofs werden auf die Kammer, alle Erregungen der Kammer auf den Vorhof übertragen. KOEHNLEIN (2) hat ergänzend gefunden, daß beim *Rochenherzen*, das durch eine Vaguserregung stillgestellt wurde, künstlich gesetzte Erregungen des Conus arteriosus sich rückläufig über die Kammer nach dem Vorhof ausbreiten. Das dürfte auch bei den *Scyllium-Herzen* der Fall sein.

Der Stillstand des *Knorpelfischherzens* in Diastole bei Erregung des Vagus beruht also auf der Schaffung eines *Blockes* zwischen *Sinus* und *Vorhof*. Bei diesen Herzen wirkt der Vagus so wie eine I. STANNIUSsche Ligatur. In ihrem Gefolge bleiben Vorhof und Kammer stillstehen, während der Sinus in unverändertem Rhythmus weiterarbeitet. Der durch die *Ligatur* herbeigeführte Block ist aber nicht mehr rückgängig zu machen, da durch das Zuziehen des Fadens das Gewebe zerstört wird; der durch den *Vagus* gesetzte sinoaurikuläre Block dagegen löst sich mit Beendigung der Reizung.

Eine *Nachwirkung* der Vaguserregung wurde *niemals* beobachtet. Unmittelbar nach Aufhören der Vagusreizung nimmt das Herz seine Tätigkeit in vollem Umfange wieder auf. Nur gelegentlich macht sich am Vorhof, vorzugsweise aber an der Kammer, ein Anstieg der

Ausschläge in der Art einer Treppe bemerkbar. Dieser beruht offenbar darauf, daß der Herzmuskel durch die Untätigkeit in seiner Leistungsfähigkeit beeinträchtigt wurde.

Es handelt sich also bei den *Knorpelfischherzen* um einen überraschend einfachen Mechanismus, mit dessen Hilfe der Vagus das

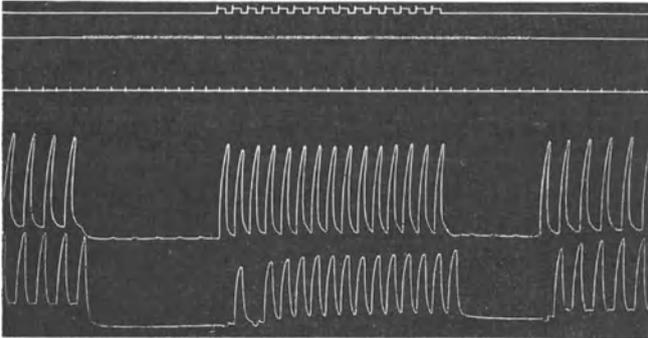


Abb. 81. Tätigkeit des Herzens von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: Künstlicher Reiz des Vorhofs, Vagusreiz, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Vorhofs- und Kammerausschläge. Man beachte, daß der Sinus trotz Vagusreizung weiterarbeitet. Der Vorhof ist künstlich erregbar. Die Vorhofskontraktionen werden zum größten Teil auf die Kammer übertragen. Nach Aufhören der Reizung bleibt das Herz wieder stillstehen. Hervorgehoben sei, daß keine negativ inotrope Wirkung bei der Zusammenziehung der beiden abhängigen Herzabteilungen zu verzeichnen ist.

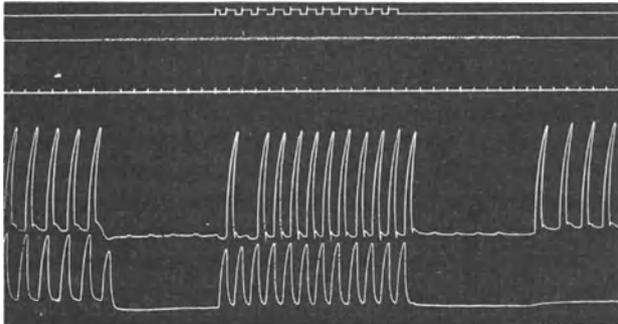


Abb. 82. Tätigkeit des Herzens von *Scyllium canicula* L. Registrierung von oben nach unten: Künstlicher Reiz der Kammer, Vagusreiz, Zeit in $\frac{1}{4}$ Sek., Vorhofs- und Kammerausschläge. Man beachte, daß der Sinus während der Vagusreizung weiterarbeitet. Auf einen künstlichen Reiz hin zieht sich die Kammer zusammen, und es folgt ihr der Vorhof zumeist nach. Sowie die künstliche Reizung aufhört, bleiben die beiden Abteilungen wieder stillstehen, während der Sinus weiter tätig ist. Hervorgehoben sei, daß keine negativ inotrope Wirkung bei der Zusammenziehung der beiden abhängigen Herzabteilungen zu verzeichnen ist.

Herz stillstellt. Bei diesen Tieren beschränkt sich die Vaguswirkung auf eine *Verlängerung* der refraktären Phase der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof, die sogar unendlich werden kann. Wird die refraktäre Phase gegenüber der Norm. bloß verlängert, so reagiert der Vorhof auf jeden zweiten, dritten usw. Antrieb, der vom Sinus einlangt.

IZQUIERDO (1) hat in neuerer Zeit während der Vagushemmung eine Verlängerung der Überleitungszeiten zwischen Sinus und Vorhof beobachtet, die indessen nicht sehr lang anhält. Eine Nachwirkung der Vaguserregung besteht nach seinen Angaben darin, daß im Gefolge einer ganz starken Reizung des Vagus für kurze Zeit die Überleitung der Erregung vom Sinus auf den Vorhof rascher vermittelt wird als in der Norm. Die gleichen Erscheinungen traten auch nach Atropinisierung des Herzens auf, wenn man die Ductus Cuvieri frequent reizt. Das Intervall zwischen Vorhofs- und Kammertätigkeit wird dagegen nach seinen Angaben durch Vaguserregungen nicht verändert.

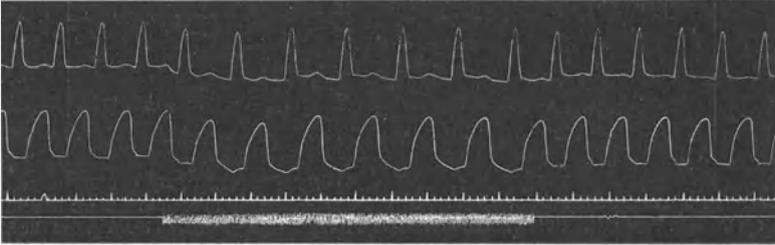


Abb. 83. Tätigkeit des Herzens von *Cottus scorpius* L. Registrierung von oben nach unten: Vorhof, Kammer, Zeit in $\frac{1}{5}$ Sek., Vagusreiz. Man beachte im Gefolge der Vagusreizung die Verlangsamung der Tätigkeit von Vorhof und Kammer ohne Änderung der Kraft. (Nach BIELIG.)

c) Bei den *Herzen vom Typus C* — genau untersucht wurden bisher durch BLASCHKO *Tinca vulgaris* CUV. und durch BIELIG (2) *Cottus scorpius* L. — macht sich der erste Erfolg einer schwachen Vaguserregung darin bemerkbar, daß Vorhof und Kammer *langsamer* zu arbeiten beginnen (s. Abb. 83). Die Stärke der Zusammenziehung der beiden Herzabteilungen bleibt fürs erste unverändert. Nur in ganz seltenen Fällen gelingt es, durch entsprechende Abstufung des Reizes ein Verhalten des Herzens hervorzurufen, das bis zu einem gewissen Grade das Gegenstück des eben beschriebenen darstellt, nämlich daß der Vorhof schwächer arbeitet als in der Norm (*negativ inotrope Wirkung*), ohne daß sich seine Frequenz ändert. Setzt man mit der Reizung aus, so nimmt der Vorhof seine Tätigkeit in gegenüber früher unveränderter Frequenz und unvermindertem Kontraktionsumfange wieder auf, und es folgt ihm die Kammer in üblicher Weise nach.

Verstärkt man den Reiz, so bleibt das Herz nach einer Latenz von etwa 1 Sek. in Diastole stillestehen. Der Vorhof stellt seine Tätigkeit ein und im Zusammenhange damit natürlich auch die Kammer. Während des Stillstandes sind Vorhof und Kammer *künstlich* erregbar. Reizt man den Vorhof, so zieht er sich mit unverminderter Kraft zusammen, und es folgt ihm im entsprechenden Intervall die Kammer nach. Reizt man die Kammer, so zieht sich

nach der Kammer rückläufig auch der Vorhof zusammen. Nach Beendigung der Vagusreizung macht sich gelegentlich am Vorhofe bei Wiederaufnahme der Tätigkeit eine *schwache negativ inotrope Wirkung* bemerkbar, die aber sehr rasch abklingt. BIELIG (2) beobachtete nicht selten *im Gefolge* eines mittelstarken Vagusreizes, daß das Herz dann längere Zeit hindurch langsamer schlug als vor der Vagusreizung, und daß es seine Tätigkeit in der früheren Frequenz erst allmählich wieder aufnahm.

Bei *ganz starken Reizen* ist die Erregbarkeit des Vorhofs im Vagusstillstand sehr stark herabgesetzt, ja sogar völlig aufgehoben. Gelegentlich sind nämlich seine Kontraktionen auf einen Reiz hin so schwach, daß sie gar nicht zu registrieren sind. Daß eine Erregung des Vorhofs unter solchen Bedingungen überhaupt stattgefunden hat, kann man nur aus dem Verhalten der Kammer entnehmen, die sich in einem entsprechenden Intervall nach der Reizung des Vorhofs zusammenzieht. Die Erregbarkeit der Kammer ist in keiner Weise verändert. Reizt man sie künstlich, so zieht sie sich mit unverminderter Kraft zusammen. Ob die Erregung der Kammer jetzt rückläufig auf den Vorhof übertragen wird, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden, da ja die Kontraktionsfähigkeit des Vorhofs sehr stark herabgesetzt ist.

BLASCHKO beobachtete gelegentlich, daß die einzelnen Anteile des Vorhofs von der Vaguswirkung in ungleichem Maße betroffen sind. Man kann nämlich bei mechanischer Reizung mit Hilfe von Nadelstichen sehr viel leichter eine Wirkung vom Vorhof auf die Kammer bekommen, wenn man den sog. Ohrkanal reizt, als wenn man den eigentlichen Vorhofsanteil erregt, der sich über den Ohrkanal vorwölbt. Offenbar erlischt die Anspruchsfähigkeit des eigentlichen Vorhofsgewebes früher als die des Ohrkanals. Bei den *Herzen vom Typus C* konnte ein Unterschied in der Leistungsfähigkeit des rechten gegenüber dem linken Vagus *nicht* mit Sicherheit festgestellt werden.

Es bedarf hier noch der Erwähnung, daß im Vagusstillstand die einzelnen Abteilungen der Herzen vom Typus A und B nach den Untersuchungen von FRÉDÉRICQ und BROUHA eine Verkürzung der Chronaxie aufweisen. So verkürzte sich beim Vorhof des *Aales* die Chronaxie von normalerweise (ohne Vagusreizung) 4σ auf etwa 1σ , bei der Kammer von rund 4σ auf etwa 2σ . Irgendwelche gleichsinnigen Änderungen der Rheobase waren dabei nicht zu verzeichnen.

Es ist nunmehr am Platze, einen Vergleich zwischen der Vaguswirkung bei den Herzen der Fische vom Typus A, B und C anzustellen, *untereinander* und mit den Herzen *anderer Tierarten*. Die Vaguswirkung beim *Aalherzen* erinnert in einem gewissen Umfange an die beim Herzen von *Scyllium canicula* L. und von *Torpedineen*. Bei beiden Fischherzen — vom Typus A sowohl wie B — erfolgt nämlich

der Stillstand des Herzens schon bei einer Schwellenerregung des Vagus durch eine Verlängerung der refraktären Phase der Überleitungsgebilde zwischen Sinus und Vorhof bis auf unendlich, während der Sinus in unveränderter Weise noch weiterarbeitet. Wie beim *Aalherzen* wird auch beim Herzen der *Knorpelfische* durch eine starke Vagusreizung die Sinustätigkeit verlangsamt bzw. völlig stillgelegt.

Es ergaben sich natürlich auch wesentliche Unterschiede zwischen der Wirkung der Vagi bei diesen beiden Herzen. Hier ist vor allem hervorzuheben, daß eine *negativ inotrope Wirkung* des Vagus auf den Vorhof beim *Herzen vom Typus A* sehr ausgeprägt ist, während sie bei den *Herzen vom Typus B* völlig fehlt. Ferner kann man beim *Aalherzen* den Stillstand des Sinus durch Erregung des rechten sowohl als auch des linken Vagus herbeiführen, beim Herzen von *Scyllium canicula* L. dagegen vorzugsweise nur durch Reizung des *rechten* Vagus. Auch ist beim *Aalherzen* eine Wirkung der Vagi auf die Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer zu verzeichnen, während eine solche beim Herzen des *Katzenhaies* niemals gegeben ist.

Bei den *Fischherzen vom Typus C* erinnert die Vaguswirkung an die bei den *Herzen vom Typus A* insofern, als man bei beiden Fischherzarten sehr leicht eine Verlangsamung der Herztätigkeit und fast stets eine ausgeprägt negativ inotrope und bathmotrope Wirkung am Vorhof herbeiführen kann.

Die Vaguswirkung bei den *Fischherzen vom Typus A und C* erinnert durch die negativ inotrope Wirkung am Vorhof sehr stark an die Wirkung des Vagus bei den *Amphibien* und *Reptilien*. Bei letzteren ist aber, wenn auch nicht ausnahmslos, so doch vielfach eine Vaguswirkung auch an der Kammer zu verzeichnen, die bei den *Fischherzen vom Typus A und C* völlig fehlt.

Sehr groß ist nach dem Vorgebrachten der *Unterschied* zwischen der Vaguswirkung bei den *Herzen der Knorpelflosser* und denen der *Amphibien* und *Reptilien*.

Es erhebt sich nunmehr die Frage, auf welche Weise das Vaguszentrum in der Medulla oblongata erregt werden kann. Hier ist in erster Linie an eine *reflektorische* und an eine *örtliche* bzw. *intrazentrale Beeinflussung* zu denken. Die *reflektorische* Beeinflussung des Vaguszentrums fiel schon den ersten Beobachtern auf. McWILLIAM erzielte eine Hemmung des Herzens des *Aales* von den verschiedensten Stellen der Körperoberfläche und des Körperinneren aus, von der Maul- und Pharynxschleimhaut, von den Kiemen, der Haut des Kopfes und des Schwanzendes, vom Peritoneum parietale, nicht aber vom Peritoneum viscerale. Gleiche Beobachtungen wurden an den *Knorpelflossern* gemacht. Nach BETHE (1) löst Streichen der Haut bei *Scyllium canicula* L. reflektorischen Herzstillstand aus, solange die Vagi unversehrt sind. Über ähnliche Beobachtungen berichtet in neuerer Zeit auch LUTZ (1, 2, 3).

Bei zahlreichen anderen *Knochenfischen* als den *Aalen* wurde ebenfalls die leichte reflektorische Beeinflußbarkeit des Herz-Vaguszentrums festgestellt. So vor allem von WESLEY-MILLS bei *Batrachus tau*, und zwar nicht nur von den bereits genannten Organen, sondern auch von den Baueingeweiden und der Schwimmblase aus. Eigenartig ist seine Beobachtung, daß schwache Reize, vor allem solche, die den Schwanz und Anus treffen, meist eine *Akzeleration des Herzschlages* herbeizuführen. Nach allen bisherigen Beobachtungen über die Herznervenwirkung bei den Fischen müßte also durch solche Eingriffe nicht eine Verstärkung, sondern vielmehr ein *Nachlassen des Vagustonus* herbeigeführt werden. KOLFF, die an *Barbus fluviatilis* Ag. und *Telestes muticellus* experimentierte, beobachtete *nie* eine reflektorische Beschleunigung der Herztätigkeit.

Hier ist auch des vorübergehenden *Herzstillstandes* zu gedenken, der eintritt, wenn ein Fisch aus dem Wasser an die Luft gebracht wird. Vielleicht handelt es sich auch hier um eine reflektorische Beeinflussung des Vagus von den Kiemen aus. Denn bei jedem spontan oder künstlich ausgelösten Atemstillstand bleibt nach den Feststellungen von SCHOENLEIN und WILLEM, BRÜNINGS und GITTER (1) auch das Herz vorübergehend stillstehen. Atem- und Herzstillstand treten bei *Meeresfischen* gleichzeitig ein, wenn man das Seewasser durch Süßwasser ersetzt oder zu dem Seewasser z. B. Chloroform oder Karbol hinzufügt.

Daß es sich bei allen diesen Erscheinungen um eine *reflektorische Beeinflussung* des Herz-Vaguszentrums handelt, geht aus einem Versuche von SCHOENLEIN hervor. Nach Injektion von Atropin in die Kiemenarterie schlägt nämlich das Herz nach allen den genannten Eingriffen ungestört weiter. Dasselbe ist natürlich der Fall, wenn man die Vagi durchschneidet.

Es gibt auch eine *reflektorische Beeinflussung* des Vaguszentrums bei den Fischen durch den *Nervus depressor*. Soweit man aus einer Untersuchung von KAZEM-BECK und DOGIEL (1) am *Hecht* entnehmen kann, verläuft dieser zarte Nerv mit einer Coronararterie zum Ventrikel. Er läßt sich zentralwärts bis zum ersten Rückenmarksnerv verfolgen, aus dem er entspringt. Trotzdem vermuten KAZEM-BECK und DOGIEL, daß seine Fasern wie beim Depressor *anderer Wirbeltiere* aus dem Vagus stammen. Erregt man seinen zentralen Stumpf, so kommt es zu einer Verlangsamung der Herztätigkeit, nicht selten zu einem reflektorischen Herzstillstand, der mehrere Sekunden anhält.

Über die *örtliche* und *intrazentrale* Beeinflussung des Vaguszentrums bei den Fischen ist bisher wenig bekannt. J. PREYER, die auf meine Anregung hin einige Versuche anstellte, beobachtete, daß *durch jeglichen Druck* auf die *Rautengrube* ein Herzstillstand herbeigeführt wird. Dieser ist auch zu verzeichnen nach Abtragung der der Rautengrube vorgelagerten Gehirnanteile. So tritt im Gefolge

einer Zerstörung der Hemisphären ein länger dauernder Herzstillstand ein. Auf diesem Gebiete müssen aber noch weitere Versuche Klarheit schaffen.

IV. Physiologie des an das Herz angeschalteten Kreislaufsystems.

Erhebt sich die Frage nach den Grundlagen für den Umlauf des Blutes in dem an das Fischherz angeschlossenen Kreislaufsystem, so befinden wir uns in großen Schwierigkeiten, denn es ist hierüber nur wenig bekannt. Die Leistungen der einzelnen Anteile des Kreislaufsystems sind nämlich vorzugsweise bei den *Säugetieren* und von den *niederen Wirbeltieren* beim *Frosch* geprüft worden.

Und doch bietet das Kreislaufsystem der *Fische* eine ganze Anzahl von sehr interessanten Eigentümlichkeiten, die einer Untersuchung wert sind. Daß an diese bisher noch nicht herangegangen wurde, ist in erster Linie darauf zurückzuführen, daß man der Klasse der *Fische* von seiten der Physiologen überhaupt keine genügende Beachtung geschenkt hat. Denn man kann hierfür nicht etwa geltend machen, daß die Versuchstechnik besondere Schwierigkeiten darbietet. Neben einer Anzahl kleiner Vertreter in der Klasse der *Fische* gibt es ja auch sehr große Exemplare, die zum Versuche herangezogen werden könnten.

Die Aufgabe einer Lehre von den Leistungen des Kreislaufsystems der *Fische* wäre dahin zu umreißen, daß man nach Besprechung der Besonderheiten der Kreislaufbahn anzugeben hätte, wie sich an verschiedenen Stellen des Systems, und zwar den Arterien, Kapillaren und Venen, während der Tätigkeit des Herzens die *Druck-* und *Strömungsverhältnisse* gestalten.

Gegenüber dem Kreislaufsystem bei den *höheren Wirbeltieren*, vor allem den *Säugetieren*, liegen die Verhältnisse bei den *Fischen* insofern einfach, als ihnen für den Umlauf des Blutes nur *ein einziger Motor* zur Verfügung steht. Auf der anderen Seite ergeben sich für die Blutströmung gewisse Hindernisse, die von dem relativ schwach ausgebildeten Motor allein wohl nicht bewältigt werden können. So ist zu berücksichtigen, daß das aus dem Herzen herausgetriebene Blut bei den *Fischen* sicher zwei Kapillarsysteme nacheinander zu durchfließen hat, und zwar stets das der *Kiemen* und des *Körpers*. Gelegentlich sind es sogar drei Kapillarsysteme, die passiert werden müssen, da in die genannte Strombahn auch noch der Pfortaderkreislauf eingeschaltet sein kann.

Freilich tritt hier begünstigend ins Spiel, daß die *Gesamtblutmenge* bei den *Fischen* gegenüber *anderen Wirbeltieren relativ gering* ist. Bei den *Fischen* beträgt sie nämlich, soweit die Messungen von WELCKER an *Knochenfischen* als zutreffend anerkannt werden können, minimal 1,3 bis maximal 1,8% des Körpergewichtes. Des Vergleiches wegen

sei hier angeführt, daß die Blutmenge beim *Menschen* bzw. bei den meisten *Säugetieren* nach neueren Messungen etwa 5 % des Körpergewichtes beträgt¹.

Von einem nicht zu unterschätzenden Einfluß auf die Erleichterung der Blutbewegung im Kreislaufsystem der Fische dürfte die normalerweise gegebene *horizontale Lagerung* des Fischkörpers im Wasser sein. Eine Blutförderung gegen die Schwerkraft findet unter diesen Bedingungen nur in ganz geringem Umfange statt. Die Strömungsverhältnisse im Kreislaufsystem der Fische werden sofort anders, sowie man ihren Körper aus der gewohnten Horizontallage herausbringt. Das geht in erster Linie aus den Versuchen von L. HILL hervor. Stellt man einen an einem Brettchen festgebundenen *Aal* in der Luft senkrecht mit dem Kopfe nach oben, so wird das Herz nach wenigen Schlägen blutleer. Es kann wieder gefüllt werden, wenn man den Körper des Tieres vom Schwanzende nach oben zu streicht. Aus diesem Versuche geht unzweideutig hervor, daß bei aufrechter Stellung des Tieres die Herzkraft nicht ausreicht, um das Blut durch die Arterien und Venen zum Herzen zurück zu treiben.

Über die *Größe des Druckes* in den *Herzhöhlen*, vor allem der *Kammer*, und das *Schlagvolumen* bei den *Fischen* ist nahezu gar nichts bekannt. Bei Durchströmungsversuchen an Herzen von *Rochen* (*Raja clavata* L.) bestimmte MINES (3) die Größe des *Minutenvolumens* zu etwa 4—6 ccm, das gegen einen Druck von etwa 13 mm Hg ausgeworfen wurden. Es handelte sich um kleine Tiere von etwa 120 g Gewicht. Sehr viel ist mit diesen Zahlen schon deswegen nicht anzufangen, weil MINES bei seinen Versuchen verschiedene Durchspülungsflüssigkeiten in ihrer Wirkung auf das Herz prüfte. Es ist ja nicht gesagt, daß gerade diese die günstigsten für die Unterhaltung der Herztätigkeit waren.

Ebensowenig verfügen wir über *systematische Blutdruckuntersuchungen* bei den *Fischen* [vgl. v. SKRAMLIK (19)]. Diese wurden vielmehr zumeist nur gelegentlich anderer Versuche gemacht. Es ist nicht überraschend, daß wir gerade in bezug auf den Blutdruck bei den Fischen den schwankendsten Zahlenangaben in der Literatur begegnen. Denn die Klasse der Fische zeichnet sich durch eine große Anzahl von Unterklassen aus, deren Vertreter in bezug auf Größe und Bau der Herzen und der Beschaffenheit des Kreislaufsystems nicht ohne weiteres miteinander zu vergleichen sind.

¹ Ob die Blutmenge bei kleineren Fischen in Prozenten des Körpergewichtes etwas größer ist als bei größeren, ist noch nicht sichergestellt. Beachtenswert ist die Angabe von HYDE, daß *Rochen* (verwendet wurden *Raja erinacea* und *Raja binoculata*) von 550—700 g Körpergewicht 25—60 g Blut besitzen; das wären also 4,5 bzw. 4,3 % des Körpergewichtes. Sie weist allerdings auf eine Angabe von HARRIS hin, der bei *Rochen* die Blutmenge zu 2,5 % des Körpergewichtes bestimmte.

Abgesehen von der *Art* und *Größe* des *Fisches* wird natürlich für das Ergebnis auch von ausschlaggebender Bedeutung sein, an welcher Stelle des Kreislaufsystems die Messung gemacht wird. Der *Truncus arteriosus*, das Gefäß, das unmittelbar aus der Herzkammer hervorgeht, läßt sich nicht ohne weiteres endständig mit einem Manometer verbinden, ohne daß der Kreislauf aufs schwerste geschädigt wird. Und die anderen Gefäße, wie z. B. die Kiemenarterien oder die Aorta dorsalis, sind experimentellen Untersuchungen nicht leicht zugänglich. Wie unsicher die bisher gemachten Blutdruckmessungen sind, geht aus den Zahlenangaben von GREENE beim *Lachs* hervor, der in der Aorta ventralis dieser Tiere Blutdruckwerte gefunden hat, die zwischen 47 und 120 mm Hg schwanken.

Tabelle 23. Blutdruck bei Fischen.

Tier	Druck in mm Hg	Ort der Messung	Autor
<i>Scyllium canicula</i> . . .	40—45	Kiemenarterie, Pulsdruck 1,5—7 mm Hg	SCHOENLEIN
<i>Scyllium canicula</i> . . .	7—10	Darmarterie	SCHOENLEIN
<i>Carcharias</i>	32—42	Kiemenarterie	LYON
<i>Raja erinacea</i>	20	„	HYDE
<i>Torpedo</i>	16—30	Kiemenarterie, Pulsdruck 1,5—7 mm Hg	SCHOENLEIN
<i>Barbus fluviatilis</i> . . .	42	Kiemenarterie	VOLKMANN
<i>Silurus glanis</i> L. . . .	18,5	„	VOLKMANN
<i>Salmo (salar L.?)</i> . . .	47—120	Aorta ventralis	GREENE
<i>Esox lucius</i> L.	84	Im Stamme der Kiemenschlagader	VOLKMANN
<i>Esox lucius</i> L.	35,5	Kiemenarterie	VOLKMANN
<i>Anguilla vulg.</i> L. . . .	65—70	„	JOLYET
<i>Lophius piscat.</i> L. . . .	37	„	SCHOENLEIN

Die bisher in der Literatur niedergelegten Werte über den Blutdruck bei den Fischen an verschiedenen Stellen des *arteriellen Anteiles* des Kreislaufsystems sind in Tabelle 23 niedergelegt. Sie sind alle mit großer Vorsicht aufzunehmen. Die Methodik der Blutdruckmessung war zumeist nicht einwandfrei. Wenn ich die dritte Spalte der Tabelle mit „Ort der Messung“ betitelt habe, so soll dies nur etwas darüber aussagen, an welcher Stelle des Kreislaufes das zur Druckmessung benützte Manometer eingesetzt war. Wenn also z. B. hier angegeben ist „Kiemenarterie“, so besagt die betreffende Zahl nichts über die Größe des Blutdruckes und dessen Schwankungen in der Kiemenarterie selbst, wenn das zur Messung verwendete Manometer endständig in dieses Gefäß eingebunden war. Es wird dadurch vielmehr Aufschluß gegeben über die Höhe der Blutdruckschwankungen in der *Aorta ventralis*, von der seitenständig die Kiemenarterien abgehen.

Diese kritischen Bemerkungen dürften vor allem auch auf die Angabe von GREENE zutreffen, der beim *Lachs* den Druck in der Aorta ventralis gemessen hatte. War sein Manometer wirklich in die Aorta ventralis *endständig* eingebunden, so wurde auf diese Weise der Druck in dem Bulbus arteriosus bzw. der Herzkammer gemessen. Daraus würde sich erklären, daß die Zahlen von GREENE so sehr viel größer sind, als die der übrigen Beobachter. Leider stand mir seine Abhandlung nicht im Original zur Verfügung. VOLKMANN sagt auf S. 178 seines Buches, daß der für den *Hecht* gefundene Druck im Stamme der Kiemenschlagader mit 84 mm Hg für einen Fisch außerordentlich hoch ist. Es wäre dies dadurch veranlaßt worden, „daß der Druckmesser mit *einfacher* Kanüle gleich unterhalb des Bulbus arteriosus eingeführt war“.

Des Interesses wegen bemerke ich, daß LYON seine Blutdruckmessungen in einer Kiemenarterie von 0,9—1,8 m langen Exemplaren von *Carcharias* vornahm. Eines von den Versuchstieren hatte sogar die stattliche Länge von 2,0 m. Die geringen, bei diesen Tieren ermittelten Blutdruckwerte von 32—42 mm Hg würden darauf hinweisen, daß die Herzkraft bei großen Fischen nicht anders ist als bei kleinen.

Auf welche Schwierigkeiten das Einbinden von Manometern bei den Fischen stößt, geht z. B. aus einer Bemerkung von SCHOENLEIN (S. 521 seiner Arbeit) hervor. Er sagt dort nämlich, daß der Versuch leicht mißlingen kann, weil bei plötzlichen Bewegungen des Tieres „in das Gefäß Luft *aspiriert*“ wird.

Der einzige, der meines Wissens bisher Blutdruckmessungen bei den Fischen an verschiedenen Stellen des Kreislaufsystems durchgeführt hat, war SCHOENLEIN. So bestimmte er bei *Scyllium canicula* L. neben dem Druck in der Aorta ventralis auch den in einer „Kiemenvene“ (gemeint ist damit natürlich eine Arteria epibranchialis) und maß dort einen Druck von 7 mm Hg. War das Manometer endständig in die Arteria epibranchialis eingebunden, so ist natürlich sehr schwer zu sagen, für welche Stelle des Kreislaufsystems der betreffende Druckwert gilt. Denn es ist ja der Arteria epibranchialis das ganze Kapillarsystem der Kiemen vorgeschaltet. Es wäre daran zu denken, daß unter diesen Bedingungen der Druck in den Kiemenkapillaren gemessen wird. Durch Anschließen des Manometers an eine *Darmarterie* wurde ein Druck von 7—10 mm Hg bestimmt. Wahrscheinlich handelt es sich um den Druck in der Arteria coeliaca. Nach den Angaben von SCHOENLEIN wäre also das Druckgefälle von den Kiemenkapillaren bis zur Abgangsstelle der Arteria coeliaca ein außerordentlich geringes. Das ist nicht unwahrscheinlich, weil ja die Bahn zwischen diesen beiden Stellen durch die relativ weite Aorta dorsalis gebildet wird. Vielleicht ist dieser minimale Druckunterschied ein Hinweis darauf, daß sich in den Kiemenkapillaren weitere Triebkräfte für den Kreislauf geltend machen.

Genauere Messungen über den Blutdruck in den verschiedenen Kapillarsystemen der Fische fehlen meines Wissens völlig. Ebenso besteht nur eine unzulängliche Angabe von SCHOENLEIN über den Druck in den Körpervenen (s. S. 532 seiner Abhandlung). Er schreibt darüber, daß in den großen Kardinalsinus der *Rochen* der Druck nahezu gleich Null ist. Sie sind, wenigstens unter den Bedingungen, unter denen SCHOENLEIN seine Versuchstiere gehalten hat, mit Blut so wenig gefüllt, daß ihre Wände völlig zusammengefallen sind und einander anliegen. Auch kann man diese Sinus an der dem Beobachter zugekehrten Fläche anschneiden, ohne daß Blut ausfließt. Nach BRÜNINGS ist der Druck in den großen Kardinalvenen *negativ*. Er hat aber darüber keine eigenen Messungen angestellt.

Interessant ist, daß, soweit aus den bisherigen Untersuchungen entnommen werden kann, das Blut nach Passieren der Kiemenkapillaren unter einem restlichen Druck von 7 mm Hg zum Herzen zurückfließen müßte. Dabei hätte es nicht nur die Körper-, sondern gelegentlich auch die Leberkapillaren zu passieren. Es ist natürlich mehr als fraglich, ob dieser geringe Blutdruck ausreicht, das Blut zum Herzen zurückzutreiben. Unter der Voraussetzung, daß die Messungen von SCHOENLEIN wirklich richtig sind, müssen zur Herbeiführung des Blutrückflusses zum Herzen wichtige *akzessorische Kräfte* mitwirken.

Daß der Druck in den Körperarterien der Fische nicht sehr groß ist, dafür spricht vor allem die Erfahrung, daß es nur sehr schwer gelingt, bei Fischen Blut zu entnehmen. Man hilft sich hier für gewöhnlich in der rohen Weise, daß man den Schwanz des Fisches abhackt. Es gelingt so aber nur ganz geringe Mengen Blut zu entnehmen. Die Blutung hört nämlich nach ganz kurzer Zeit wieder auf. Hier ist auch der Beobachtung von GRÜTZNER zu gedenken, der beschreibt, wie nach diesem Eingriff bei den Fischen, auch unter Wasser, das Blut fast gleichmäßig herabfließt, unter äußerst geringem Druck. Irgendwelche pulsatorischen Stöße werden nicht beobachtet. Das ist deswegen überraschend, weil bei anderen Kaltblütern, vor allem beim *Frosch*, auch wenn er unter Wasser getaucht wird, das Blut aus der angeschnittenen Arteria poplitea in weitem Bogen und in deutlich sichtbaren Wirbeln herausströmt.

Für die Voranbeförderung des Blutes in die Kiemenkapillaren ist sicher nicht allein die Kammer und die von ihr aufgewendete Kraft verantwortlich zu machen. Eine wichtige Rolle dürfte dabei der Conus bzw. Bulbus arteriosus spielen. Der *Conus arteriosus* deswegen, weil er mit Muskulatur ausgestattet ist, die sich im Anschluß an die Kammerkontraktion zusammenzieht und dem Blut eine weitere Beschleunigung zu erteilen vermag während der Zeit, da die Kammer aus der Systole in die Diastole übergeht. Der *Bulbus arteriosus* vermag infolge seines Baues eine große Menge von Blut aufzunehmen. Seine

Wand ist mit hoher Elastizität ausgestattet, die sich wie ein Windkessel begünstigend für das Vorantreiben des Blutes auswirken muß, sowie der Druck in der Kammer nachläßt.

Die Ansicht JOHANNES MÜLLERs, daß der Conus bzw. Bulbus arteriosus der Fische ein *akzessorisches Herz* darstellt, trifft sicher das richtige. Durch diesen Herzanteil wird auf der einen Seite vermieden, daß zur Zeit der Zusammenziehung der Kammer eine große Blutmenge in die relativ dünnen und zartwandigen Kiemengefäße einschießt. Auf der anderen Seite wird durch die Wirksamkeit des Anfangsteiles der großen arteriellen Gefäße, mag er sich zusammenziehen oder nicht, das Blut im Kreislaufsystem weiterbefördert, wenn die Herzkammer zu arbeiten aufhört.

Sicher wird das Vorantreiben des Blutes in den arteriellen Gefäßen auch durch die ständigen *Atembewegungen* der Fische unterstützt, die ja annähernd in der gleichen Frequenz erfolgen wie die Zusammenziehungen des Herzens. Diese Ansicht wird hauptsächlich von WILLEM vertreten, der daneben auch daran festhält, daß bei den Fischen ein weitgehender Synchronismus zwischen Atem- und Herz-tätigkeit gegeben ist.

Für den *Rückstrom* des Blutes zum Herzen ist bei den Fischen von hoher Bedeutung, daß im Perikardialraum ein *negativer* Druck herrscht. Doch hat schon HILL durch den bereits anderwärts beschriebenen Versuch dargetan, daß weder der arterielle Blutdruck noch die Saugwirkung von seiten des Perikardialraumes genügt, um das Blut bei einem *Aal* aus dem Schwanz nach dem Herzen emporzuheben, wenn das Tier in vertikale Lage (Kopf nach oben) gebracht wird.

Die Rückströmung des Blutes zum Herzen wird bei den Fischen ferner durch die ständigen Muskelbewegungen der Tiere gefördert (vgl. WILLEM). Vielleicht spielt hier sogar der ständige Wechsel des *Wasserdruckes*, der auf dem Tierkörper lastet, eine Rolle. Dieser erfährt bei jedem Steigen oder Sinken des Fisches eine Veränderung. Er kann sich beim Ansteigen, wie BRÜNINGS auseinandergesetzt hat, an den Körpervenen ohne weiteres im Sinne eines Vorantreibens des Blutes zum Herzen auswirken. Die Bedeutung des hydrostatischen Druckes für den Kreislauf des Blutes in den Venen zum Herzen geht auch aus einer kleinen Abänderung des HILLSchen Versuches hervor. Stellt man nämlich den bereits besprochenen Versuch am *Aale* nicht in Luft, sondern unter Wasser an, so wird das Herz unter sonst gleichbleibenden Bedingungen nicht blutleer. Es hält nämlich der äußere Druck des Wassers einem Teil der Blutsäule das Gleichgewicht.

Auch über die *Blutdruckschwankungen* im Kreislaufsystem der Fische ist sehr wenig bekannt. Wir verfügen in der Literatur bisher nur über die Kurven von SCHOENLEIN, die mit einem Gummimannometer aufgenommen wurden. Feinheiten kann man aus ihnen natürlich

nicht entnehmen. SCHOENLEIN beobachtete kräftige pulsatorische Schwankungen im Truncus arteriosus, ebenso in den Kiemenarterien. Die Druckschwankungen, d. i. der Unterschied zwischen systolischem und diastolischem Druck, zeigten sich in der Aorta ventralis (die Kanüle des zur Druckmessung benützten Manometers war endständig in eine Kiemenarterie eingebunden) in Abhängigkeit von der Zahl der Pulsschläge. Bei langsamer Herzfrequenz (16 Schläge pro Minute) betragen sie hier bis 10 mm Hg (s. Abb. 84). In einer Darmarterie waren die Blutdruckschwankungen mit ± 1 bis ± 2 mm Hg sehr viel geringer. Während die Pulsschwankungen in der Aorta ventralis und auch in den Kiemenarterien sehr deutlich sind, sind sie also in

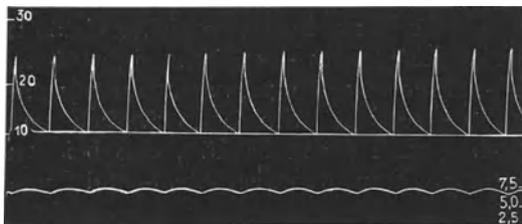


Abb. 84. Blutdruckkurven bei *Raja punctata* (nach SCHOENLEIN). 5 cm der Kurve sind gleich 67 Sek. Registrierung von oben nach unten: Puls im zentralen Ende einer Kiemenarterie, Puls in einer größeren Intestinalarterie. Die Druckwerte sind in cm H₂O angegeben, und zwar für die Kiemen- und Intestinalarterie gesondert für sich.

den Körperarterien nur noch sehr wenig ausgeprägt. Das ist nicht weiter überraschend, denn es hat ja das Blut bereits die Kiemenkapillaren passiert, in denen die Blutdruckschwankungen wenn auch nicht zum völligen Erlöschen gebracht, so doch sicher sehr geschwächt werden. Damit steht die Beobachtung von SCHOEN-

LEIN in Übereinstimmung, daß die Druckschwankungen in den Arteriae epibranchiales bei den *Haien* auch „nur eben bemerkbar waren und zeitweise ganz unsichtbar wurden“.

Die Blutdruckkurve bei den *Fischen* zeigt — für diese Angabe muß SCHOENLEIN verantwortlich gemacht werden — von den vielerlei sekundären Wellen der Blutdruckkurve beim *Säugetier* nur sehr wenig. Es machen sich allerdings in der Blutdruckkurve der *Fische* die Atmungsvorgänge bemerkbar, vorzugsweise dadurch, daß im Exspirium der Blutdruck ansteigt. Schaltet man die Atmungseinflüsse, z. B. durch Atropinisieren des Herzens, aus, so erweisen sich die verzeichneten Blutdruckkurven während der übrigen Versuchsdauer außerordentlich gleichmäßig. Die vom *Säugetier* her wohlbekannten TRAUBE-HERINGSchen Wellen vermochte SCHOENLEIN niemals festzustellen.

Das mutmaßliche Druckgefälle und die pulsatorischen Schwankungen des Blutdruckes in den verschiedenen Anteilen der Gefäßbahn der Fische sind in Abb. 85 wiedergegeben, die der Arbeit von BRÜNINGS entstammt. Aus der Kurve geht unzweifelhaft hervor, daß das Druckgefälle zum größten Teil in den Kiemenkapillaren verbraucht wird, und daß der Rückstrom des Blutes zum Herzen in

den venösen Gefäßen vorzugsweise unter dem Einfluß einer Ansauung zustande kommt.

Es ist von großem Interesse, die Blutströmung, gegebenenfalls deren pulsatorische Schwankungen, in den feineren Gefäßen der Fische unter dem Mikroskop zu beobachten. Als ein Objekt, das zur Anstellung solcher Versuche besonders geeignet ist, erweisen sich die Membranen in den Flossen, besonders in der des Schwanzes. Hier hat BRÜNINGS als einer der ersten Beobachtungen angestellt, und zwar an *Leuciscus dobula*. Dabei hat er insbesondere die *Dürftigkeit* der Blutgefäßversorgung festgestellt. BRÜNINGS weist darauf hin, daß in der Schwanzflosse von einem eigentlichen Kapillarnetz nicht die Rede sein kann.

Nach seinen Angaben sind in diesem Gefäßgebiet Arterien, Venen und Kapillaren schwer voneinander zu unterscheiden. Die Stromrichtung schwanke vielfach und kehre gelegentlich völlig um, auch sei der Gefäßverlauf oft nicht recht zu ermitteln. Diese beiden Faktoren, die sonst sehr gut zur Charakterisierung eines Gefäßes herangezogen werden können, reichen nach BRÜNINGS bei der Fisch-

schwanzflosse nicht aus. Auch die Farbe des Blutes gestattet keinen Schluß. Für die Charakterisierung eines Gefäßes als *Arterie* spreche vor allem die dickere Wandung, gelegentlich auch die schnellere Strömungsgeschwindigkeit des Blutes. Bei den *Venen*, selbst bei größeren Gefäßen dieser Art, wird die Wand nur durch ein dünnes, kaum sichtbares Häutchen dargestellt. Bei den kleineren Venen verschwindet sie völlig, so daß man hier nach BIÉTRIX „fast von lacunären Bahnen reden möchte“.

Hier sei auch auf die anatomische Feststellung hingewiesen, daß das venöse Gefäßsystem der Fische, soweit diese zur Untersuchung herangezogen wurden — in erster Linie handelt es sich um *Selachier* — einen *Mangel an Klappen* aufweist. Eine solche Sicherung durch Ventile, die nur in *einer* Richtung wirken, wird bei den Fischen infolge der Horizontallagerung des Körpers im normalen Zustande nicht erforderlich sein. Der Mangel an Klappen in den Venen der Fische wäre damit wieder ein Beweis, daß diese Gebilde, wo sie vorhanden sind, vorzugsweise zum Tragen des hydrostatischen Druckes beim aufrecht stehenden Organismus dienen.

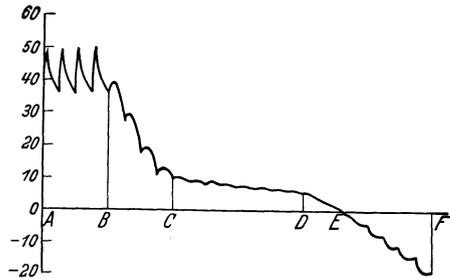


Abb. 85. Das Gefälle und die pulsatorischen Schwankungen des Blutdruckes im Blutgefäßsystem der Fische. Die Ordinate bedeutet den Druck in cm H₂O, der natürlich stellenweise negativ ist. Auf der Abszisse sind die verschiedenen Orte des Kreislaufsystems eingetragen, und zwar bedeuten A B das Gefälle zwischen Truncus arteriosus und Arteria branchialis, B C das Gefälle in den Kiemenkapillaren, C D der Aorta dorsalis, D E den Körperkapillaren, E F den Venen. (Nach BRÜNINGS.)

Als Ersatz für die Klappen sind wahrscheinlich die Muskelringe anzusehen, die in Form von Sphinkteren um die Gefäßwand verlaufen und von SAPPEY und P. MAYER an den Lymphgefäßen, Venen und Arterien, vorzugsweise in der Magenwand und dem Mesenterium gesehen werden (s. Abb. 86). Es handelt sich um kräftige Muskelringe, die in relativ kurzen Abständen die Venen umgeben. Sie dienen, das unterliegt wohl keinem Zweifel, der Regulierung der Blutverteilung im Tierkörper.

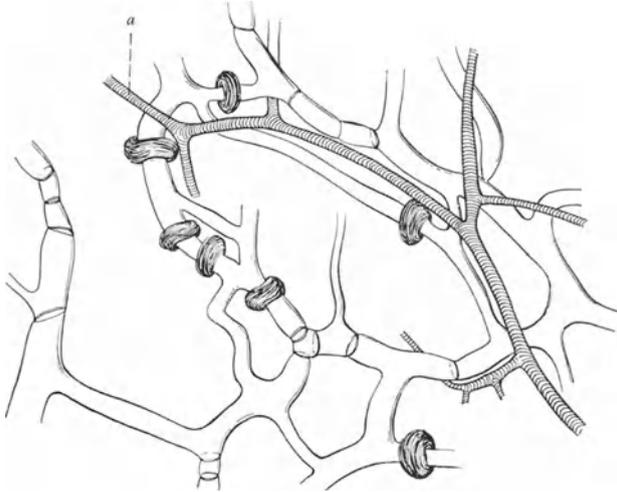


Abb. 86. Mündung einer Vena intercostalis in die Vena caudalis bei einem Embryo von *Scyllium canicula* L. zur Veranschaulichung der Muskelringe, die wie Klappen arbeiten. a ist eine kleine Arterie. Vergrößerung: etwa 100fach. (Nach P. MAYER.)

In neuerer Zeit hat GITTER (2) auf meine Anregung hin die Beobachtungen an den Gefäßen der Fische, vor allem der Schwanzflosse, von neuem aufgenommen. Als Versuchstiere verwendete er *Schleien* (*Tinca vulgaris* CUV.), *Weißfische* (*Leuciscus rutilus* L.) und *Aale* (*Anguilla vulgaris* L.). Wesentliche Unterschiede in der Anordnung der Gefäße und ihrer Blutströmung ergaben sich bei den verschiedenen Fischarten nicht. Zu Kapillaruntersuchungen ist der *Weißfisch* (*Leuciscus rutilus*) besonders geeignet, weil die Haut zwischen den Flossenstrahlen keinen starken Pigmentreichtum aufweist, während z. B. bei den *Schleien* das mikroskopische Bild durch die zahlreichen Chromatophoren sehr beeinträchtigt wird. In der Abb. 87 sind einige wesentliche Eigentümlichkeiten der Gefäßversorgung der Schwanzflosse dargestellt. Man sieht im Bilde rechts und links je einen Flossenstrahl herabziehen, der durch Querwände sozusagen in Rechtecke zerlegt wird. Auf den Flossenstrahlen befinden sich stets sehr große Chromatophoren, im Gegensatz zu den zwischen ihnen befindlichen Hautabschnitten.

Außerordentlich eindrucksvoll ist die geringe Dichte des Blutgefäßsystems in der Schwanzflosse, die sofort jedem auffällt, der einmal die Schwimnhaut des *Frosches* unter dem Mikroskop beobachtet hat. Ein richtiges Kapillarnetz fehlt völlig. Es muß allerdings hervorgehoben werden, daß man diese Dürftigkeit in der Kapillarversorgung bei den *Fischen* nur in der Schwanzflosse antrifft. GITTER hat nämlich auch das Fischmesenterium beobachtet und dabei eine weitaus reichlichere Gefäßversorgung mit tadellos ausgebildetem Kapillarsystem feststellen können.

Indessen ist es vollkommen verfehlt zu glauben, daß in der *Schwanzflosse* der Fische jegliches Kapillarsystem fehlt. Je näher der Wurzel man nämlich dieses Gebiet untersucht, um so dichter stehen die Kapillaren. Doch sind sie auch hier gegenüber anderen Gefäßgebieten außerordentlich dürftig vertreten.

Zwischen den Flossenstrahlen ziehen mehrere große Gefäße kaudalwärts. Die in der Abb. 87 dargestellten Gefäße konnten nach beiden Richtungen verfolgt werden, kranialwärts bis zur Flossenwurzel und kaudalwärts bis zum Flossenende.

Von besonderem Interesse ist, daß diese Gefäße auch in ihrem peripheren Ende nicht in einem Kapillarnetz aufgehen. Sie sind untereinander durch Quergefäße von reichlich geschlängelt Verlauf verbunden. Merkwürdigerweise treten nicht nur Arterien und Venen miteinander in Verbindung, sondern auch die Venen. Durch solche Queranastomosen werden, wie auch schon BRÜNINGS gesehen hat, Gefäße untereinander verbunden, welche sich rechts und links von einem Flossenstrahle befinden. Diese verlaufen, wie aus Abb. 87 hervorgeht, stark geschlängelt. Die Anastomosen sind als *derivatorische Kanäle* im Sinne von KROGH anzusehen. Offenbar haben sie den Zweck, bei Stilllegung des distal gelegenen Gefäßgebietes die Blutversorgung zwischen Arterien und Venen im proximalen Gebiete ungestört zu vermitteln. Durch ihren geschlängelten Verlauf wird eine Zerrung der Gefäße beim Spreizen der Flossen vermieden.

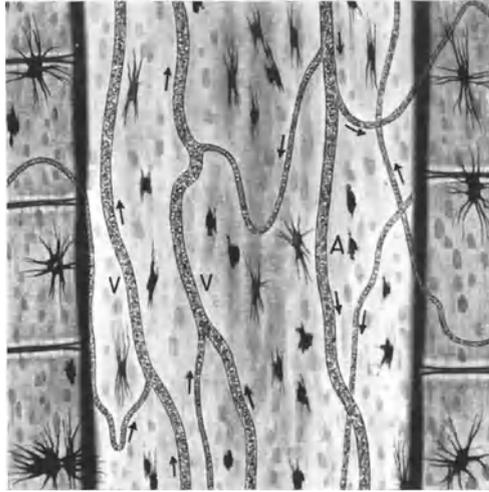


Abb. 87. Die Gefäßversorgung in der Schwanzflosse von *Leuciscus rutilus* L. bei etwa 70facher linearer Vergrößerung. A bedeutet Arterie, V Vene, mit den Pfeilen ist die Strömungsrichtung des Blutes angedeutet.

GITTER gelang es stets leicht, die Strömungsrichtung festzustellen, offenbar im Zusammenhange damit, daß bei seinen Versuchen Stauungserscheinungen infolge der Kompression der Flosse niemals auftraten; ebensowenig eine spontane Umkehr der Stromrichtung, die nur ganz vereinzelt in den allerkleinsten Kapillaren gesehen wurde. Es ergaben sich niemals jene Schwierigkeiten, die bei BRÜNINGS eine hindernde Rolle für die Erkennung der Gefäßart gespielt hatten.

Die Anzahl der *venösen* Gefäße überwiegt in der Regel die der *arteriellen*. Aus verschiedenen Bildern vermochte GITTER den Schluß zu ziehen, daß sich in der Schwanzflosse der Fische die Zahl der

Arterien zu der der Venen wie 3 : 4 verhält.

Von hohem Interesse ist auch die *Art der Blutbewegung* in den Gefäßen.

In den größeren bewegen sich die Blutkörperchen oft zu mehreren nebeneinander, zum Teil auch mit ihrer Längsachse quer gestellt zur Strömungsrichtung. Der Durchmesser der Kapillaren ist aber in der Regel so gering, daß sie von

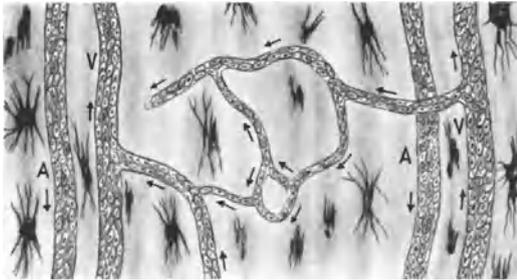


Abb. 88. Die Gefäßversorgung in der Schwanzflosse von *Leuciscus rutilus* L. bei etwa 175facher linearer Vergrößerung. A bedeutet Arterie, V Vene, mit den Pfeilen ist die Strömungsrichtung des Blutes angedeutet. Man beachte die eigenartige Schleife in der Mitte des Gesichtsfeldes.

den Blutkörperchen nur dann passiert werden können, wenn diese mit ihrer Längsachse in der Strömungsrichtung eingestellt sind. Besonders schön war dies in einem Falle zu beobachten, der in Abb. 88 wiedergegeben ist. An derjenigen Stelle, wo die von rechts oben kommende Kapillare in die Kapillarschleife einmündet, ergab sich auch eine ganz gleichmäßige Blutverteilung dadurch, daß sich ein Blutkörperchen in den einen Zweig der Schleife schob und auf diese Weise dem anderen Erythrozyten diesen Weg versperrte. Er konnte also infolge der Blutströmung zwangsläufig nur in den anderen Schenkel getrieben werden. Dadurch versperrte er natürlich dem ihm folgenden Blutkörperchen den Weg, das wieder in den ersten Zweig gehen mußte. Dieses Wechselspiel wiederholte sich ständig.

GITTER gelang es auch, die Strömungsgeschwindigkeit in den verschiedenen Abschnitten der Schwanzflosse mit Hilfe eines Okularmikrometers und einer Stoppuhr zu messen. Die in Tabelle 24 gegebenen Werte können auf absolute Gültigkeit keinen Anspruch erheben. Sie sind aber als Vergleichszahlen zu benutzen. Aus den Zahlen der Tabelle geht hervor, daß die Strömung in den Kapillaren mit 0,004 cm/sec am geringsten, in den Venen etwa doppelt und in den Arterien etwa viermal so rasch ist. Des Interesses wegen sei

erwähnt, daß von VOLKMANN (vgl. S. 184) die Blutgeschwindigkeit in den Kapillaren eines kleinen Fisches mit 0,012 cm/sec gemessen wurde, während sie in einem gleichen Gefäß der Schwimnhaut des *Frosches* 0,05 cm/sec betrug, also etwa fünfmal so groß war.

Weder BRÜNINGS noch GITTER (2) vermochten in den Gefäßen der Schwanzflosse irgendwelche spontanen pulsatorischen Schwankungen nachzuweisen. BRÜNINGS beobachtete nach leichter Kompression der Schwanzflosse rasche rhythmische Schwankungen von einer Durchschnittsfrequenz von 68 pro Minute, die mit der Atmung völlig synchron gehen sollen. Dieser Befund wurde schon von KOLFF angezweifelt. Auch GITTER vermochte ihn in seinen Versuchen mit leichter Kompression der Schwanzflosse nicht zu bestätigen. Die kleinen, von ihm verwendeten *Weißfische* (ihre durchschnittliche Länge betrug zwischen 17 und 23 cm) hatten nach der für die Beobachtung des Tieres erforderlichen Fesselung eine Atemfrequenz von 65—112 pro Minute. Ein solcher pulsatorischer Rhythmus konnte aber in den Gefäßen nach Kompression nicht nachgewiesen werden.

Komprimierte man die Schwanzflosse stärker, so trat, genau so wie in den Versuchen von BRÜNINGS, ein langsamer Pulsrhythmus in Erscheinung, der sich in einem Wechsel von Beschleunigung und Verlangsamung der Stromgeschwindigkeit in den Gefäßen äußerte. Dieser Puls war in Arterien und Venen in gleicher Weise zu beobachten. Doch blieb er, wie aus den Zahlenwerten der Tabelle 25 hervorgeht, bei längerer Beobachtungsdauer bei demselben Tier ebenfalls nicht konstant. Er schwankt zwischen 15 und 36. Der Größenordnung nach könnte er mit dem von BRÜNINGS beschriebenen 18er-Rhythmus in Einklang gebracht werden.

Steigerte man die Kompression noch weiter, so trat allmählich allgemeine Hyperämie auf. In den Gefäßen konnte man eine Umkehr

Tabelle 24.
Strömungsgeschwindigkeit c in cm/sec in verschiedenen Gefäßen der Schwanzflosse des Weißfisches.

Wasser- temperatur in ° C	Gefäß	c
14	Arterie	0,017
	Vene	0,010
	Kapillare	0,004
12	Arterie	0,017
	Vene	0,011
	derivat. Kanal Kapillare	0,007 0,004

Tabelle 25. Pulsationen in der Schwanzflosse bei *Leuciscus rutilus* L. nach leichter Kompression.

Wasser- temperatur in ° C	Fisch- länge in cm	Beob- achtungsdauer in sec	Puls- frequenz (Zahl pro Minute)	Atem- frequenz
16	18	17 ⁰⁰	36	106
		18 ⁰⁰	32	108
15	23	15 ⁰⁰	21	76
		15 ⁵⁰	22	76
		16 ¹⁰	22	100
		16 ⁴⁰	30	124
16	18	16 ⁵⁰	24	112
		17 ²⁰	25	114
		18 ²⁰	30	132

der Stromrichtung verzeichnen, dann völlige Stase, unter gleichzeitigem Austritt von Blutkörperchen aus dem Gefäßsystem (vgl. hierüber auch die Angaben auf S. 608 der Abhandlung von BRÜNING'S).

Der langsame Puls bei stärkerer Kompression der Schwanzflosse könnte mit der Herztätigkeit direkt in Zusammenhang gebracht werden. Es ist ja nicht ganz sicher, ob die Blutwelle im Kapillarsystem der Kiemen zum völligen Erlöschen gebracht wird, wie es nach SCHOENLEIN ja den Anschein hat. Ob dieser Fall eintritt, hängt in erster Linie von der *Weite der Kiemenkapillaren* ab. Denn wir wissen aus zahlreichen Beobachtungen, daß der arterielle Puls bei erweiterten Kapillaren bis nach den Venen durchschlagen kann.

Um diese Ergebnisse richtig zu beurteilen, müßte man natürlich genau darüber unterrichtet sein, welchen Einfluß die Kiemenatmung auf die Vorgänge im Kreislaufsystem der Fische nimmt. Die Dinge könnten ja doch in Wirklichkeit so liegen, daß die Blutströmung durch die Kiemenatmung begünstigt wird. In keinem Falle wäre es aber überraschend, daß sich die Atmungsvorgänge in den Kiemen in irgendeiner Weise in der weiteren Strömung des Blutes bemerkbar machen. Freilich muß hier wieder bedacht werden, daß die durch die Kiemenatmung bedingten Wellen innerhalb der Blutbahn auf dem Wege durch die langen Blutgefäße bis zum Schwanz infolge der elastischen Eigenschaften des Systems und der Beschaffenheit der Blutbahn eine weitgehende Veränderung erfahren.

Dafür, daß es sich bei den langsamen Pulsationen um einen Ausdruck der Herztätigkeit handelt, spricht vor allem deren geringe Frequenz. Denn diese stimmt, wenigstens in der Größenordnung, mit der Herzfrequenz überein, die man bei unversehrten Fischen, und zwar beim *Aale*, gemessen hat [vgl. GITTER (I)]. Doch muß es vorerst dahingestellt bleiben, ob die Dinge wirklich so liegen.

Über die *Nervenwirkung* bei den *Gefäßen* besteht bisher nur eine Angabe von KRAWKOW, der den Kiemenapparat des *Hechtes* isoliert und künstlich durchströmt hat (vgl. hier auch KEYS). Merkwürdig ist die Angabe von KRAWKOW, daß es nach Einwirkung von *Adrenalin*, selbst in starker Verdünnung, zu einer *Erweiterung der Kiemengefäße* kommt.

Wie dieser Überblick über die Druck- und Strömungsverhältnisse im Kreislaufsystem der Fische lehrt, liegen die Dinge da noch sehr im argen. Man kann heute — 1935 — eigentlich genau dasselbe sagen, was v. BRÜCKE 1852, also vor nunmehr 83 Jahren, in seiner klassischen Arbeit über den Truncus arteriosus der Fische geschrieben hat: „So viele und gründliche Untersuchungen in neuerer Zeit über den Kreislauf angestellt sind, so wenig Aufmerksamkeit hat man bis jetzt der Mechanik der Blutbewegung bei den untersten der Wirbeltiere, den Fischen, zugewendet, und doch ist sie für den Naturforscher, der nicht mit Rücksicht auf irgendeinen praktischen Nutzen,

sondern behufs der tieferen Einsicht in die Natur arbeitet, von nicht minderem Interesse.“ Vor allem müßte einmal völlig klargestellt werden, welchen Anteil an dem Umlauf des Blutes im Körper der Fische die Zusammenziehung des Herzens (der Kammer und des Truncus arteriosus) und welchen die akzessorischen Vorrichtungen haben, unter denen hier die Gefäßbahn, die Kiemen und die quer-gestreifte Muskulatur, sowie der Druck in der Perikardialhöhle verstanden sein sollen. Vielleicht muß bei den akzessorischen Kräften auch der Wasserdruck eine Berücksichtigung erfahren.

Literatur¹.

A. Zusammenfassende Darstellungen.

1. Anatomie.

IHLE, J. E. W., P. N. VAN KAMPEN, H. F. NIERSTRASZ u. J. VERSLUYS: Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Berlin: Julius Springer 1927.

2. Physiologie.

BETHE, A.: Vergleichende Physiologie der Blutbewegung. BETHES Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 7, 1. Hälfte, S. 1 f. 1926.
BRÜCKE, E. TH. v.: Die Bewegung der Körpersäfte. WINTERSTEINS Handbuch der vergleichenden Physiologie, Bd. 1, 1. Hälfte, S. 1007 f. 1925.
HOFMANN, F. B.: Allgemeine Physiologie des Herzens. NAGELS Handbuch der Physiologie des Menschen, Bd. 1, S. 223. 1909.
SKRAMLIK, E. v.: Herzmuskel und Extrareize. Jena: Gustav Fischer 1932.
TIGERSTEDT, R.: Die Physiologie des Kreislaufes, Bd. 1—4. Berlin-Leipzig: W. de Gruyter & Co. 1921.

B. Einzelabhandlungen.

ANDERSEN, K. TH.: Die Abhängigkeit der Herzschlagzahl und der Atembewegungen bei Knochenfischen von der Keimlingsgröße und der Temperatur. Z. vergl. Physiol. **11**, 56 (1929).
ARMSTRONG, PH. B.: Functional reactions in the embryonic heart accompanying the ingrowth and development of the vagus innervation. J. of exper. Zool. **58**, 43 (1931).
ARVANITAKI, A. et H. CARDOT: L'onde lente et l'onde brève de l'électrogramme auriculaire de la torpille. C. r. Soc. Biol. Paris **115**, 47 (1934).
BABÁK, E. u. J. HEPNER: Die Synchronie des Atem- und Herzrhythmus bei den Fischembryonen und der Einfluß der Temperatur. Fol. neurobiol. **6**, 367 (1912).
BAGLIONI, S.: (1) Die Bedeutung des Harnstoffes bei den Selachiern. Zbl. Physiol. **19**, 385 (1905).
— (2) Beiträge zur allgemeinen Physiologie des Herzens. Z. allg. Physiol. **6**, 71 (1907).
— (3) Der Atmungsmechanismus der Fische. Z. allg. Physiol. **7**, 177, 231 (1908).
BAKKER, N. C.: (1) Analyse des Elektrokardiogrammes des Aales (*Anguilla vulgaris* L.). Zbl. Physiol. **26**, 784 (1912).
— (2) Analyse des Elektrokardiogrammes auf Grund von am Aalherzen ausgeführten Untersuchungen. Z. Biol. **59**, 335 (1913).

¹ Das Schrifttum ist bis 1934 einschließlich berücksichtigt worden.

- BARRY, D. T., A. CHAUCHARD et B. CHAUCHARD: Recherches sur l'excitabilité des nerfs inhibiteurs cardiaques chez les sélaciens. C. r. Soc. Biol. Paris **105**, 458 (1930).
- BĚLEHRÁDEK, J.: (1) Sur la signification des coefficients de température. *Protoplasma* (Berl.) **7**, 232 (1929).
- (2) Influence de la température sur la fréquence cardiaque chez les embryons de la Roussette, *Scylliorhinus canicula* L. C. r. Soc. Biol. Paris **107**, 727 (1931).
- BENNINGHOFF, A.: Herz. Handbuch der vergleichenden Anatomie, Bd. 6, S. 467. 1933.
- BETHE, A.: (1) Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems, S. 400. Leipzig 1903.
- (2) Vergleichende Physiologie der Blutbewegung. BETHES Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 7, 1. Hälfte, S. 1. 1926.
- BIELIG, W.: (1) Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. II. Z. vergl. Physiol. **15**, 488 (1931).
- (2) Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. III. Z. vergl. Physiol. **15**, 590 (1931).
- BIÉTRIX: Distribution sanguine dans les lamelles branchiales des poissons. Soc. Philom. Paris 1894, No 6.
- BLASCHKO, H.: Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. II. Z. vergl. Physiol. **10**, 357 (1929).
- BOAS, J. E. V.: (1) Über Herz und Arterienbogen bei *Ceratodus* und *Protopterus*. Gegenbaurs Jb. **6**, 321 (1880).
- (2) Über den Conus arteriosus bei *Butirinus* und bei anderen Knochenfischen. Gegenbaurs Jb. **6**, 527 (1880).
- BOER, S. DE: (1) On the fibrillation of the heart. Teil II: On the relation between fibrillation of the heart and "gehäuften" extrasystoles. Versl. Acad. Wetensch. Amsterd., Wis- en natuurkd. Afd. **28**, 992 (1920); Proc. roy. Acad. Amsterd. **23**, 329 (1920).
- (2) Physiologie und Pharmakologie des Flimmerns. Erg. Physiol. I **21**, 1 (1921).
- (3) Über das Wesen und das Entstehen einfacher Extrasystolen und paroxysmaler Tachykardie. Z. exper. Med. **55**, 326 (1927).
- (4) Eine vergleichend-physiologische Untersuchung über die Herztätigkeit bei *Scyllium canicula*. Pubbl. Staz. zool. Napoli **9**, 43 (1928).
- (5) Quelques résultats nouveaux concernant la physiologie du coeur, obtenus au cours de recherches effectuées sur le coeur de la tortue et de la moule. Arch. néerl. Physiol. **14**, 254 (1929).
- BOTTAZZI, F.: (1) Über die Innervation des Herzens von *Scyllium canicula* und *Maja squinado*. Zbl. Physiol. **14**, 665 (1901).
- (2) Untersuchungen über das viscerale Nervensystem der Selachier. Z. Biol. **43**, 372 (1902).
- BREHMS Tierleben. III. Bd. 3./4. vollständig neubearbeitete Aufl. Leipzig-Wien 1914.
- BRINLEY, J. F.: (1) The effect of cyanide on the cardiac rhythm of embryos of *Fundulus heteroclitus*. Physiologic. Zool. **3**, 283 (1930).
- (2) A possibility of a sympathetic innervation of the fish heart. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **31**, 122 (1933).
- BRÜCKE, E. v.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Physiologie des Gefäßsystems. III. Über den Bulbus arteriosus der Fische. Denkschr. math.-naturwiss. Kl. Akad. Wiss. Wien **3** (1852).
- BRÜNINGS, W.: Zur Physiologie des Kreislaufes der Fische. Pflügers Arch. **75**, 599 (1899).

- CADIAT, M.: Sur l'influence du pneumogastrique et l'action de la digitaline sur les mouvements du coeur chez les squales. C. r. Acad. Sci. Paris **88**, 1136 (1879).
- CARLSON, A. J.: Contributions to the physiology of the heart of the California Hagfish (*Bdellostoma Dombeyi*). Z. allg. Physiol. **4**, 259 (1904).
- CITTERIO, V.: Capacità eritropoietica dell' endotelio cardiaco nella larva de „*Chimaera monstrosa*“. Monit. zool. ital. **42**, 284 (1931).
- DELCHÉF, J.: Sur la pulsation des sinus veineux chez l'anguille (*Anguilla fluviatilis*). Arch. internat. Physiol. **2**, 127 (1904/05).
- DOGIEL, J. u. K. ARCHANGELSKY: Der bewegungshemmende und der motorische Nervenapparat des Herzens. Pflügers Arch. **113**, 1 (1906).
- ECKSTEIN, A.: Zur funktionellen Differenzierung der Herzteile. Pflügers Arch. **157**, 541 (1914).
- EIGER, M.: Die physiologischen Grundlagen der Elektrokardiographie. Pflügers Arch. **151**, 1 (1913).
- ENGELMANN, TH. W.: (I) Beobachtungen und Versuche am suspendierten Herzen. II. Über die Leistung der Bewegungsreize im Herzen. Pflügers Arch. **56**, 149 (1894).
- (2) Beobachtungen und Versuche am suspendierten Herzen. III. Refraktäre Phase und compensatorische Ruhe in ihrer Bedeutung für den Herzrhythmus. Pflügers Arch. **59**, 309 (1895).
- (3) Über den Ursprung der Herzbewegungen und die physiologischen Eigenschaften der großen Herzvenen des Frosches. Pflügers Arch. **65**, 109 (1896).
- FRÉDÉRICQ, H.: (1) Aspects actuels de la physiologie du myocarde (I. Serie), p. 14. Paris 1927.
- (2) Mesure de la chronaxie du pneumogastrique cardiaque de la tortue au moyen d'un excitant isolé. C. r. Soc. Biol. Paris **105**, 884 (1930).
- (3) Les chronaxies de l'effet inotrope et de l'effet chronotrope du pneumogastrique de la tortue. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 1232 (1931).
- (4) Sur la chronaxie du nerf pneumogastrique cardiaque de la tortue. Arch. internat. Physiol. **34**, 427 (1931).
- (5) Einfluß der Vagusreizung auf die Erregbarkeit (Chronaxie) der verschiedenen Herzabschnitte. Zugleich eine Kritik von NOWINSKIS Versuchen. Z. Biol. **91**, 572 (1931).
- FRÉDÉRICQ, H. et A. BROUHA: Action du pneumogastrique sur la chronaxie du coeur des poissons. C. r. Soc. Biol. Paris **99**, 1233 (1928).
- FÜHNER, H.: Über eine Speisungsflüssigkeit für Selachierherzen. Z. allg. Physiol. **8**, 485 (1908).
- GASKELL, W. H.: On the innervation of the heart with especial reference to the heart of the tortoise. J. of Physiol. **4**, 43 (1883).
- GITTER, A.: (1) Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. V. Z. vergl. Physiol. **18**, 654 (1933).
- (2) Kapillarbeobachtungen an der Schwanzflosse von Fischen. Z. Kreislaufforsch. **25**, 375 (1933).
- GLASER, O.: Temperature and heart-rate in *Fundulus* embryos. Brit. J. exper. Biol. **6**, 325 (1929).
- GREENE: Bull. Bur. Fisheries **24**, 437 (1904). Zit. nach D. J. EDWARDS: Amer. J. Physiol. **33**, 242 (1914).
- GRÜTZNER, P.: Zur Physiologie der glatten Muskelfasern. Verh. Ges. dtsch. Naturforsch. Frankfurt a. M. **2 II**, 242 (1897).
- HARRIS, D. F.: On the haemoglobinometry and haemacytometry of the blood of the skate. J. of Physiol. **30**, 319 (1904).
- HEMMETER, J. C.: Zur Technik von Vagusexperimenten an Herzen von *Scyllium*, *Mustelus canis*, *Cynais canis*, *Carcharias littoralis*, *Squalus acanthias*. Z. biol. Techn. **2**, 221 (1912).

- HESSE, R.: Die Größe des Herzens bei den Wirbeltieren. Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie Bd. 7, 1. Hälfte, S. 132. 1926.
- HILL, L.: Further experiments on the influence of gravity on the circulation. *Zbl. Physiol.* **12**, 487 (1898).
- HINRICHS, M. A.: Ultraviolet "point radiation" focussed through a quartz rod and effect on *Fundulus* heart beat. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **27**, 354 (1930).
- HIS, W. jun.: Die Entwicklung des Herznervensystems bei Wirbeltieren. *Abh. math.-physik. Kl. sächs. Akad. Wiss. Leipzig* **18**, 1 (1893).
- HOFFMANN, C. E. E.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Nervus vagus bei Fischen. Inaug.-Diss. Gießen 1860.
- HOFFMANN, P.: Über Elektrokardiogramme von Evertebraten. *Arch. f. Physiol.* **1911**, 135.
- HYDE, J. H.: The effect of salt solutions on the respiration, heart beat, and blood pressure in the skate. *Amer. J. Physiol.* **23**, 201 (1908).
- HYMAN, A. S. and H. J. LOVEN: Chronic strophantin poisoning. Unusual disturbances of cardiac rhythm due to massive overdosage. *J. Labor. a. clin. Med.* **16**, 12 (1930).
- IZQUIERDO, J. J.: (1) On the influence of the extra-cardiac nerves upon sino-auricular conduction in the heart of *Scyllium*. *J. of Physiol.* **69**, 29 (1930).
- (2) Einfluß der extrakardialen Nerven auf die Herzleitung. *Arch. lat.-amer. Cardiol. y Hemat.* **1**, 137 (1931).
- JOLYET: De la pression du sang dans l'artère branchiale chez les poissons. *C. r. Soc. Biol. Paris, V. s. 4*, 254 (1875).
- KAZEM-BECK u. J. DOGIEL: (1) Beitrag zur Innervation des Herzens. *Arch. f. Anat.* **1880**, 325.
- (2) Beitrag zur Kenntnis der Struktur und der Funktion des Herzens der Knochenfische. *Z. Zool.* **37**, 247 (1882).
- (3) Zur Kenntnis der Herznerven. *Arch. mikrosk. Anat.* **24**, 11 (1885).
- KEITH, A. and FLACK: The form and nature of the muscular connections between the primary divisions of the vertebrate heart. *J. Anat. a. Physiol.* **41**, 172 (1907).
- KEITH, A. and I. MACKENZIE: Recent researches on the anatomy of the heart. *Lancet* **1910 I**, 101.
- KEYS, A. B.: The heart-gill preparation of the eel and its perfusion for the study of a natural membrane in situ. *Z. vergl. Physiol.* **15**, 352 (1931).
- KISCH, B.: (1) Zur vergleichenden Physiologie des Ventilverschlusses der Ostia arteriosa des Herzens. *Münch. med. Wschr.* **1927 I**, 85; *Z. Kreislaufforsch.* **19**, 49 (1927).
- (2) Über das Herzgewicht einiger Selachier. *Z. Kreislaufforsch.* **20**, 169 (1928).
- (3) Die Zentralwülste im Conus arteriosus der Selachier. *Anat. Anz.* **70**, 462 (1930).
- (4) Harnstoffuntersuchungen bei Selachiern. *Biochem. Z.* **225**, 197 (1930).
- KOEHNLEIN, H.: (1) Die refraktäre Phase der Überleitungsgebilde des Herzens in Abhängigkeit von der Leitungsrichtung. *Z. vergl. Physiol.* **18**, 10 (1932).
- (2) Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. VI. *Pubbl. Staz. zool. Napoli* **13**, 129 (1933).
- (3) Die Dauer der Erregungsübertragung im Herzen in Abhängigkeit von der zeitlichen Folge zweier Antriebe. *Z. Biol.* **94**, 211 (1933).
- KOLFF, M.: Untersuchungen über die Herztätigkeit bei Teleostiern. *Pflügers Arch.* **122**, 37 (1908).
- KRAWKOW, N. P.: Über die Wirkung von Giften auf die Gefäße isolierter Fischkiemen. *Pflügers Arch.* **151**, 583 (1913).

- KREIDL, A.: Über den Ursprung der Hemmungsnerven des Herzens bei Fischen. Pflügers Arch. **77**, 196 (1899).
- KROGH, A.: Anatomie und Physiologie der Kapillaren, S. 54f. Berlin 1924.
- KÜLBS, A.: Über das Reizleitungssystem im Herzen der Fische. Charité-Ann. **37**, 24 (1913).
- LAPICQUE, L.: L'excitabilité en fonction du temps. La chronaxie, sa signification et sa mesure. Paris 1926.
- LAURENS, H.: Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Reptilienherzen und ihre Störungen. Pflügers Arch. **150**, 139 (1913).
- LOEB, J. u. W. F. EWALD: Die Frequenz der Herztätigkeit als eindeutige Funktion der Temperatur. Biochem. Z. **58**, 177 (1914).
- LOEB, J. u. H. WASTENEYS: Über die Abhängigkeit der Zahl der Herzschläge vom Partialdruck des Sauerstoffes. Biochem. Z. **40**, 277 (1912).
- LOEWI, O.: Über humorale Übertragbarkeit der Herznervenwirkung. I. Mitt. Pflügers Arch. **189**, 239 (1921). (Im gleichen Archiv finden sich in den folgenden Jahren eine ganze Anzahl weiterer Abhandlungen über dieses Gebiet.)
- LUSSANA, F.: Azione comparata dell' urea e del cloruro di sodio sopra il cuore. Arch. di Fisiol. **6**, 473 (1909).
- LUTZ, BR. R.: (1) Reflex cardiac and respiratory inhibition in the elasmobranch fish, *Scyllium canicula*. Amer. J. Physiol. **90**, 439 (1929).
- (2) The innervation of the heart of the elasmobranch, *Scyllium canicula*. Amer. J. Physiol. **93**, 669 (1930).
- (3) The innervation of the heart of the elasmobranch, *Scyllium canicula*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **59**, 211 (1930).
- (4) The effect of adrenalin on the auricle of elasmobranch fishes. Amer. J. Physiol. **94**, 135 (1930).
- LYON, E. P.: A study of the circulation, blood pressure, and respiration of sharks. J. gen. Physiol. **8**, 279 (1926).
- MACKENZIE, L.: (1) The excitatory and connecting muscular system of the heart. 17. internat. med. Congr. 1913.
- (2) Zur Frage eines Koordinationssystems im Herzen. Verh. dtsch. path. Ges. **1910**, 90; Zbl. allg. Path. **21**, Erg.-H.
- MANGOLD, E.: Die Erregungsleitung im Wirbeltierherzen. Heft 25 der Sammlung anatomischer und physiologischer Vorträge. Jena: Gustav Fischer 1914.
- MARKOWSKY, S.: Über die Beeinflussung der Herztätigkeit durch die Temperatur. Biol. generalis (Wien) **9**, 231 (1933).
- MARTENS, G.: Über die Leistungsfähigkeit der Überleitungsgebilde des Herzens. Z. Biol. **1935**. Im Druck.
- MAYER, P.: Über Eigentümlichkeiten in den Kreislauforganen der Selachier. Mitt. zool. Stat. Neapel **8**, 307 (1888).
- MEYER, J. DE: Etude sur les altérations du courant d'action du coeur de *Scyllium canicula* L. Arch. internat. Physiol. **10**, 99 (1910); Zbl. Physiol. **25**, 27 (1911).
- MILNE-EDWARDS, H.: Leçons sur la physiologie et anatomie comparée, Tome 3, p. 321. Paris 1858.
- MINES, G. R.: (1) On the relations to electrolytes of the hearts of different species of animals. I. Elasmobranchs and Pecten. J. of Physiol. **43**, 467 (1912).
- (2) On the summation of contractions. J. of Physiol. **46**, 1 (1913).
- (3) On dynamic equilibrium in the heart. J. of Physiol. **46**, 349 (1913).
- MOORE, M. M.: Evidence for the enzymatic basis of heart-beat. Amer. J. Physiol. **45**, 188 (1918).

- NAKANO, J.: Zur vergleichenden Physiologie des Hisschen Bündels. II. Die atrioventrikuläre Erregungsleitung im Amphibienherzen. Pflügers Arch. **154**, 373 (1913).
- NUKADA, S.: Über die Automatie und die Koordination des Herzens. (Biologische Untersuchungen über das Herz des *Limulus longispina*.) Mitt. med. Fak. Tokyo **19**, 34 (1917).
- PARSONS, W. C.: The conus arteriosus in fishes. Quart. J. microsc. Sci. **73**, 145 (1929).
- PATON, G.: The reaction of the vertebrate embryo to stimulation in the associated changes in the nervous system. Mitt. Stat. zool. Neapel **18**, 544 (1907).
- POLIMANTI, O.: (1) Über die Asphyxie der Fische an der Luft und ihre postmortale Herz- und Muskelerregbarkeit. Arch. f. Physiol. **1911**, 287.
— (2) Influences des agents physiques: concentration, température sur l'activité du coeur embryonnaire des poissons. J. Physiol. et Path. gén. **13**, 797 (1911).
- PREYER, J.: (1) Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. V. Z. vergl. Physiol. **18**, 1 (1932).
— (2) Über die Störung des Herzrhythmus durch Extrasystolen. Z. vergl. Physiol. **18**, 667 (1933).
- PREYER, W.: Spezielle Physiologie des Embryos, S. 21. Leipzig 1885.
- PÜSCHEL, J.: Blutuntersuchungen bei einem Süßwasserteleostier (*Tinca vulgaris* Cuv.). Z. vergl. Physiol. **7**, 606 (1928).
- MCQUEEN, J. M.: Beobachtungen über das Herz eines Elasmobranchiers (*Raja clavata*). Z. Biol. **62**, 32 (1913).
- RÖSE, C.: Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Herzens der Wirbeltiere. Gegenbaurs Jb. **16**, 27 (1890).
- ROGERS, CH. G.: Studies upon the temperature coefficient of the rate of heart beat in certain living animals. Amer. J. Physiol. **28**, 81 (1911).
- ROSKAM, J.: La pulsation du coeur chez l'anguille (*Anguilla fluviatilis*). Arch. internat. Physiol. **15**, 116 (1919).
- SAALFELD, E. v.: Beobachtungen über den Coronarfluß im Reptilienherzen. Pflügers Arch. **228**, 652 (1931).
- SAPPEY, PH. C.: Etudes sur l'appareil mucipare et sur le système lymphatiques des poissons. Paris: Delahaye 1880.
- SCELLONG, F.: Untersuchungen über die Grundeigenschaften des Herzmuskels und ihre Beziehungen zueinander. I. Mitt.: Über die „unbeschränkte Auxomerie“ der Reizleitung. Z. Biol. **82**, 27 (1924).
- SCHOENLEIN, K.: Beobachtungen über Blutkreislauf und Respiration bei einigen Fischen, nebst einigen Bemerkungen über Vivisektionstechnik bei Fischen. Z. Biol. **32**, 511 (1895).
- SCHOENLEIN, K. et V. WILLEM: Observations sur la circulation du sang chez quelques poissons. Bull. Sci. France et Belg. **26**, 442 (1894).
- SCHROEDER, W. v.: Über die Harnstoffbildung der Haifische. Z. physiol. Chem. **14**, 576 (1890).
- SHEARER, E. M.: (1) Studies on the embryology of circulation in fishes. I. The veins of the abdominal wall. Amer. J. Anat. **46**, 393 (1930).
— (2) Studies on the embryology of circulation in fishes. II. Development of the arteries. Amer. J. Anat. **46**, 427 (1930).
- SIMPSON, W. W. and E. OGDEN: The physiological significance of urea. J. of exper. Biol. **9**, 1 (1932).
- SKRAMLIK, E. v.: (1) Die Bahnung der Erregung. Dtsch. med. Wschr. **1920 I**, 312; Pflügers Arch. **180**, 30 (1920).
— (2) Über den beschleunigenden Nerven des Froschherzens. Dtsch. med. Wschr. **1920 I**, 422; Zbl. Physiol. **34**, 349 (1919).

- SKRAMLIK, E. v.: (3) Über die Beziehungen zwischen der normalen und rückläufigen Erregungsleitung beim Froschherzen. *Pflügers Arch.* **184**, 1 (1920).
- (4) Über die anatomische Beschaffenheit der Überleitungsgebilde des Kaltblüterherzens. *Z. exper. Med.* **14**, 246 (1921).
- (5) Untersuchungen über die recht- und rückläufige Erregungsleitung beim Fischherzen. *Pflügers Arch.* **206**, 716 (1924).
- (6) Herzautomatiezentren vom Typus CHEYNE-STOKES. Abstracts of Communicat. to the 12. internat. Congr. held at Stockholm, 3. Aug. 1926, p. 154.
- (7) Über die Ursache der Schlagumkehr des Tunicatenherzens. *Z. vergl. Physiol.* **4**, 607 (1926).
- (8) Über die recht- und rückläufige Erregungsleitung im Herzen verschiedener Fischarten. *Z. vergl. Physiol.* **6**, 36 (1927).
- (9) Die Bahnung der Erregung beim Fischherzen. *Z. vergl. Physiol.* **6**, 53 (1927).
- (10) Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. I. *Z. vergl. Physiol.* **10**, 344 (1929).
- (11) Das Verhalten der Überleitungsgebilde zwischen Vorhof und Kammer gegenüber recht- und rückläufig übertragenen Antrieben. *Z. vgl. Physiol.* **13**, 626 (1930).
- (12) Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. I. *Z. vergl. Physiol.* **14**, 675 (1931).
- (13) Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. III. *Z. vergl. Physiol.* **15**, 514 (1931).
- (14) Über das führende Zentrum im Herzen von *Testudo graeca* L. *Z. vergl. Physiol.* **15**, 534 (1931).
- (15) Das Gesetz von der Erhaltung der physiologischen Reizperiode beim Herzen. *Ber. Physiol.* **61**, 375 (1931); *Naturwiss.* **20**, 863 (1932).
- (16) Herzmuskel und Extrareize. Jena: Gustav Fischer 1932.
- (17) Über die Wirkungsweise der Herznerven bei den Fischen. IV. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 275 (1932).
- (18) Über die Wirkung der Vagi auf das Herz von *Testudo graeca* L. *Z. vergl. Physiol.* **16**, 489 (1932).
- (19) Über den Blutdruck in der Tierreihe. *Verh. dtsh. Ges. Kreislauforsch.* 5. Tagg **1932**, 27.
- SLOOF, J. P.: Das Ventrikel elektrokardiogramm des Frosches und des Aals unter dem Einfluß radioaktiver Atome. *Onderz. Physiol. Labor. Utrecht* **6**, 3 (1922); *Ber. Physiol.* **15**, 268 (1923).
- STANNIUS, H.: (1) Das periphere Nervensystem der Fische. Rostock 1849.
- (2) Zwei Reihen physiologischer Versuche. *Arch. Anat., Physiol. u. wiss. Med.* **1852**, 85.
- (3) *Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere.* Berlin 1854.
- STRAUB, W.: Toxikologische Untersuchungen am Selachierherzen. *Z. Biol.* **42**, 363 (1901).
- THESEN, J.: Etude sur la biologie du coeur des poissons osseux. *Archives de Zool.* (3) **3**, 122 (1896).
- THORNER, M. W.: Recovery of the heart beat of *Fundulus* embryos after stoppage by potassium chloride. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **56**, 157 (1929).
- TRENDELENBURG, W.: (1) Über den Wegfall der kompensatorischen Ruhe am spontan schlagenden Froschherzen. *Arch. f. Physiol.* **1903**, 311.
- (2) Über den zeitlichen Verlauf der Refractärphase am Herzen. *Pflügers Arch.* **141**, 378 (1911).

- TROEMER, B.: Untersuchungen über die Herztätigkeit der Fische. IV. Z. vergl. Physiol. **16**, 463 (1932).
- TSCHERMAK, A. v.: (1) Physiologische Untersuchungen am embryonalen Fischherzen. Sitzgsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **118**, 1 (1909).
- (2) Zur Physiologie des embryonalen Herzens. Med. Klin. **1927 II**, 1176.
- (3) Über das Verhalten des embryonalen Fischherzens gegenüber dem konstanten Strom. Z. exper. Med. **68**, 452 (1929).
- VIERORDT, H.: Anatomische, physiologische und physikalische Daten und Tabellen zum Gebrauche für Mediziner, 2. Aufl., S. 29. Jena: Gustav Fischer 1893.
- VIGNAL: Recherches sur l'appareil ganglionnaire du coeur des vertébrés. Lab. d'hist. du College de France. Trav. de l'année 1881, p. 186; Arch. de Physiol. **13**, 694 (1881).
- VOLKMANN, W.: Hämodynamik, S. 178. Leipzig 1850.
- WALTHER, A.: Zur Lehre vom Tetanus des Herzens. Pflügers Arch. **78**, 597 (1899).
- WELCKER: Bestimmungen der Menge des Körperblutes und der Blutfärbekraft sowie Bestimmungen von Zahl, Maß, Oberfläche und Volum des einzelnen Blutkörperchens bei Tieren und bei Menschen. Z. ration. Med., III. s. **4**, 155 (1858).
- WENCKEBACH, K. F.: (1) Zur Analyse des unregelmäßigen Pulses. I. Z. klin. Med. **36**, 181 (1899).
- (2) Zur Analyse des unregelmäßigen Pulses. II. Z. klin. Med. **37**, 475 (1899).
- (3) Zur Analyse des unregelmäßigen Pulses. III. Z. klin. Med. **39**, 293 (1900).
- (4) Über die Dauer der kompensatorischen Pause nach Reizung der Vorkammer des Säugetierherzens. Arch. f. Physiol. **1903**, 57.
- WESLEY-MILLS, T.: The heart of the fish compared with that of menobranchus with especial reference to reflex inhibition and independent cardiac rhythm. J. of Physiol. **7**, 81 (1886).
- WESTENBRINK, H. G. K. et PH. ARONS: L'action du chlorure d'ammonium sur le coeur d'anguille isolé. Arch. néerl. Physiol. **15**, 238 (1930).
- WILLEM, V.: Le synchronisme cardiaque-respiratoire et son influence sur la structure de l'appareil bronchial. Ann. Soc. roy. zool. Belg. **61**, 125 (1931).
- McWILLIAM, J. A.: On the structure and rhythm of the heart in fishes, with especial reference to the heart of the eel. J. of Physiol. **6**, 192 (1885).
- ZWAARDEMAAKER, H.: (1) Die Alpha-Automatien des Herzens. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **43**, 287 (1923).
- (2) Über die Bedeutung der Radioaktivität für das tierische Leben. Erg. Physiol. **25**, 535 (1926).
- ZWAARDEMAKER, H. u. A. K. M. NOYONS: Das Elektrokardiogramm des isoliert pulsierenden Aalventrikels. Arch. di Fisiol. **7**, 369 (1909). Onderz. Physiol. Labor. Utrecht 5. Reihe **11**, 165 (1910); Zbl. Physiol. **25**, 27 (1911).

Das Schweben der Wasserorganismen.

Von WERNER JACOBS, München.

Mit 28 Abbildungen.

Diese Arbeit ist Herrn Geheimrat L. DOEDERLEIN zu seinem achtzigsten Geburtstag am 3. März 1935 verehrungsvoll zugeeignet.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Einleitung	132
B. Die Bedingungen des Schwebens	133
I. Die Innenfaktoren	134
1. Das spezifische Gewicht des Körpers	134
2. Der Formwiderstand	136
3. Die aktive Bewegung	137
II. Die Außenfaktoren	139
1. Die Dichte des Wassers	139
2. Die Zähigkeit des Wassers	140
3. Die Wasserbewegung	141
III. Das Zusammenwirken aller Faktoren	143
C. Die Schwimmer	145
I. Die typischen Formen	145
II. Morphologische Anpassungen an das Leben im freien Wasser- raum	147
1. Vergrößerung des Formwiderstandes	147
2. Herabsetzung des Übergewichts.	152
III. Anpassungen der Schwimmer an veränderte Schwebebedin- gungen	153
1. Die Verteilung im Wasserraum	153
2. Autotomie und Regeneration	153
3. Die Fanggehäuse der Copelaten	154
4. Cyklomorphosen	155
D. Die Schwebler	162
I. Die gelegentlichen Schwebler	163
II. Die echten Schwebler	165
1. Schweben durch leichte Flüssigkeiten	167
a) Leichte Zellsäfte	167
b) Gallerte als Schwebemittel	174
c) Fett als Schwebemittel	175
2. Schweben durch Gase	176
a) Die Schwimmblase der Fische	177
α) Die Theorien von BORELLI und MOREAU	177
β) Das Hineinbringen von Gas in die Schwimmblase	182
γ) Das Entfernen von Gas aus der Schwimmblase	187
δ) Die Koordination der Volumregulation	189
b) Schwimmblasen bei <i>Corethra</i>	193
c) Andere Gasschwebler	196
3. Oberflächenvergrößerung bei echten Schweblern	198

	Seite
III. Die überkompensierten Systeme (Systeme leichter als Wasser)	199
1. Auftrieb durch Flüssigkeiten	200
2. Auftrieb durch Gas	200
a) Das Schwimmblasenprinzip	201
b) Das Schwimmgürtelprinzip	204
c) Das Floßprinzip	205
Literatur	208

A. Einleitung.

Das Leben auf unserer Erde ging einst — so dürfen wir wohl mit Recht sagen — vom Wasser aus. Heute finden wir zwar die größere Artenzahl auf dem Lande (etwa $\frac{4}{5}$ aller Arten, vgl. HESSE 1924), da die Umweltbedingungen auf dem Lande ungleich mannigfaltiger als im Wasser sind. Aber es gibt auch heute noch Tierstämme, deren Vertreter ausschließlich Wasserbewohner sind (Coelenteraten, Echinodermen).

Die Eroberung des Lebensraumes ist bei Land- und Wassertieren in bezeichnender Weise verschieden. Alle Landbewohner — Tiere und Pflanzen — sind irgendwie an den Boden gefesselt; nur zeitweise können einige Vertreter sich in den freien Luftraum hinauswagen. Im Wasser aber finden wir neben Bewohnern des Bodens und der oberen Grenzfläche, der Wasseroberfläche eine ungemein reiche Lebewelt, die sich dauernd oder während eines Teils des Individuallebens im freien Wasserraum aufhält. Dies Leben im freien Wasserraum aber verlangt eine Reihe besonderer Anpassungen, die den Aufenthalt hier überhaupt erst möglich machen. Es gilt für diese Lebewesen vor allem das Problem des spezifischen Gewichts zu lösen.

Durch eine Reihe von Untersuchungen sind wir heute über das spezifische Gewicht oder — was annähernd das gleiche besagt — die Dichte des Protoplasmas unterrichtet. In der Tabelle I sind einige Ergebnisse neuerer Forschungen zusammengestellt (weitere, auch ältere Angaben bei LEONTJEW 1926b). Als Mittelwert für das spezifische Gewicht von „normalem Protoplasma“ können wir demnach die Zahl 1,045—1,050 angeben. Da nun das spezifische Gewicht des Wassers, auch des relativ schweren Seewassers (z. B. bei Salzgehalt von 30‰ und 10^0 Dichte = 1,023) unter diesem Wert bleibt, besteht ein Übergewicht des Plasmas gegenüber dem umgebenden Medium, das ein Lebewesen im freien Wasserraum zu Boden ziehen müßte, wenn nicht seine Wirkung irgendwie ausgeglichen würde. Uns interessiert hier die Frage, wie dieser Ausgleich zustande kommt; anders ausgedrückt lautet die Frage: Wie wird das Absinken der im freien Wasserraum lebenden Organismen verhindert?

Dies Problem des Schwebens hat die Geister beschäftigt, solange es eine Erforschung des Lebensraumes des Wassers gibt. Wir besitzen

auch mehrere Abhandlungen, in denen das Problem grundlegend und zusammenfassend dargestellt ist (z. B. SCHÜTT 1892, BRANDT 1892, OSTWALD 1902 und 1903, WOLTERECK 1908 und 1913, STEUER 1910, OLTMANN 1922, HESSE 1924, 1935, LENZ 1928, THIENEMANN 1925, 1926, 1932). Es bedarf daher wohl einer kurzen Begründung für die vorliegende Arbeit.

Bisher haben sich fast ausschließlich die Planktonforscher mit dem Schwebeproblem befaßt und daher vor allem die Lebewelt des „Planktons“ behandelt. Es war mein Bestreben, auch die Lebewelt des „Nektons“, für die die Lage nicht anders ist als für die Plankter, in die Betrachtung einzuziehen. Ferner liegt es im Wesen der Sache, daß auch die Lebewesen der Wasseroberfläche („Neuston“ und „Pleuston“ der Limnologen) zu behandeln sind, soweit es sich um echte Wasserorganismen handelt und das Problem des spezifischen Gewichts eine Rolle spielt.

Es soll versucht werden, einerseits die Fülle der Erscheinungen in ein übersichtliches System zu bringen, andererseits aber auch gut untersuchte Beispiele ausführlicher zu behandeln, als in den bisherigen Übersichten der Fall zu sein pflegt. Dabei wird sich zeigen, daß es hier noch sehr viele Fragen zu beantworten gibt; auf diese Lücken in unserem Wissen soll vor allem hingewiesen werden. Das Schrifttum über unser Thema ist außerordentlich umfangreich; hat sich doch fast jeder Planktonforscher einmal mit dem Schwebeproblem befaßt. Die Literaturliste macht daher keinen Anspruch auf Vollständigkeit; es wurde nach bestimmten Gesichtspunkten ausgewählt. Insbesondere für die ältere Literatur muß auf die bestehenden Zusammenfassungen verwiesen werden.

B. Die Bedingungen des Schwebens.

Besitzt ein Körper (ohne aktive Eigenbewegung) ein Übergewicht gegenüber dem Wasser, so sinkt er mit einer bestimmten Geschwindigkeit ab; er schwebt, wenn ein Übergewicht fehlt, er steigt auf, wenn er leichter ist als Wasser. Was geschieht, hängt, so betrachtet, allein von der Größe des Übergewichts ab. Sehen wir aber die relative Bewegung des Körpers zum Wasser (Absinken bzw. Aufsteigen) für sich an, so ist klar, daß die Sink- bzw. Steigegeschwindigkeit ihrerseits von einer Reihe von Faktoren abhängt, die teils im Organismus selbst, teils im umgebenden Medium liegen. Wir wollen diese Faktoren der Reihe nach behandeln.

OSTWALD (1902, 1903) hatte „Schweben“ als ein „Sinken mit unendlich kleiner Geschwindigkeit“ aufgefaßt und damit das Schweben als Spezialfall unter den höheren Begriff des Sinkens untergeordnet. Das kann man tun. Die Frage nach der Größe der Sinkgeschwindigkeit tritt damit in den Mittelpunkt des Problems.

I. Die Innenfaktoren.

Wir setzen einmal den Fall, daß die im umgebenden Medium wirkenden Faktoren konstant bleiben. Dann hängt die Größe und Art der Sinkgeschwindigkeit zunächst von der Größe des Übergewichts des Lebewesens ab; d. h., da wir das spezifische Gewicht des Mediums als konstant annehmen, von dem

1. spezifischen Gewicht des Körpers.

Aus den Angaben der Tabelle 1 geht für eine Reihe von Süß- und Seewasserorganismen hervor, daß ihr spezifisches Gewicht größer

Tabelle 1. Spezifisches Gewicht des Protoplasmas.

Art	Spezifisches Gewicht	Untersucher
<i>Scenedesmus</i> sp. (Alge)	1,07—1,15 1,098 (12,4 ⁰)	ALLISON 1924
<i>Fuligo varians</i> (Myxomycet) . .	1,045	LEONTJEW 1927
<i>Naegleria</i> sp. (Amöbe)	1,043 (15,0—15,7 ⁰)	LEONTJEW 1926a, b
<i>Gonostomum</i> sp., Cysten	1,057 (12,4 ⁰)	ALLISON 1924
<i>Colpoda</i> sp., Cysten, 4 Tage alt.	1,042 (12,4 ⁰)	ALLISON 1924
<i>Paramaecium</i>	1,048—1,049	LYON 1905
<i>Paramaecium</i>	1,038—1,039	KANDA 1918 (nach LEONTJEW 1926b)
<i>Paramaecium</i>	1,038	FETTER 1926
<i>Planaria lugubris</i>	1,055	BRESSLAU 1913
<i>Mesostoma ehrenbergi</i>	1,02	BRESSLAU 1913
<i>Chaetopterus</i> , Eier, unbefruchtet.	1,0865 (19,5 ⁰)	LYON 1907
<i>Brachionus bakeri</i> (Rotator.) . .	1,025	LUNTZ 1929
<i>Cumingia</i> , Eier (Moll.)	1,04853	HEILBRUNN 1926
<i>Arbacia</i> , Eier, unbefruchtet . .	1,081—1,087 (19,5 ⁰)	LYON 1907
<i>Arbacia</i> , Eier	1,04853 bis 1,0656	HEILBRUNN 1926
<i>Asterias</i> , Eier, unbefruchtet . .	1,066—1,071 (19,5 ⁰)	LYON 1907

als das ihrer Umwelt ist. Die Angaben der Tabelle 1 sind nach einem ganz bestimmten Gesichtspunkt gesammelt und gelten eben nur für Organismen oder organische Substanzen (Teile von Myxomyceten), die man als „plasmatisch“ bezeichnen darf. Mögen diese Zahlen auch im allgemeinen für „Protoplasma“ richtig sein, so gelten sie doch nicht für eine ganze Reihe anderer Substanzen des tierischen oder pflanzlichen Körpers. Skelettsubstanzen sind in der Regel schwerer als Protoplasma [BÜTSCHLI (1908) findet z. B. für die Kalkschalen von *Orbitolites* 2,737, von *Argonauta argo* 2,609, für Kieselskelete von Diatomeen 2,071 als spezifisches Gewicht]; andererseits gibt es Substanzen in Tier- und Pflanzenkörpern, die leichter sind als Wasser: Fette, Öle, Gase usw. Die Körpersubstanzen können

ferner noch in verschieden starker Weise mit Wasser durchsetzt sein; MEYER (1914) findet z. B. bei *Spatangus purpureus* 55,01%, bei *Gammarus pulex* 73,91%, bei *Limnaea stagnalis* 90,63%, bei *Aurelia aurita* (aus der Kieler Föhnde) 98,22% Wassergehalt (weitere Angaben bei DELFF 1912). So kommt es, daß schließlich das spezifische Gewicht des Körpers als Ganzes bei verschiedenen Organismen ganz verschieden ist; diese Tatsache wird für die weitere Betrachtungsweise von ausschlaggebender Bedeutung sein.

Ein einmal gefundener Wert für das spezifische Gewicht gilt jedoch keineswegs schlechthin. Denn das spezifische Gewicht eines Organismus kann sich ändern, in Abhängigkeit von der Lebensweise, bald schnell, bald langsam. LEONTJEW (1928) hatte das spezifische Gewicht des Plasmas des Myxomyceten *Fuligo varians* auf etwa 1,040 bestimmt; für die Sporen dieser Art fand er im Mittel 1,250. ALLISON (1924) fand für 4 Tage alte Cysten von *Colpoda* das spezifische Gewicht 1,042, für 20 Tage alte 1,061. Für pelagische Fischeier wird von mehreren Seiten angegeben, daß sie mit fortschreitender Entwicklung des Embryos schwerer werden (FRANZ 1910, HENSEN-APSTEIN 1897, JACOBSEN-JOHANSEN 1908, SCHNAKENBECK 1925). LUNTZ (1929) findet, daß im Juli gefangene Exemplare des Rädertieres *Euchlanis triquetra* spezifisch etwas leichter sind als im Mai gefangene.

Wieso der wechselnde Wassergehalt des Plasmas das spezifische Gewicht beeinflusst, fand LEONTJEW (1927) ebenfalls am Protoplasma von *Fuligo varians*. Gegenüber dem normalen Wert 1,040 (Wassergehalt etwa 83%) fand er kurz nach einem Regen den Wert 1,016 (Wassergehalt 94%).

Die spezifischen Gewichte können sich also recht schnell ändern, z. B. auch im Zusammenhang mit der Nahrungsaufnahme. Bei *Daphnia pulex* hat EYDEN (1923, zitiert nach JOHANSEN 1925) festgestellt, daß das spezifische Gewicht sich in Abhängigkeit vom Stoffwechsel ändert: erhöhtes spezifisches Gewicht kurz nach Fütterung, geringeres nach Hungern. Mit diesen Angaben paßt vielleicht der Befund von FRITZSCHE (1917) zusammen, daß die Gefrierpunktniedrigung des Daphnienblutes bei guter Ernährung relativ groß ist. EYDEN fand ferner, daß das spezifische Gewicht von *D. pulex* sich im Laufe von 24 Stunden in regelmäßiger Weise ändert, daß es kurz nach Sonnenaufgang am größten, in der Nacht zwischen 22 Uhr und 4 Uhr am geringsten ist; dies höchstwahrscheinlich auch in Abhängigkeit von der Nahrungsaufnahme. Die mit Hilfe von gasgefüllten Schwimmblasen im Wasser schwebende Mückenlarve *Corethra (Sayomyia)* ist kurz nach der Mahlzeit „zu schwer“, sie muß sich immer aufs neue wieder einregulieren (FRANKENBERG 1915; vgl. S. 195).

Diese wenigen Beispiele mögen hier genügen; wir werden später noch eingehender auf derartige Änderungen des spezifischen Gewichts,

insbesondere als Anpassungen an veränderte Schwebbedingungen, einzugehen haben. Wir erkennen aber, daß das spezifische Gewicht der Lebewesen wohl einer der veränderlichsten Faktoren in dem System der Schwebbedingungen ist.

2. Der Formwiderstand.

Schon bald, nachdem man sich eingehender mit der Kleinlebewelt des freien Wasserraumes zu beschäftigen begann, ist auf die oft bizarre Gestalt mancher Lebewesen hingewiesen worden. Die Deutung, daß es sich hierbei um eine Schwebanpassung handle, lag auf der Hand. Es blieb jedoch OSTWALD (1902, 1903) vorbehalten, die Gesamtheit der Erscheinungen, die wir hier mit ihm als „Formwiderstand“ bezeichnen wollen, genauer zu analysieren.

Ein Quarzsteinchen sinkt im Wasser schnell und mit bestimmter Geschwindigkeit unter. Die feinen Staubteile des zermahlene Steinchens können lange im Wasser aufgeschwemmt bleiben. Dies oft genannte Beispiel zeigt klar die Bedeutung der „relativen Oberfläche“, d. h. des Verhältnisses von Oberfläche zum Volumen. Ein kleiner Körper hat eine relativ große Oberfläche und muß unter gleichbleibenden Bedingungen langsamer sinken als ein größerer (vgl. z. B. BRANDT 1895, ZELNY und McKEEHAN 1910). Ferner aber sinkt ein Körper von bestimmtem Volumen um so langsamer, je stärker seine Gestalt von der Kugelform abweicht und z. B. durch allerhand Fortsätze ein bizarres Aussehen bekommt. Dadurch wird aber nicht nur die Gesamtoberfläche vergrößert, sondern in der Regel vor allem die sog. „Unterfläche“ oder Vertikalprojektion, die für die Sinkgeschwindigkeit von außerordentlicher Bedeutung ist. Ein blattförmiger Körper fällt langsamer, wenn seine Fläche, als wenn seine Kante nach unten gekehrt ist.

Dies alles erscheint so selbstverständlich, daß vermutlich deshalb wenig quantitative Untersuchungen an lebenden Objekten vorliegen. WAGLER (1933b) fand, daß Blaufelcheneier (spezifisches Gewicht 1,082) fast genau so schnell fallen wie Maräneneier (spezifisches Gewicht 1,018), trotz der verschiedenen spezifischen Gewichte; dies dürfte auf der geringeren Größe, d. h. der größeren relativen Oberfläche der Blaufelcheneier beruhen (Durchmesser der Blaufelcheneier 2,47 mm, der Maräneneier 3,16 mm im Durchschnitt). Wir weisen ferner auf die Fallversuche von LOHMANN (1893) mit der Wassermilbe *Halacarus spinifer* hin. Bei plötzlicher Erschütterung fallen die Tiere in einen Starrezustand, in dem die Beine in verschiedensten Stellungen stehen bleiben. Tiere mit angezogenen Beinen durchfallen eine bestimmte Wasserstrecke schneller als Tiere mit gespreizten Beinen. Flachliegende narkotisierte Rädertiere sinken viel langsamer als senkrecht stehende (LUNTZ 1928). *Sagitta* sinkt in senkrechter Stellung schneller ab als in waagrechtlicher (KUHLE 1928).

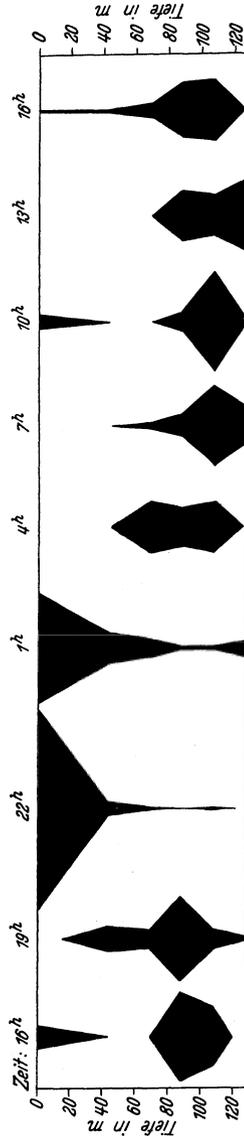
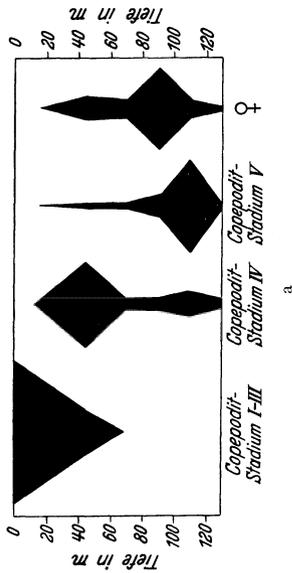
So klar die physikalischen Verhältnisse auch liegen, sie sind doch nicht immer richtig erkannt worden. Gelegentlich kann man lesen, daß ein voluminöser Organismus langsamer absinkt als ein kleiner, weil die Oberfläche beim ersteren größer ist (z. B. SCHÜTT 1892); hier wurde absolute und relative Oberfläche miteinander verwechselt. Bei Planktonorganismen tritt nicht selten Koloniebildung auf (viele Planktonalgen). Diese Koloniebildung wird oft als Schwebearbeitung aufgefaßt, meistens mit der Begründung, daß dadurch eine größere Oberfläche entsteht (z. B. SCHÜTT 1892, SCHRÖTER 1897, NATHANSOHN 1910, HUSTEDT 1930). Bei der Aggregation von Einzelzellen zu Verbänden wird aber auf jeden Fall die relative Oberfläche verkleinert; unter sonst gleichen Bedingungen muß also eine Zellkolonie schneller sinken als die Einzelzellen. Das hat GROSSMANN (1921) an der Alge *Scenedesmus caudatus* auch tatsächlich nachgewiesen. (Beachte auch die geringere Suspensionsstabilität der roten Blutkörperchen im Schwangerenblut, die auf der Neigung zur Agglutination beruht. FÄHRAEUS 1918, LINZENMEIER 1920.) Wenn also wirklich eine Zellkolonie langsamer sinken sollte als die Einzelzellen — was meines Wissens nicht beobachtet ist — so kann das nicht an der Oberflächenänderung liegen.

Was wir unter „Formwiderstand“ verstehen, ist also keine einfache Erscheinung, nicht einmal bei Körpern von einfacher geometrischer Gestalt, geschweige denn bei organischen Gebilden, deren Gestalt in der Regel mathematisch kaum faßbar ist. Eine wesentliche Rolle bei dem Fall von Körpern spielen auch die Strömungserscheinungen in der Umgebung des Körpers. Ein kegelförmiger Körper wird verschieden schnell sinken, je nachdem die Spitze oder die Basis nach unten gekehrt ist; und doch sind sich hier Oberfläche und Vertikalprojektion gleichgeblieben. Es kommt hier auf die Größe des Staudrucks vor dem Körper und auf die Art der Wasserströmung zu den Seiten und hinter dem Körper an. Je stärker er von der Tropfenform abweicht, desto eher ist Gelegenheit zur Ablösung der am Körper entlang strömenden Wasserlamellen und damit zur Bildung von Wirbeln gegeben, die ebenfalls die Bewegung des Körpers gegenüber der Flüssigkeit herabsetzen. Ein beträchtlicher Teil alles dessen, was unter dem Begriff „Formwiderstand“ zusammengefaßt wird, geht auf das Konto solcher kraftzehrenden und damit die Relativgeschwindigkeit herabsetzenden Wirbelbildungen an und hinter dem durch die Flüssigkeit bewegten Körper (vgl. GEIGER-SCHEEL, PRANDTL 1931).

3. Die aktive Bewegung.

Die meisten Organismen, die wir hier behandeln, gehören zum „Plankton“. Es gehört zur Begriffsbestimmung des Plankton, daß die Bedeutung der Einzelbewegung der Organismen hintangestellt

wird. Und doch ist eben diese Eigenbewegung für viele typische Plankter von vitaler Bedeutung. Bei vielen Planktern wird das Absinken ausschließlich durch Eigenbewegung verhindert (vgl. z. B. WOLTERECK 1913). Eine tote oder betäubte *Daphnia* sinkt sofort und recht schnell herab, während sich das lebende Tier zeit seines Lebens durch den Schlag seiner Ruderantennen im freien Wasserraum hält. Die aktive Bewegung kann je nach Stärke und Richtung eine



durch Übergewicht gegebene Sinkgeschwindigkeit herabsetzen, aufheben, in Aufsteigen verwandeln; sie kann sie andererseits auch beschleunigen.

Viele Plankter sind vermöge ihrer Eigenbewegung Veränderungen und Bewegungen ihrer Umwelt durchaus nicht so preisgegeben, wie man nach der Begriffsbestimmung annehmen sollte. Wir wissen, daß manche Plankter in verhältnismäßig kurzer Zeit beträchtliche vertikale Wanderungen ausführen können. Erwähnt seien die bekannten periodischen Tageswanderungen z. B. von Planktonkrebsen (vgl. STEUER

Abb. 1. Verteilung des Copepoden *Calanus finmarchicus* im Wasserraum, Loch Fyne, Schottland (aus NICHOLLS 1933). a Aufenthaltsort verschiedener Stadien zur gleichen Zeit: 11. Juli 1932, 19 Uhr. b Wanderung der Weibchen im Verlauf von 24 Stunden: 11. Juli 1932, 16 Uhr bis 12. Juli, 16 Uhr¹.

¹ Die meisten Abbildungen wurden von Dr. R. EHRLLICH gezeichnet.

1910, RUTTNER 1914), die in den hellen Tagesstunden die oberen Wasserschichten meiden. Ausschlaggebend ist hier offenbar das Verhalten zum Licht. Diese Wanderungen können unter Umständen beträchtliche Ausmaße annehmen. HAEMPEL (1930) gibt z. B. an, daß *Daphnia* und *Diaptomus* im Vierwaldstätter See bei der täglichen Vertikalwanderung 40—50 m zurücklegen; *Heterocope* durchwandert im Bodensee 50—70 m (WAGLER, mündliche Mitteilung). Vertikalwanderungen ähnlichen Ausmaßes hat JOHANSEN (1925) für junge Fischlarven in der Ostsee festgestellt. Für *Calanus finmarchicus* an der kalifornischen Küste fand ESTERLY (1911), daß die Tiere sich abends meist an der Oberfläche, während der hellen Tagesstunden dagegen in etwa 350 m Tiefe aufhalten. In 24 Stunden müssen die Tiere also diese hohe Wassersäule zweimal durchschwimmen, davon einmal in 2—4 Stunden in der Richtung nach aufwärts. Ähnliche Wanderungen geringeren Ausmaßes wies NICHOLS (1933) bei *Calanus finmarchicus* an der britischen Küste nach; sehr deutlich ergab sich dabei, daß die verschiedenen Entwicklungsstadien des Krebses sich ganz verschieden verhalten (Abb. 1 a, b). Die Stimmung der Organismen gegenüber den Einflüssen der Außenwelt, die dadurch bedingte Art der Eigenbewegung und damit der Verteilung im Raum ist also sehr wechselnd.

II. Außenfaktoren.

Wir setzen den Fall, daß die im Organismus liegenden Faktoren sich nicht ändern. Wir nehmen ferner an, daß der betreffende Organismus schwerer ist als das Wasser und sich nicht aktiv bewegt. Er wird dann im Wasser mit einer ganz bestimmten Geschwindigkeit absinken. Die Sinkgeschwindigkeit aber ändert sich mit der Beschaffenheit des Wassers; sie hängt ab von der

1. Dichte des Wassers.

Ein und derselbe Körper sinkt in Wasser von größerer Dichte langsamer als in Wasser von geringerer Dichte. Die Dichte des bewohnten Wassers, d. h. einer wäßrigen Lösung aber hängt wiederum von verschiedenen Umständen ab, z. B. von der Temperatur und dem Salzgehalt: je höher die Temperatur und je niedriger der Salzgehalt, desto geringer die Dichte, desto größer damit zugleich das Übergewicht des sinkenden Körpers und desto größer die Sinkgeschwindigkeit. Destilliertes Wasser hat bei 4° das spezifische Gewicht 1, bei 20° 0,998; Meerwasser von 0° hat bei 10,14⁰/₁₀₀ Salzgehalt das spezifische Gewicht 8,13 (abgekürzt für: 1,00813), bei 29,99⁰/₁₀₀ Salzgehalt 24,1. Im Atlantischen Ozean nimmt in der gemäßigten Zone mit der Tiefe der Salzgehalt und die Temperatur ab. Daß nach der Tiefe zu mit dem größer werdenden Wasserdruck auch die Dichte des Wassers steigt, hat sicher nur eine geringe

Bedeutung. Aus dem Zusammenwirken aller dieser Faktoren ergibt sich z. B., daß an der betreffenden Stelle die Dichte des Wassers nach der Tiefe zu etwas steigt (Tabulae biol. 1927, LANDOLT-BÖRNSTEIN 1923). Es besteht also die Möglichkeit, daß ein absinkender Organismus — falls sein spezifisches Gewicht unverändert bleibt — in der Tiefe langsamer sinkt.

2. Die Zähigkeit des Wassers.

Es liegt auf der Hand, daß ein Körper bei Gleichbleiben aller anderen Bedingungen um so langsamer in einem flüssigen Medium absinkt, je schwerer es ihm gelingt, den Zusammenhalt der Flüssigkeitsteilchen zu durchbrechen. Vor allem OSTWALD (1902, 1903) hat auf die Bedeutung dieses Umstandes für die Planktonlebewesen hingewiesen. Die „Zähigkeit“, „innere Reibung“ oder „Viskosität“ des

Tabelle 2. Abhängigkeit der Zähigkeit des Meerwassers von Temperatur und Salzgehalt, die Zähigkeit von reinem Wasser bei $0^{\circ} = 100$ gesetzt (LANDOLT-BÖRNSTEIN 1923).

Temperatur	Salzgehalt			
	0‰	10‰	20‰	30‰
0°	100,0	101,7	103,2	104,5
10°	63,6	64,9	66,2	67,5
20°	56,2	57,4	58,6	59,9
25°	49,9	51,0	52,1	53,3

Wassers oder einer wäßrigen Lösung aber ist in Abhängigkeit von mehreren Faktoren sehr verschieden. Sie nimmt zu mit wachsendem Salzgehalt und abnehmender Temperatur; in Tabelle 2 treten diese Beziehungen klar hervor. Dabei zeigt sich vor allem der Einfluß der steigenden Temperatur: Der Zähigkeitsgrad hat bei Erwärmung um 25°

um die Hälfte abgenommen; der wechselnde Salzgehalt ist demgegenüber von viel geringerer Bedeutung.

Auf Grund dieser Tatsachen wäre also anzunehmen — was OSTWALD auch tut (und nach ihm manche andere Forscher, z. B. WESENBERG-LUND 1910, LENZ 1928) —, daß ein und derselbe Körper in Wasser von 25° doppelt so schnell sinkt als in Wasser von 0° .

Schon bevor OSTWALD auf die Bedeutung der Zähigkeitsänderungen hinwies, hatte BRANDT (1895) bei Fallversuchen mit hohlen Glas- kugeln gefunden, daß diese in warmem Wasser bedeutend schneller sinken als in kaltem; er führte dies auf die Änderung des spezifischen Gewichts des Wassers zurück. Versuche mit Wasserorganismen liegen kaum vor. Der durch Viskositätsmessungen geführte Nachweis der Beziehungen zwischen Zähigkeit und Temperatur durch OSTWALD war offenbar so überzeugend, daß eine Nachprüfung am Organismus überflüssig schien. Die Sachlage wird nun dadurch kompliziert, daß sich mit der Temperatur nicht nur die Zähigkeit, sondern immer auch das spezifische Gewicht des Wassers ändert. Beide Faktoren ändern sich jedoch gleichsinnig. Man sollte also erwarten, daß ein

Organismus in wärmerem Wasser noch schneller fällt, als sich allein schon aus der Zähigkeitsänderung ergibt.

Als endlich einmal derartige Fallversuche mit Daphnien gemacht wurden (BOWKIEWICZ 1929), zeigte sich überraschenderweise, daß das gleiche Individuum (*Daphnia magna* STRAUS, narkotisierte oder mit Formol fixierte Tiere) in warmem Wasser wohl schneller absinkt als in kaltem, aber doch nicht um soviel schneller, als man nach der Abnahme der Zähigkeit des Wassers erwarten sollte. Es wurde errechnet, daß die Sinkgeschwindigkeit sich hier bei einem Temperaturunterschied von 25—0° um etwa 41 % ändert, während sich die Viskosität im gleichen Bereich um 100 % ändert. Hier spielen also andere Faktoren mit, die die von OSTWALD und dann auch von WESENBERG-LUND so stark hervorgehobene Bedeutung der Zähigkeit des Mediums nicht so zur Wirkung kommen lassen. Was das für Faktoren sind, wissen wir noch nicht. Der Krebskörper selber könnte sich mit der Temperatur geändert haben; ferner spielen wohl die Formen des sinkenden Körpers und die dadurch beim Absinken hervorgerufenen Strömungs- und Wirbelungserscheinungen eine Rolle.

3. Die Wasserbewegung.

Wir hatten bisher stillschweigend vorausgesetzt, daß der Körper sich in einem vollkommen unbewegten Wasser befindet. In der Natur ist das jedoch selten, man kann wohl sagen, niemals der Fall, auch in den sog. ruhenden Gewässern, auf die wir uns hier beschränken.

Zwei Bewegungsweisen des Wassers wollen wir betrachten, die großen Strömungen und die sog. turbulente Bewegung. In den Strömungen, wie wir sie hier meinen, werden große Wassermassen verfrachtet, meistens in horizontaler, gelegentlich auch in vertikaler Richtung. Es liegt auf der Hand, daß solche Wasserversetzungen Organismen mitführen und daher für die Verteilung der Organismen im Wasserraum von ausschlaggebender Bedeutung sein können. Für unser Problem sind sie insbesondere dann wichtig, wenn sie sich in der Senkrechten erstrecken und so unmittelbar das Absinken beeinflussen.

Wichtiger noch dürften die Erscheinungen der Turbulenz sein. Unter Turbulenz verstehen wir die ungeordnete, wirbelnde Bewegung von Wasserkörpern verschiedener Größe. Organismen, die sich in diesen Wirbeln befinden, können von ihnen mitgerissen werden.

Stellen wir uns vor, ein solcher Wirbel bewege sich um eine horizontale Achse, so besteht die Möglichkeit, daß ein Körper mit Übergewicht von der Kraft dieses Wirbels gehalten und vor dem Absinken bewahrt wird; je größer die Wirbelgeschwindigkeit und je kleiner die Sinkgeschwindigkeit eines Teilchens ist, desto leichter kann es von dem Wirbel getragen werden. Diese Vorstellungen wurden zuerst

für die Wirbelungen und Staub- oder Wasserteilchen in der Atmosphäre abgeleitet (SCHMIDT 1913, WEGENER 1920), sie lassen sich sinngemäß aber auch auf Wasser und die Teilchen im Wasser übertragen (KÖPPEN 1921, SCHMIDT 1925).

Turbulenz entsteht auf verschiedene Weise. Häufig tritt sie in manchen Strömungen auf, ausgelöst in erster Linie wohl durch Unebenheiten und Unregelmäßigkeiten am Rande der Strömung (Flußbett, Bett der Meeresströmungen). Aber auch sonst befindet sich das Wasser fast immer in turbulenter Bewegung. Sie kommt vor allem an der Wasseroberfläche durch die mechanische Einwirkung des Windes zustande. Es werden Wasserkörper verfrachtet und ausgetauscht; der so entstehende Austausch läßt sich mit dem durch Diffusion vergleichen, nur daß er sich mit viel größeren Wasserkörpern vollzieht als im molekularen Bereich, und daher auch viel schneller abläuft. Wie durch diesen Austausch die Verteilung von passiv bewegten Organismen beeinflusst werden kann, zeigt die Abb. 2.

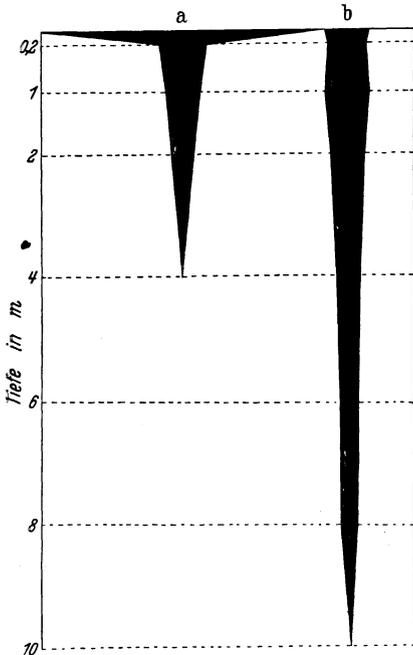


Abb. 2. Verteilung der wasserblütebildenden Alge *Rivularia echinulata* im Plöner See, a bei ruhigem Wetter, b bei Wind (aus RUTTNER 1914).

in die ruhigere größere Tiefe. Durch den Turbulenzaustausch kann niemals die Oberfläche frei von den betreffenden Lebewesen werden, sondern diese können höchstens gleichmäßig in größere Tiefen verteilt werden, wie es Abb. 2 ja auch tatsächlich zeigt.

Von dieser „dynamischen Turbulenz“ unterscheidet man eine Turbulenz, die dann entsteht, wenn zwei Flüssigkeiten in instabilem Gleichgewicht übereinandergeschichtet werden, z. B. eine schwerere über eine leichtere (DEFANT 1930). Im Meer kann es vorkommen, daß eine Schicht mit stärkerem Salzgehalt (etwa durch eine Strömung) über eine Schicht mit schwächerem Salzgehalt gelagert wird. Sehr häufig geschieht es ferner, daß im Wechsel der Tages- und Jahreszeiten eine kältere Schicht über eine wärmere gelagert ist und damit ebenfalls (im Temperaturbereich über 4°) eine schwerere Schicht über eine leichtere. Dann setzen die sog. „Konvektionsströmungen“ ein,

d. h. die schwereren Wasserkörper sinken ab, die leichteren Wasserkörper steigen hoch und treten an ihre Stelle; es findet ein Austausch statt, vergleichbar wiederum dem Austausch durch Diffusion, nur daß er sich an größeren Komplexen und darum viel schneller abspielt. Auch diese Bewegung von Wasserkörpern gegeneinander ist ungeordnete, wirbelnde Bewegung. Es liegt auf der Hand, daß gewisse Organismen durch diese Bewegung mitgerissen werden können. Auf die Bedeutung z. B. der thermischen Konvektionsströme, wie sie durch den rhythmischen Temperaturgang im Verlauf des Tages oder Jahres bedingt sind, ist oft hingewiesen worden (vgl. z. B. RUTNER 1914, LENZ 1928). Speziell von der Erscheinung der Turbulenz her hat SCHMIDT (1925) manche Tatsachen der Planktonverteilung gedeutet. Ja, SCHMIDT, UTERMÖHL (1925) und THIENEMANN (1932) räumen den Turbulenzerscheinungen ausschlaggebenden Einfluß auf Schwebevermögen und Verteilung insbesondere des Phytoplanktons ein (s. S. 199).

So bedeutungsvoll auch die turbulente Wasserbewegung für das Schwebeverhalten und die Verteilung mancher Wasserorganismen sein mag, ebensowohl steht fest, daß sich sehr viele Organismen auf verschiedenste Weise von Wasserbewegungen unabhängig gemacht und das Problem des spezifischen Gewichts von sich aus gelöst haben.

III. Das Zusammenwirken aller Faktoren.

In der freien Natur sind die soeben für sich besprochenen Faktoren immer alle zu gleicher Zeit wirksam. Die vollkommenste Bestimmung des Schwebeverhaltens eines Körpers ist dann gegeben, wenn alle Faktoren als zahlenmäßige Größen erfaßt werden können. Das ist bisher nur unter ganz bestimmten Bedingungen der Fall, vor allem nur dann in einfacher Weise, wenn der sinkende Körper Kugelform hat. Wenn außerdem noch einige weitere Bedingungen erfüllt sind, kann die Formel von STOKES angewandt werden. Diese lautet:

$$a = \frac{2}{9} g r^2 \frac{s - s_1}{\eta} \quad (\text{vgl. ARNDT 1915});$$

es bedeutet: a konstante Fallgeschwindigkeit, g Gravität, r Halbmesser der Kugel, s spezifisches Gewicht der Kugel, s_1 spezifisches Gewicht der Flüssigkeit, in der die Kugel sinkt, η Viskositätskoeffizient.

Unter den verschiedenen Bedingungen, die für die Anwendung dieser Formel erfüllt sein müssen, ist besonders die hervorzuheben, daß der Kugelhalbmesser klein gegenüber dem Quotienten $\frac{\eta}{a \cdot s_1}$ sein muß; das ist in der Tat bei vielen der kleinen Planktonorganismen der Fall. Da die Sinkgeschwindigkeit technisch besonders leicht meßbar ist, hat man gelegentlich diese Formel auch zur Bestimmung anderer Größen verwendet, z. B. zur Bestimmung des spezifischen Gewichts (ALLISON 1924, LEONTJEW 1926a).

Für die Anwendung dieser Formel ist ferner vorausgesetzt, daß dem fallenden Körper jede Eigenbewegung und jede Bewegung durch Strömung u. dgl. fehlt. Immerhin ist denkbar, daß sich die Störungen des Absinkens, soweit sie durch diese Faktoren bewirkt werden, in Rechnung setzen lassen. Die Anwendung der Formel von STOKES wird aber vor allem dadurch in der Regel unmöglich gemacht, daß die meisten uns hier interessierenden Lebewesen eine Gestalt haben, die weitgehend von der Kugelform abweicht. Der Faktor „Formwiderstand“ aber ist dann mathematisch in der Regel nicht faßbar. Hierzu kommt noch, daß sich der eine oder andere Faktor in kurzer Zeit erheblich ändern kann.

Praktisch also ist es so, daß wir in den seltensten Fällen die Schwebbedingungen mathematisch formulieren können. Es war aber doch ein sehr glücklicher Gedanke, daß OSTWALD die Beziehungen der verschiedenen Faktoren zueinander in einem formelartigen Ausdruck darstellte. Dieser berühmt gewordene Ausdruck lautet:

$$\text{Sinkgeschwindigkeit} = \frac{\text{Übergewicht}}{\text{Viskosität} \cdot \text{Formwiderstand}}$$

Wir erkennen, daß es sich hierbei um eine ganz allgemeine wortmäßige Fassung der Formel von STOKES handelt.

Gerade weil wir die tatsächlichen Verhältnisse in der Regel nicht mathematisch fassen können, hat es nicht viel Sinn, dem Ausdruck von OSTWALD ein mathematisches Gewand zu geben, wie es gelegentlich versucht wurde [z. B. HAECKER (s. STEUER 1910), JÖRGENSEN 1911].

Auch OSTWALD läßt Wasserbewegung und Eigenbewegung in der Formel unberücksichtigt. WOLTERECK (1913) fügt die letztere in den OSTWALDSchen Ausdruck ein, indem er auf der rechten Seite im Zähler „Abwärtsbewegung und -steuerung“, im Nenner „Aufwärtsbewegung und -steuerung“ hinzufügt. Die von OSTWALD vorgenommene Vereinfachung erscheint uns indessen doch sehr praktisch. Denn die Bedeutung der aktiven Eigenbewegung läßt sich gerade von der OSTWALDSchen Formel her besonders klar hervorheben.

Die OSTWALDSche Formel erlaubt, in einfachster Weise zwei große biologische Gruppen von Organismen voneinander zu unterscheiden. Die Sinkgeschwindigkeit wird dann = 0, wenn rechts entweder der Zähler = 0, oder der Nenner = ∞ wird. Das bedeutet, daß ein echtes „Schweben“ nur durch die Beseitigung des Übergewichts erreicht werden kann. Dagegen ist es theoretisch unmöglich, den Formwiderstand — die Viskosität ändert sich in den natürlichen Lebensräumen immer nur in relativ engen Grenzen — unendlich groß werden zu lassen. Durch Vergrößerung des Formwiderstandes kann die Sinkgeschwindigkeit wohl mehr oder weniger stark herabgesetzt, jedoch niemals vollkommen beseitigt werden. Halten sich zu schwere Organismen aber tatsächlich doch ständig im freien Wasserraum auf, so ist das nur dadurch möglich, daß sie entweder durch Wasser-

bewegungen oder durch aktive Eigenbewegung vor dem Absinken bewahrt bleiben. Die größere Bedeutung ist hier doch wohl der aktiven Eigenbewegung zuzuschreiben. So kommen wir von der OSTWALDSchen Formel her dazu, die Lebewelt des freien Wasser- raumes in zwei große Gruppen zu teilen: 1. *die Schwimmer*, das sind Organismen, die ständig ein Übergewicht gegen- über dem Wasser haben und das Absinken nur durch aktive Eigenbewegung verhindern können; 2. *die Schweber*, das sind Organismen, die imstande sind, ihr spezifisches Ge- wicht gleich dem des Wassers zu machen.

Alle derartigen Einteilungen im Bereich des Lebendigen haben ihre Schwächen; sie gelten niemals ausschließlich. Man darf z. B. die Bedeutung der Eigenbewegung für diese Einteilung nicht falsch verstehen. Es gibt eine ganze Reihe von „Schwebern“, die durchaus zu kräftiger Eigenbewegung fähig sind. Ein „Schweber“ kann, ein „Schwimmer“, d. h. ein Lebewesen mit Übergewicht muß die Fähig- keit zur Eigenbewegung besitzen; es sei denn, man will den Faktor „Wasserbewegungen“ zu Hilfe holen und für das fehlende Absinken verantwortlich machen (vgl. z. B. UTERMÖHL 1925).

Die Unterscheidung zwischen „Schwimmern“ und „Schwebern“ ist auch früher schon gelegentlich getroffen worden (z. B. WOLTERECK 1913, ähnlich auch bei STEUER 1910, OLTMANN 1922); uns scheint jedoch, daß sie stärkerer Beachtung bedarf, als bisher der Fall war. Insbesondere ist diese Einteilung geeignet, unser Augenmerk auf die interessante, bisher in ihrer Gesamtheit zu wenig behandelte wohl- charakterisierte Gruppe der „Schweber“ zu lenken.

C. Die „Schwimmer“.

I. Die typischen Formen.

Es ist zwar heute keineswegs immer möglich zu entscheiden, ob ein Lebewesen „Schwimmer“ oder „Schweber“ ist; aber ganz all- gemein läßt sich doch sagen: Die größere Zahl aller Wasserbewohner, sowohl nach den Individuen als nach den Arten, gehört zu den Schwimmern. Auf Grund der Forschungen des „Meteor“ ergibt sich z. B. für die Zusammensetzung des Zentrifugenplanktons im Hoch- seegebiet des Südatlantik folgendes, wobei nur die Hauptgruppen berücksichtigt sind (HENTSCHEL 1933, frühere Angaben bei LOHMANN 1920).

Die Zahlen sind Mittelwerte und geben die Anzahl der Individuen im Liter Wasser an. Von den vier Hauptgruppen sind die drei letzten fast alle „Schwimmer“; denn zu den „Protozoen“ gehören in dieser Anordnung vor allem tierische Flagellaten. Besonders wichtig sind die Coccolithophoriden, die in großen Teilen des Südatlantik 50%

Tabelle 3. Verteilung von Zentrifugenplankton im Südatlantik.

	Tiefe	0-25° S. Br.	35-55° S. Br.
Diatomeen	0	1733	13419
	50	387	24734
Coccolithophoriden . .	0	3399	12743
	50	4192	12353
Peridineen	0	2839	4733
	50	1654	4312
Protozoen	0	1102	5031
	50	507	7139

und mehr des Gesamtplanktons ausmachen. Von den hier nicht genannten Gruppen gehören die meisten ebenfalls zu den Schwimmern. Die stärksten Konkurrenten der Schwimmer sind die Diatomeen, die keine Eigenbewegung haben und zu den Schwebern zu rechnen sind. In manchen

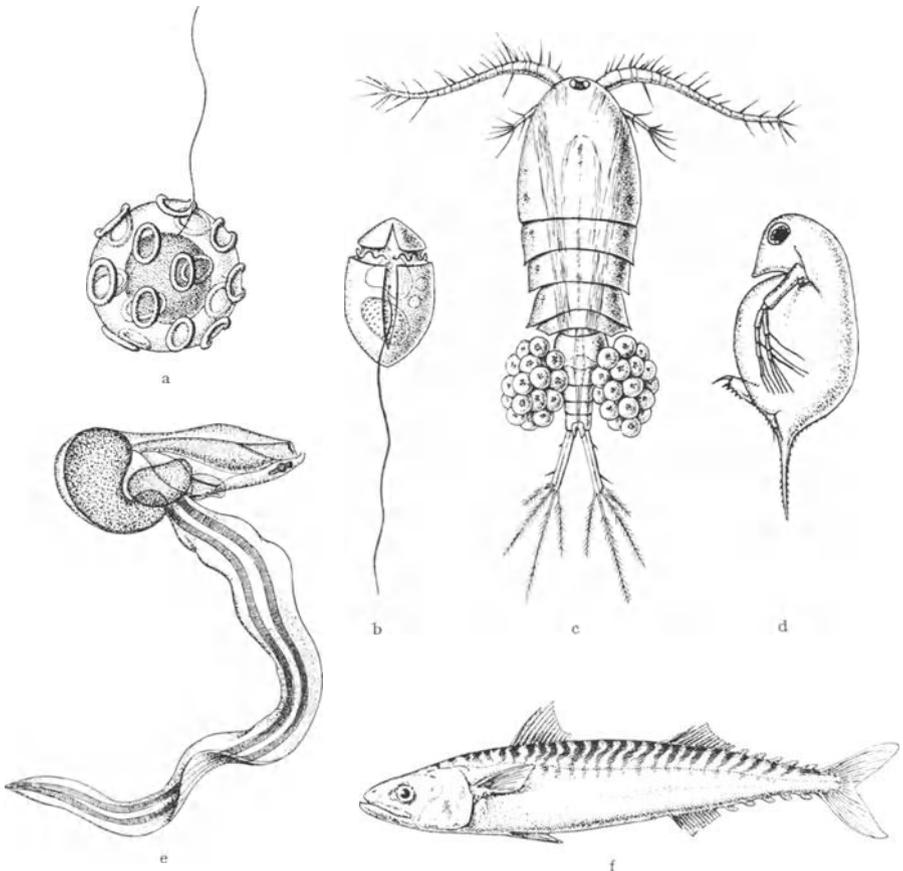


Abb. 3a-f. Beispiele für typische Schwimmer. a *Pontosphaera huxleyi* LOHM. (Coccolith.) (nach LOHMANN 1892); b *Amphidinium crassum* LOHM. (Perid.) als Beispiel für viele ähnliche Formen (nach PETERS 1930); c *Cyclops strenuus* FISCHER (Copep.) (nach SCHMEIL 1892); d *Daphnia longispina* ♀ (nach BERG 1931); e *Folia aethiopica* (Appendic.) (aus HER TWIG 1919); f *Scomber scombrus* L., Makrele, ein schwimmblasenloser pelagisch lebender Fisch.

Gegenden können einzelne Arten durch den Individuenreichtum alles andere unterdrücken. (Daß die Zusammensetzung der Lebewelt starke jahreszeitliche Schwankungen zeigt, ist bekannt.)

Gegenüber dem Protozoen- und Protophytenplankton tritt das Metazoenplankton außerordentlich zurück. Für den Südatlantik fand HENTSCHEL folgende Durchschnittsindividuenzahlen pro Liter für die oberen 50 m:

Gesamtmetazoen	5,47 = 100 %	Nauplien	2,20 = 40 %
Copepoden	2,69 = 49 %	andere Metazoen also	0,58 = 11 %.

Copepoden und Nauplien, beides typische Schwimmer, machen allein schon 84 % des Gesamtmetazoenplanktons aus.

Im Süßwasser liegen die Verhältnisse nicht viel anders als beim Meeresplankton, wengleich sich durch den Fortfall der Coccolithophoriden die Diatomeen unter Umständen mehr in den Vordergrund schieben.

Auf die einzelnen Pflanzen- und Tiergruppen wollen wir nicht genauer eingehen; es wäre einfacher, nicht die Schwimmer, sondern die Schwebler herauszusuchen: die letzteren werden wir später besprechen. In der Abb. 3 ist eine Reihe von typischen Schwimmern dargestellt.

II. Morphologische Anpassungen an das Leben im freien Wasserraum.

In manchen Fällen, aber keineswegs bei der Mehrzahl der Schwimmer, finden wir Baueigentümlichkeiten, die geeignet sind, die Sinkgeschwindigkeit zu verringern und dadurch die Bewegungsorgane zu entlasten. Eine große Anzahl von derartigen Merkmalen ist als „Schwebeanpassungen“ beschrieben worden. Sie betreffen einerseits den „Formwiderstand“, andererseits das „Übergewicht“.

I. Vergrößerung des Formwiderstandes.

Bei einer Reihe von Schwimmern ist durch Körperfortsätze eine mehr oder weniger bizarre Körperform entstanden. Insbesondere von STEUER (1910) ist eine Menge Material zusammengestellt worden. Wir bringen in der Abb. 4 einige sehr markante Beispiele; die Zahl ließe sich leicht vermehren.

Es ist klar, daß z. B. durch die extreme Ausbildung einer Körperachse oder durch Auftreten von Auswüchsen und Fortsätzen die relative Oberfläche, in der Regel auch die Unterfläche, vergrößert wird, und daß damit die Sinkgeschwindigkeit abnimmt. Aber doch ist Vorsicht in der Beurteilung am Platze. Eine Stabform z. B. wird nur dann von Vorteil sein, wenn in der Absinkstellung die Längsachse waagrecht steht; für die Peridinee *Triposolenia* (Abb. 5) hat

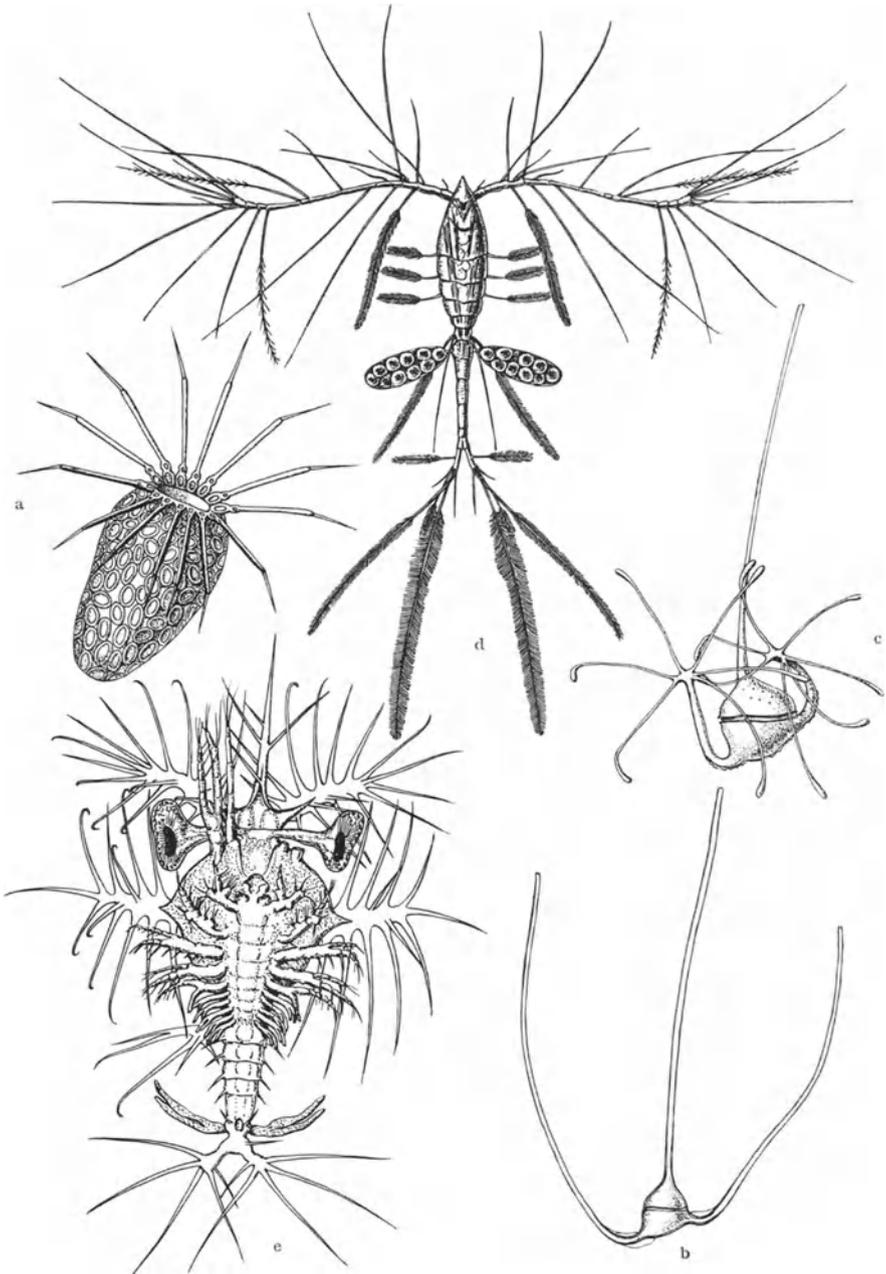


Abb. 4a—e. Beispiele für Schwimmer mit Formwiderstand, nach Möglichkeit den Vertretern der Abb. 3 entsprechende Formen. a *Michaelsarsia splendens* LOHM. (Coccolith.) (nach LOHMANN 1913); b *Ceratium tenue* OSTENF. und SCHM. *f. inclinatum* (aus JÖRGENSEN 1913); c *Ceratium palmatum* SCHRÖD. (aus JÖRGENSEN 1913); d *Oithona plumifera*, pelagischer Copepode (nach GIESBRECHT 1892); e *Sergestes*, älteste Zoëa (nach CLAUS aus STEUER 1910).

KOFOID (1906/07) wahrscheinlich gemacht, daß durch die asymmetrische Stellung der antapikalen Hörner die Absinkrichtung bei fehlendem Geißelschlag so gesteuert wird, daß der Körper alsbald

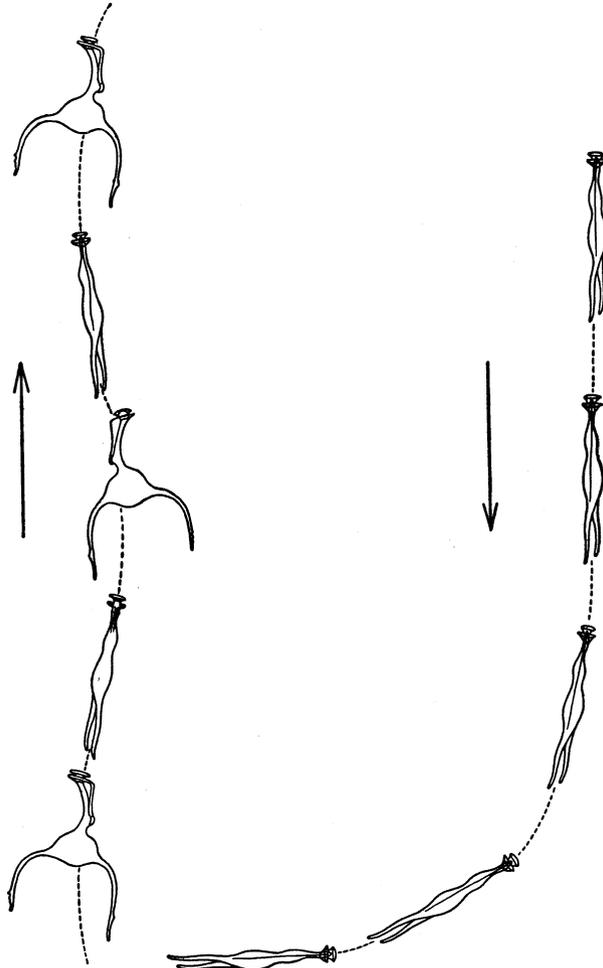


Abb. 5. *Triposolenia*, links aktiv aufsteigend, rechts passiv absinkend; durch die leichte Biegung der Hörner wird alsbald horizontale Lage und damit größter Formwiderstand erreicht. (Nach KOFOID aus STEUER 1910.)

in die waagerechte Lage gerät, die den größtmöglichen Widerstand bietet. Wirklich beobachtet hat etwas Ähnliches FOXON (1934) an gewissen Krebslarven, wie aus der Abb. 6 zu ersehen ist. Das Tier sinkt in der horizontalen Ruhelage nur sehr langsam ab.

Ein schönes Beispiel für die sinnvolle Anwendung von Körperfortsätzen bei einer Wurmlarve gibt auch die Abb. 7.

Die angeführten Beispiele zeigen, daß die Deutung einer bizarren Gestalt als „Schwebeform“ durchaus richtig sein kann, daß aber zugleich unter Umständen erst besondere Konstruktionen oder Verhaltungsweisen vorhanden

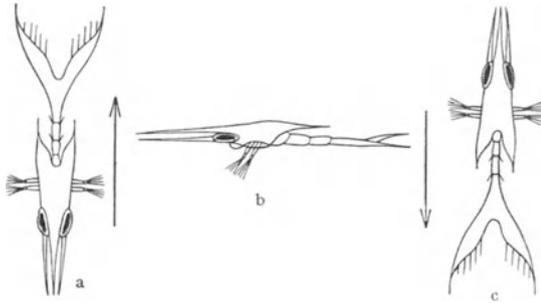


Abb. 6a—c. Erste Larve von *Munda bamffica*. a aufwärts, c abwärts schwimmend, b Ruhelage beim langsamen Absinken. (Nach FOXON 1934.)

sein müssen, um die Form zur Geltung zu bringen. Hier kann nur die Einzel- forschung an lebenden Objekten weiterführen; sie kann, wie wir sehen, den allgemeinen Eindruck bestätigen, sie kann aber auch zu ganz andersartigen Ergebnissen führen. Eine bizarre Gestalt muß zwar die Sinkgeschwindigkeit herabsetzen, sie

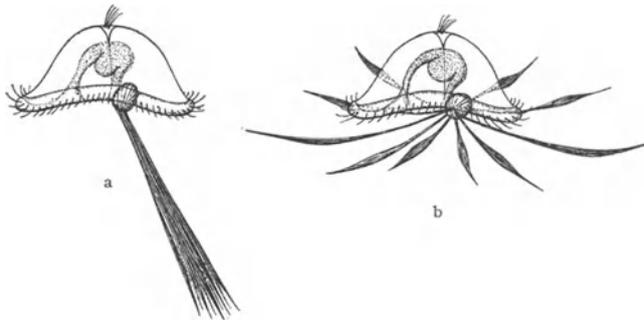


Abb. 7a, b. Wurmlarve, *Mitraria*, mit Borstenfallschirm a zusammengeklappt, b ausgebreitet und so die Bewegung und Absinken hemmend. (WOLTERECK 1908.)

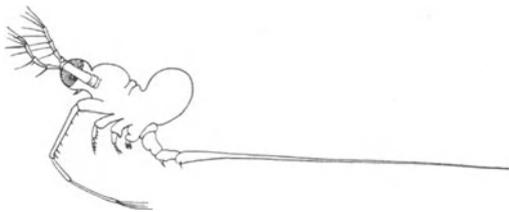


Abb. 8. *Bythotrephes longimanus*, vermag durch Schwenkung des langen Abdomens die Bewegung zu steuern. (Aus WOLTERECK 1913.)

wird aber zugleich leicht die Bewegungsfreiheit beeinträchtigen. Das hat FOXON (1934) an *Porcellana*-Larven mit ihrem langen Rostrum direkt beobachtet. Rückwärts- schwimmende Larven kommen wegen des langen Rostrums nur lang-

sam wieder zum normalen Vorwärtsschwimmen; schneidet man das Rostrum ab, so geht die Umstellung viel leichter.

Wieso manche Körperfortsätze die Bewegungsart beeinflussen, hat WOLTERECK (1913) an Cladoceren gezeigt. *Bythotrephes* (Abb. 8)

und *Leptodora* können ihr langes Abdomen willkürlich in der Sagittalebene bewegen und dadurch die Fahrtrichtung ändern. Amputation des langen Helms bei *Daphnia cucullata* (Abb. 9) bewirkt steilere Stellung und damit steilere Schwimmbahnen; Amputation der Spina dagegen hat eine gewisse Unstetigkeit der Bewegungen zur Folge.

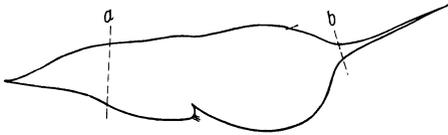


Abb. 9. *Daphnia cucullata* mit langem Helm und Schalenstachel; Amputation bei a und b beeinflusst die Bewegungsrichtung, s. Text. (WOLTERECK 1913.)

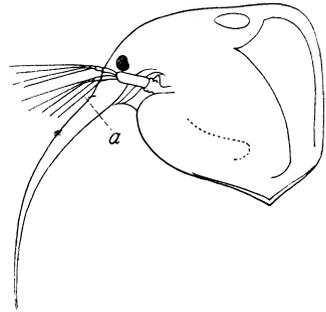


Abb. 10. *Bosmina coregoni*, Amputation des Rüssels bei a bewirkt Überden-Rückenrollen. (WOLTERECK 1913.)

Entfernung der langen Antennen von *Bosmina coregoni* an der in Abb. 10 angegebenen Stelle bewirkt, daß Rollbewegungen über den Rücken auftreten: das Steuer fehlt, das bei dem ventralwärts gerichteten Ruderschlag der Antennen die geradlinige Fortbewegung ermöglicht.

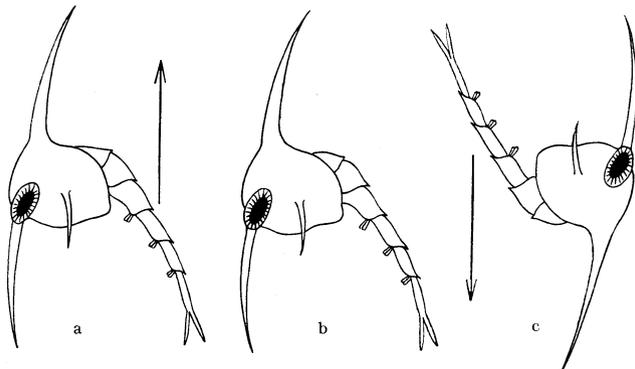


Abb. 11. Brachyuren-Zoëa, a aufwärts, c abwärts schwimmend; b Lage beim passiven Absinken aus dem Aufwärtsschwimmen; eine besondere Sinkruhelage wie bei *Munida*, Abb. 6, besteht nicht. (Nach FOXON 1934.)

Manchmal steht ein Körperfortsatz unter natürlichen Verhältnissen ganz anders, als man erwarten sollte, wenn es sich um einen „Schwebefortsatz“ handelt (vgl. den Abschnitt „Cyklomorphosen“). Das hat sich z. B. für *Zoea*-Larven (Abb. 11) ergeben (FOXON 1934). Die Normallage des Tieres beim aktiven Auf- oder Abwärtsschwimmen wie auch beim passiven Absinken ist immer so, daß die Dornen

senkrecht stehen. Diese Dornen sind also keine Schwebefortsätze und auch keine Balancierstange, sie haben anscheinend eine ganz andere Aufgabe. Schneidet man sie ab, so ist das Tier in hellem Licht zwar zu normalem Schwimmen fähig, nicht aber im Dunkeln oder in rotem Licht. Die Fortsätze müssen also wohl als eine Art Sinnesorgan die zum normalen Schwimmen nötige Orientierung vermitteln. [Zu einer ähnlichen Auffassung war auch bereits GURNEY (1903) an *Corystes*-Larven gekommen; er glaubte außerdem, daß die Dornen unter Umständen einen Schutz gegen das Gefressenwerden bieten.]

2. Herabsetzung des Übergewichts.

Mit diesem Verfahren wird ein Weg eingeschlagen, der schließlich beim echten „Schweben“ endigt. Doch ist dies Ziel nicht immer erreicht. Wir weisen hin auf die mehr oder weniger weitgehende Rückbildung schwerer Skeletsubstanzen bei vielen pelagischen Organismen (vgl. HESSE 1924). Allerdings gibt es in anderen Gruppen Schwimmer mit Skeletten (Silicoflagellaten, Echinodermenlarven), wie auch das Vorhandensein von Skeletten keineswegs das Schweben unmöglich macht (Radiolarien, Foraminiferen). Auch der hohe Wassergehalt vieler pelagischer Organismen (Coelenteraten, Mollusken, Tunicaten) und das dadurch bewirkte geringere spezifische Gewicht ist wohl mit Recht oft als Schwebeanpassung gedeutet worden (HESSE 1924); die gallertige Aufquellung des Panzers bei dem Süßwasserkrebs *Holopedium* ist sicher in dem gleichen Sinne zu deuten. Gerade bei den genannten Gruppen ist vielleicht nicht selten sogar ein echtes Schweben erreicht (s. S. 165).

Auch der oft beträchtliche Fettgehalt bei manchen pelagischen Schwimmern (Planktonkrebse) ist als Anpassungsmerkmal zur Herabsetzung des spezifischen Gewichts gedeutet worden. Nun ist aber reichliche Fettbildung in der Regel zunächst als Folge reicher Ernährung anzusehen, also als Nahrungsspeicher. Ebenso wie bei der Deutung der Körperfortsätze ist hier Vorsicht am Platze. Nur deshalb, weil Fett leicht ist, muß seine Aufstapelung noch nicht unbedingt eine Anpassung an die pelagische Lebensweise sein.

Es ist in der Tat nicht leicht, ein bestimmtes Baumerkmal mit Sicherheit als „Schwebeanpassung“ zu deuten. In der Regel nun gehört zu einem Angepaßtsein auch die Fähigkeit, auf Änderungen der Lebensbedingungen sinngemäß zu antworten. Wir fragen also: Welche Merkmale der Schwimmer lassen bei Änderung der Schwebbedingungen eine sinnvolle Umstellung erkennen? Wenn wir solche Baumerkmale finden, werden wir sie mit Recht als Anpassungen deuten. Wir werden die wichtige Frage nach der Anpassungsfähigkeit der Wasserorganismen weiterhin in den Vordergrund der Betrachtung stellen.

III. Anpassungen der Schwimmer an veränderte Schwebbedingungen.

1. Die Verteilung im Wasserraum.

Für Angehörige verschiedener Tierklassen ist festgestellt, daß in kaltem Wasser (Tiefsee, hohe Breiten) größere Formen oder Arten vorkommen als in warmem (z. B. *Sagitta*; vgl. HESSE 1924 für weitere Beispiele); oder daß die Formen mit monströsen Körperanhängen Warmwasserbewohner sind (z. B. Peridineen). Es liegt nahe, in dieser Verteilung eine Anpassung an die verschiedene Viskosität oder Dichte des Wassers zu sehen: kleine oder bizarre Körper haben eine große relative Oberfläche. Diese Deutung kann richtig sein; aber auch hier wieder muß man vorsichtig sein; wir kommen auf S. 198 auf diese Frage zurück. Oft wiedergegeben wurde die Mitteilung von KARSTEN (1907), daß bei gewissen *Ceratium*-Arten die Bewohner des kühleren Atlantischen Ozeans kürzere Hörner haben als die Bewohner des wärmeren indischen Ozeans; der Grund hierfür sollte die verschiedene Wasserdichte sein. Neuerdings wurden die Ceratien des Atlantischen Ozeans auf Grund der Meteor-Fahrten genau untersucht (PETERS 1932); es ließ sich jedoch durchaus keine Beziehung zwischen Dichte und Viskosität des Wassers einerseits und der Körperform der Ceratien andererseits auffinden; z. B. kommen in dem warmen Wasser in der Umgebung der Kapverdischen Inseln extrem kurzhörnige Formen mit dickem Panzer vor, im kühleren Süden dagegen langhörnige Formen. Nach diesen Ergebnissen erscheint es sehr unwahrscheinlich, daß KARSTEN mit seiner Deutung Recht hat.

In diesem Falle wurden gleiche Gattungen, Arten oder Rassen in verschiedenen geographischen Räumen verglichen. Aufschlußreicher ist es, solche Fälle zu finden, in denen die Art oder gar das Individuum zu verschiedenen Zeiten in Anpassung an veränderte Schwebbedingungen die Gestalt ändert.

2. Autotomie und Regeneration.

Wir müssen hier auf die Behauptung von KOFOID (1908) eingehen, daß *Ceratium* die Länge der Hörner und dadurch auch die Absinkgeschwindigkeit verändern kann. Es wurde beobachtet, daß in Fängen, insbesondere aus der Tiefe von 50—100 Faden, sehr viele Exemplare mit abgebrochenen Hörnern vorhanden sind. KOFOID ist aus mehreren Gründen der Meinung, daß es sich hier in erster Linie um eine Autotomie und nicht um eine mechanische Schädigung infolge der Fangmethoden handelt. Die Hörner können an den verschiedensten Stellen abbrechen. Es gibt vorgebildete Bruchstellen, ringförmige Verdünnungen des Panzers. KOFOID glaubt, daß es sich hier um eine Regulation der Sinkgeschwindigkeit handelt; er rechnet aus, daß ein *C. gallicum*, das mit normalen Hörnern im Wasser von

20⁰ schwebt, in einem autotomierten Zustand bei 12,5⁰ sich in der gleichen Schwebelage befindet.

Gegen diese Auffassung ist verschiedenes einzuwenden. Richtig ist sicher, daß ein Tier mit kürzeren Hörnern schneller sinkt, als ein solches mit langen; das hat KRAUSE (1910, 1911) an Süßwasser-ceratien experimentell nachgewiesen. Aber es scheint zunächst keineswegs erwiesen, daß die toten verstümmelten Tiere, die KOFOID gesehen hat, wirklich autotomiert hatten, ob nicht die Verstümmelung doch in erster Linie auf die Fangmethode zurückzuführen ist. Und wenn es sich schon um Autotomie handelt, so ist nicht einzusehen, wieso es sich hier um eine Anpassung handeln soll. Die Ceratien sind schwerer als Wasser; eine Verkleinerung der Oberfläche ist für sie auf jeden Fall von Nachteil, auch wenn sie in kälteres Wasser kommen.

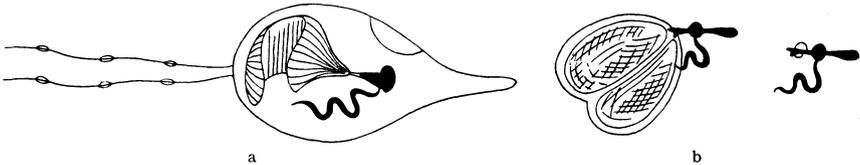


Abb. 12a, b. Appendicularien mit Gehäusen; Tierkörper schwarz. a *Oikopleura albicans* (aus LOHMANN 1933); b *Fritillaria* sp., rechts mit geschrumpftem, links mit aufgeblasenem Fangapparat (aus LOHMANN 1933).

Andererseits beschreibt KOFOID auch eine Regeneration von Hörnern. Bei der Teilung der Ceratien wird bekanntlich auch der Panzer geteilt; jede Tochterzelle vermag den fehlenden Panzerteil schnell neuzubilden. Außerdem aber soll auch die Verlängerung abgeworfener und normaler Hörner vorkommen. Die Angaben von KOFOID über diese Erscheinung sind überzeugender als die Angaben über Autotomie. Unbewiesen aber bleibt, ob eine derartige Hornverlängerung wirklich eine Anpassungserscheinung zur Erzeugung geringerer Sinkgeschwindigkeit ist, oder ob es sich dabei nicht vielmehr um eine „normale“ Regenerations- oder Wachstumserscheinung handelt.

3. Die Fanggehäuse der Copelaten.

Zu den Schwimmern gehören auch die Copelaten; jedoch ist ihr Sinkverhalten zu verschiedenen Zeiten ganz verschieden. Die Tiere bauen sich zeitweise aus gallertigen Kutikularsubstanzen komplizierte Gehäuse, die zum Nahrungsfang mit einem Filtrierapparat versehen sind (LOHMANN 1903, 1909, 1933, BÜCKMANN 1926) (s. Abb. 12). Ohne Fanggehäuse bewegen sich die Tiere durch Schwanzbewegungen aktiv aufwärts, sinken bei ruhendem Schwanz passiv ab, nach Maßgabe des Übergewichts, das bei Oikopleuren viel größer ist als bei Fritillarien, die schon beinahe schweben können. Ist aber das Gehäuse entfaltet, das bei Oikopleuren das ganze Tier umschließt, bei Fritil-

larien als mächtige Stirnblase auftritt, so ist das Bewegungsverhalten ganz anders: die Fritillarien stehen, auch bei leichten undulierenden Schwanzbewegungen, still im Wasser an einer Stelle, die Oikopleuren schwimmen mit gleichmäßigen Schwanzbewegungen in verschiedenen Richtungen dahin, schneller oder langsamer mit wechselnder Stärke der Schwanzbewegung. Hört diese ganz auf, so bleibt auch das Gehäuse stehen (LOHMANN 1903). Es ist zwar festgestellt, daß die Oikopleurengehäuse schwerer sind als Wasser. Aber fast scheint es so, als wenn die Tiere mit entfalteten Fanggehäusen zu „echten Schwebern“ geworden sind. Durch die Ausbildung der zum Nahrungsfang dienenden Gehäuse wird also das Absinken bedeutend verlangsamt; insofern dies günstig für den Nahrungserwerb ist, können wir die Gehäusebildung auch als Schwebearpassung auffassen.

4. Cyklomorphosen.

Unter „Cyklomorphose“ versteht man nach LAUTERBORN (1901, 1904) die Erscheinung, daß eine Art im Zeitablauf in den aufeinanderfolgenden Generationen einen bezeichnenden Gestaltwechsel durchmacht; nach Ablauf einer bestimmten Zeit ist die Ausgangsgestalt wieder erreicht. Oft liest man für diese Erscheinung auch die Namen „Saison-“ oder „Temporalvariation“.

Ausgeprägte Cyklomorphosen sind bisher fast ausschließlich für gewisse Angehörige des Süßwasserplanktons bekannt, und zwar für einige Arten von Rotatorien, Cladoceren, sowie unter Protozoen für *Ceratium hirundinella*, d. h. also für typische Schwimmer. Für einige Diatomeen ist allerdings etwas Ähnliches beschrieben worden (WESENBERG-LUND 1900, 1910). In welcher Weise sich im Verlauf eines Jahres die Gestalt ändert, dafür gibt die Abb. 13 einige Beispiele. Die Gestaltveränderungen sind zweierlei Art. Einerseits kann sich die Gesamtkörpergröße verändern, ohne daß zugleich eine Veränderung der Proportionen eintritt; andererseits kann der Körper durch Bildung oder Rückbildung von Auswüchsen eine ganz andere Gestalt annehmen.

Der erste, der von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus diese Formveränderungen zu deuten suchte, war wohl WESENBERG-LUND (1900). Er weist vor allem auf Grund seiner Studien an dänischen Seen darauf hin, daß immer dann Formen mit vergrößerter Oberfläche auftreten, wenn das Wasser warm ist und daher das geringste spezifische Gewicht hat. Er deutet die Oberflächenvergrößerung als Anpassung an die im warmen Wasser verschlechterten Schwebbedingungen. OSTWALD (1902, 1903) hat dann die Bedeutung der Viskositätsänderung mit wechselnder Temperatur in den Vordergrund gehoben; WESENBERG-LUND hat sich später (1910) im wesentlichen dieser Auffassung angeschlossen. Es sind im einzelnen vor

allem folgende Beobachtungen und Überlegungen, die WESENBERG-LUND in seiner Auffassung befestigen. Zu gleicher Zeit tritt nicht nur

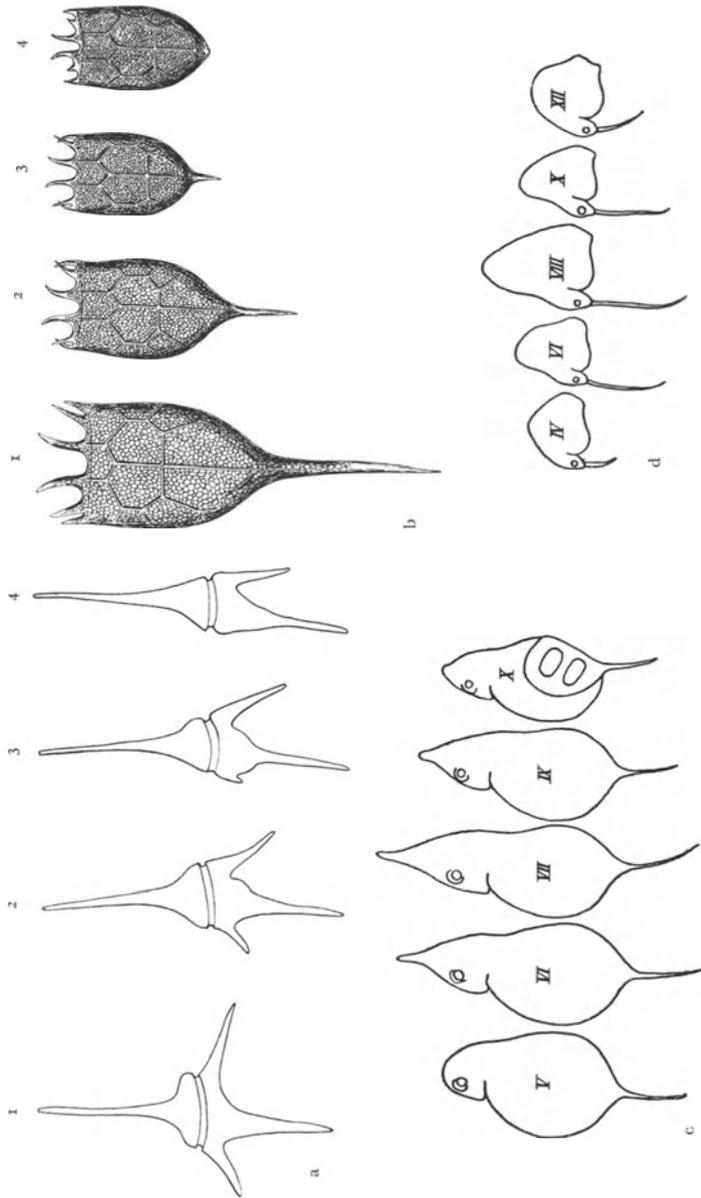


Abb. 13a—d. Beispiele für Cyklomorphosen; a *Ceratium hirundinella* aus dem Altrhein von Neuhofen (nach LAUTERBORN 1897). 1 Frühlingsform, 4 Hochsommer- und Herbstform, 2 und 3 die Übergangsformen. b *Anuraea cochlearis*, 4 Glieder aus der *tecla*-Reihe (nach LAUTERBORN 1904). Verteilung im Altrhein von Neuhofen: 1 und 2 überwiegend in X—IV, 3 und 4 in VI—VIII. c *Daphnia cucullata*; d *Bosmina coregoni*. c und d nach WAGLER 1927b; die römischen Zahlen geben die Monate an, in denen die Formen auftraten.

bei einzelnen Angehörigen einer Tiergruppe, sondern bei Vertretern verschiedenster Gruppen (Protozoen, Rotatorien, Cladoceren) die

auf Oberflächenvergrößerung hinzielende Gestaltveränderung auf; wie der Temperaturanstieg des Wassers im Mai etwa recht schnell erfolgt, so setzt auch die Gestaltveränderung sehr plötzlich ein, klingt mit der Wassertemperatur dagegen im Herbst langsam ab. Die Entstehung dieser Anpassung steht in engem Zusammenhang mit den Temperaturänderungen in der Nacheiszeit. Unsere jetzigen Süßwasserplankter stammen ab von Eiszeitformen, die damals in kalten Gewässern mit geringen jährlichen Temperaturdifferenzen lebten. Allmählich wurde im Sommer das Wasser wärmer, und damit war die Möglichkeit gegeben, daß sich die Cyklomorphosen als Anpassungserscheinung entwickelten; günstig hierfür war offenbar die Aufeinanderfolge vieler durch ungeschlechtliche oder parthenogenetische Fortpflanzung entstandener Generationen. Für diese Deutung führt WESENBERG-LUND weiter an: Cyklomorphosen kommen eigentlich nur bei perennierenden Formen vor, die dem ganzen Jahres-temperaturwechsel ausgeliefert sind; Formen, die nur kurze Zeit im freien Wasserraum leben, zeigen den Gestaltwechsel nicht. Cyklomorphosen sind ferner in den Gewässern am ausgeprägtesten, in denen die Temperaturänderungen am gleichmäßigsten und ausgiebigsten sind, d. h. sie fehlen oder sind undeutlich in kalten nordischen und alpinen Gewässern, sowie in kleinen Teichgewässern, die jede Unregelmäßigkeit der Temperaturänderung leicht widerspiegeln (WESENBERG-LUND 1927).

Die Deutung von WESENBERG-LUND und OSTWALD ist bestechend durch ihre Einheitlichkeit. Als die Aufmerksamkeit der Planktonforscher einmal auf diese Erscheinung gelenkt war, wurde sie in unzähligen Arbeiten immer und immer wieder untersucht. Wir müssen uns fragen, ob die Auffassung von WESENBERG-LUND, die er jetzt noch (1926, 1930) durchaus aufrechterhält, wirklich zu Recht besteht. Man kann die Prüfung auf zweierlei Weise vornehmen, statistisch und experimentell.

Die erste Frage lautet also: stimmen Verbreitung und Art des Formwechsels im erforderlichen Ausmaß mit der WESENBERGSchen Auffassung überein?

Zunächst betrachten wir die am eingehendsten untersuchten Cladoceren. Bemerkenswert ist, daß das Cyklomorphoseproblem in engem Zusammenhang mit dem Art- und Rassenproblem steht. Es sind nur bestimmte, sog. „schizotypische“ Arten (im Gegensatz zu den „stereotypen“), die überhaupt zu solchen Formveränderungen neigen (WOLTERECK 1934). Bei uns sind es vor allem die Arten *Bosmina coregoni*, *Daphnia longispina*, *D. cucullata*, in Nordamerika *D. pulex* (die bei uns stereotyp ist) und *D. longiremis*; auch in den Tropen und Subtropen kommen schizotypische Arten vor. Der Gestaltwechsel einer Art ist ferner in verschiedenen Gewässern sehr verschieden; es gibt fast soviel erblich festgelegte Rassen als es Seen

gibt (vgl. z. B. STORCH 1925). WOLTERECK (1934) betont nun, daß bei den schizotypischen Arten das Auftreten der sommerlichen „pelagischen Gestalt“ parallel geht mit dem Vorhandensein einer ausgesprochenen Schichtung des Wohngewässers, meist nach der Temperatur, unter Umständen aber auch nach anderen Faktoren, z. B. Salzgehalt. Diese Befunde scheinen zunächst der Auffassung von WESENBERG-LUND zu entsprechen. Indessen gibt es doch eine Reihe von Befunden, die sich nicht ohne weiteres in den Gesamtrahmen einfügen (vgl. z. B. HAEMPEL 1926, WAGLER 1913, 1923). Nicht immer fällt Eintritt und Höhepunkt der Cyklomorphose mit Beginn und Höhepunkt der Erwärmung zusammen. Auch in kleinen Teichgewässern wurden Cyklomorphosen beobachtet (WAGLER 1913). Andererseits fehlen sie in manchen Seen mit wohl ausgeprägter Schichtung, obgleich schizotypische Arten in ihnen wohnen (Vor-alpenseen).

Noch unklarer liegen die Verhältnisse für Rotatorien und *Ceratium*. Es gibt hier doch eine beträchtliche Anzahl von Beobachtungen, die sich schwer mit den Vorstellungen von WESENBERG-LUND vereinigen lassen (vgl. z. B. GUYER 1910, *Ceratium* in Schweizer Seen; KLAUSENER 1908, HARTMANN 1918/20: Rädertiercyklomorphosen in kleinsten Gewässern; LAUTERBORN 1901/04: langbedornete Formen von *Anuraea cochlearis* im Winter; KRÄTZSCHMAR 1908: Verlauf der Cyklomorphose von *Anuraea aculeata* im Lunzer Obersee unabhängig von der Temperatur in verschiedenen Jahren verschieden; LAUTERBORN 1897: im Altrhein von Neuhofen vierhörnige Ceratien im Frühling, dreihörnige im Sommer).

Es dürften also keineswegs allein die Temperatur- und Schichtungsverhältnisse, sondern auch noch andere Faktoren für das Auftreten der Cyklomorphosen ausschlaggebend sein. Vielleicht spielt der Trophiegrad des Gewässers eine bedeutende Rolle (Cladoceren-cyklomorphosen anscheinend am häufigsten in eutrophen Seen); wir werden sehen (S. 159), daß die Ernährungsverhältnisse in der Tat sehr wichtig für die Formbildung sind. Ferner scheint auch der Generationswechsel unter Umständen eine Rolle zu spielen; darauf hatte schon LAUTERBORN und auch WESENBERG-LUND selbst hingewiesen. Dafür sprechen auch die Freilandfunde und Experimente von KRÄTZSCHMAR: er findet im Lunzer Obersee, daß aus den Dauereiern von *Anuraea aculeata* immer langhörnige Formen schlüpfen, daß die Dauereier selber aber immer von kurzhörnigen hervorgebracht werden. Und schließlich fanden WAGLER (1923) und SCHUBERT (1927), daß in gewissen kleinen Gewässern die Kopfhöhe von *Daphnia cucullata* und *longispina* im Jahre nicht einmal, sondern 2—3mal ein Maximum erreicht, und zwar anscheinend im Zusammenhang mit der Zahl der Sexualperioden. Andererseits aber kann diese Beziehung nicht immer gegeben sein. Denn bei *Ceratium* sind Geschlechts-

vorgänge überhaupt nicht bekannt. Und es gibt anscheinend auch cyklomorphe Cladocerenrassen, die sich rein parthenogenetisch fortpflanzen (WOLTERECK 1934).

Wie dem auch immer sein mag: es ist klar, daß sich aus statistischen Freilandbeobachtungen allein eine endgültige Entscheidung über die Richtigkeit der WESENBERG-OSTWALDSchen Auffassung der Cyklomorphose nicht treffen läßt. Hier muß das Experiment zu Hilfe kommen.

Der erste, der sich experimentell mit der Frage beschäftigte, war OSTWALD (1904). Er züchtete *Hyalodaphnia* bei niedriger und bei höherer Temperatur und fand, daß die Nachkommen aus den Kaltkulturen kürzere Helme haben als die aus den Warmkulturen. Bei *D. pulex* erhielt er in den Warmkulturen kleinere Nachkommen als in den Kaltkulturen. Er deutet diese Ergebnisse im Sinne seiner Auffassung: Die Temperatur bestimmt direkt den Formcharakter, und zwar im Sinne einer Anpassung an die wechselnden Sinkbedingungen.

Die Sachlage ist aber doch nicht so einfach, wie sie nach diesen Versuchen zu sein scheint. Denn WOLTERECK (1909) zeigte später, daß nicht die Temperatur, sondern vor allem die Nahrungszufuhr ausschlaggebend für die Helmhöhe ist. Es gelingt, unabhängig von der Temperatur durch schwache Fütterung niedrighelmige, durch starke Fütterung hochhelmige Formen zu erhalten. Voraussetzung aber ist, daß die Fähigkeit, einen hohen Helm zu bilden, in der betreffenden Art oder Rasse überhaupt vorhanden ist. Wenn in freier Natur im Sommer bei manchen Rassen hohe Helme auftreten, so wird das also an der größeren Futtermenge im Sommerwasser liegen. KRÄTZSCHMAR (1908) und LUNTZ (1928) züchteten Rädertiere (*Anuraea aculeata*, *Brachionus bakeri* var. *rhenanus* und *Euchlanis triquetra*) bei verschiedenen Temperaturen und fanden keinen Einfluß der Temperatur auf die Körpergestalt. Die Sinkgeschwindigkeit war aber nach LUNTZ bei den Warmtieren doch geringer als bei den Kältetieren, was auf ein geringeres spezifisches Gewicht der Warmtiere zurückzuführen ist. Es genügt also nicht, lediglich Formveränderungen festzustellen, sondern man muß zugleich die übrigen Bedingungen für das Absinken prüfen. Die Ergebnisse derartiger Versuche zeigen, daß die wechselnde Wassertemperatur kaum direkt für die Ausbildung der Körpergestalt verantwortlich zu machen ist. Ebenso wenig konnten KRÄTZSCHMAR (1908) und WOLTERECK (1909) durch direkte Viskositätsänderungen (Züchten in Quittenschleim od. dgl.) die Körperform von Rädertieren oder Daphnien beeinflussen. Prinzipiell aber ist zu derartigen Versuchen, die nach den auslösenden Ursachen fragen, zu bemerken, daß durch sie nicht entschieden wird, ob WESENBERG-LUND recht hat oder nicht. Denn man muß unterscheiden zwischen dem Mechanismus, der die Formänderung bedingt,

und der biologischen Bedeutung, die die so entstandene neue Form für den Träger hat.

Die Frage ist vielmehr so zu stellen: Ist die Sinkgeschwindigkeit der Sommerformen mit den längeren Körperfortsätzen tatsächlich geringer als die der einfachen Winterformen? Oder läßt sich eine andere Funktion der Körperfortsätze feststellen?

Es ist erstaunlich, daß man erst spät an die Untersuchung der Fallgeschwindigkeit cyklomorpher Formen herangegangen ist. KRAUSE (1911) untersuchte *Ceratum*, LUNTZ (1929) einige Rädertiere. Aber bei den Cladoceren, um deren Cyklomorphosen man sich am meisten herumgestritten hat, fehlen diese wichtigen Versuche bis heute noch; Ansätze finden sich bei LUNTZ (1929) und BOWKIEWICZ (1929). Der letztere stellte, wie bereits erwähnt, fest, daß die durch die Temperaturänderung bedingte Viskositätsänderung für die Fallgeschwindigkeit von Daphnien keineswegs so bedeutungsvoll ist, wie OSTWALD und WESENBERG-LUND annahmen. Für *Ceratum* fand KRAUSE, daß in der Tat (fixierte) vierhörnige Formen langsamer sinken als dreihörnige. Desgleichen sinken nach LUNTZ die im Sommer gefangenen stärker bedornten Exemplare von *Brachionus bakeri* langsamer als die im Frühling gefangenen schwächer bedornten (bei gleichem spezifischem Gewicht). Zugleich aber fand LUNTZ, daß die Sommertiere von *Euchlanis triquetra* (Cyklomorphose fehlt) ebenfalls langsamer sinken als die Frühlingsformen; in diesem Falle haben die Sommertiere ein geringeres spezifisches Gewicht als die Frühlingstiere; die Cyklomorphose ist hier also gewissermaßen ersetzt durch eine zyklische Änderung des spezifischen Gewichts. LUNTZ deutet seine Befunde im Sinne von WESENBERG-LUND, gibt aber selber zu, daß die Sache auch anders sein kann. Seine Ergebnisse widersprechen der Auffassung von WESENBERG-LUND nicht, aber es bleibt nach wie vor die Möglichkeit, daß die Herabsetzung der Sinkgeschwindigkeit bei den Sommertieren gewissermaßen nur ein Nebenergebnis der Formänderung ist.

Sehr wichtig und interessant ist der Befund von LUNTZ, daß Änderungen im spezifischen Gewicht der Tiere von großer Bedeutung sein können. Insbesondere auch sollten die Cladoceren daraufhin untersucht werden. Denn Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts scheinen hier eine bedeutende Rolle zu spielen. *Daphnia longispina* sinkt 3mal, *D. cucullata* 5—6mal langsamer als die nicht pelagische *D. magna* (WOLTERECK, Nachschrift bei BOWKIEWICZ 1929); das kann wohl nur auf Verschiedenheiten des spezifischen Gewichts beruhen.

Die bisher vorliegenden Untersuchungen über die Fallgeschwindigkeiten gestatten also noch keine bindende Aussage über die Bedeutung der betreffenden Körperfortsätze. Die genaue morphologische Betrachtung der Fortsätze führt uns hier, speziell bei den Cladoceren, schon weiter.

Mit Recht weist WOLTERECK (1913) darauf hin, daß die Oberflächenvergrößerung bei den hochhelmigen Sommerformen in einer Richtung erfolgt, die man im Sinne von WESENBERG-LUND gerade nicht erwarten sollte. Der Helm ist (vgl. Abb. 14) ein seitlich stark zusammengedrücktes, scharf gekieltes Gebilde, bei dem eine das Absinken verhindernde Unterfläche geradezu weitgehend vermieden ist. Bei *Bosmina* weisen die langen Antennulä der Sommertiere in der natürlichen Stellung der Tiere im Wasser gewöhnlich mehr oder weniger senkrecht nach unten. Diese Beobachtungen führten WOLTERECK dazu, die betreffenden Körperfortsätze nicht mit der Statik, sondern mit der Dynamik der Tiere in Verbindung zu bringen. Indem er die Bewegungsweise der Cladoceren genau untersucht, kommt er zu folgenden Ergebnissen. Die betreffenden Körperfortsätze sind in erster Linie Steuer- und Stabilisierungsorgane. Der Helmkiel z. B. sorgt dafür, daß das Tier nicht taumelt, sondern möglichst ohne Abweichung in der durch den Ruderschlag gegebenen Richtung das Wasser durchschneidet. Im gleichen Sinn als Steuer können z. B. die oft langen hinteren Schalendorne (Mukronen) der Bosminen wirken, wenn sie in Richtung der Körperlängsachse ausgestreckt sind. Durch die Ausbildung eines langen Helmes wird aber zugleich der Schwerpunkt des Körpers verlegt, er rückt näher an die Basis der Ruderantennen heran. Dadurch wird es möglich, daß bei geeigneter Schlagrichtung der Ruderantennen der Körper nicht senkrecht, sondern schräg im Wasser ruht und auch schräg vorgetrieben wird, da die Körpverlängerungen nach vorn (Helm) und hinten (Spina) ein Zurückpendeln in die senkrechte Lage verhindern. Der Erfolg ist der, daß die Schwimmbahnen der hochhelmigen Daphnien abgeflacht werden und horizontaler verlaufen als bei den niedrihelmigen Formen. In ähnlicher Weise garantieren die langen Antennulä der Bosminen eine gerade Führung der Schwimmbahnen; durch sie wird vor allem verhindert, daß das Tier, dessen Ruderschlag ventralwärts gerichtet ist, über den Rücken rollt. In der Tat bewirkt Amputation des hohen Helmes bei Daphnien ein Steilerwerden der Schwimmbahnen, der langen Antennulä bei den Bosminen ein Über-den-Rücken-Rollen (vgl. auch S. 151).

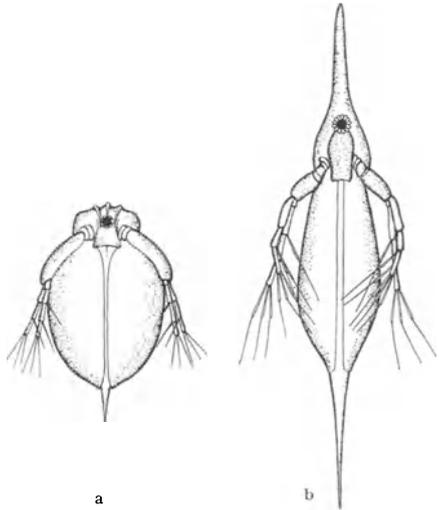


Abb. 14 a, b. *Daphnia magna* (a) und *D. cucullata* (b), gesehen von ventral, b) 4mal so stark vergrößert als a); man beachte die schnittige Gestalt der pelagischen *D. cucull.* gegenüber der plumpen *D. magna*. (Aus WESENBERG-LUND 1926.)

Die Beobachtungen von WOLTERECK werden noch ergänzt durch WAGLER (1927): er weist darauf hin, wie sehr die stark abgeflachte Gestalt der typisch pelagischen Daphnien mit den seitlich zusammengedrückten hohen Helmen geeignet ist, nicht nur das „Stampfen“, sondern auch das „Rollen“ zu verhindern, und so die ganze Bewegungsart gleichmäßiger zu machen. Die Abb. 14 zeigt diese schnittige „pelagische Gestalt“ der hochhelmigen *D. cucullata* im Gegensatz zu der nicht pelagischen *D. magna*, erstere mit eleganten flachen Sprüngen durchs Wasser schießend, letztere mit plump-taumelnden Bewegungen.

Während also bei Cladoceren die Bedeutung der zyklischen Formänderungen für die Bewegungsweise bewiesen ist, liegen ähnlich ausführliche Versuche für *Ceratium* oder Rotatorien noch nicht vor; nur gelegentlich findet man einige diesbezügliche Bemerkungen (z. B. HARTMANN 1918/20).

Welches ist nun die biologische Bedeutung der Schwimmbahnenabflachung bei den cyclomorphen Cladoceren? WOLTERECK meint, daß es so den Tieren erleichtert ist, sich in einer bestimmten Wohnschicht zu halten. Einerseits werden die gefährlichen Grenzschichten (Oberfläche, Sprungschicht) vermieden; andererseits hält sich das Tier in der Nahrungsschicht. Denn auch die den Cladoceren als Nahrung dienenden Nannoplanktonorganismen zeigen nach WOLTERECK eine bestimmte Schichtung. Diese Behauptung blieb aber nicht unbestritten; nach RUTNER (1914) und WESENBERG-LUND (1926) gibt es eine derartige Nannoplanktonschichtung nicht.

Zusammenfassend stellen wir fest: Es ist noch nicht möglich, die Erscheinung der Cyclomorphose unter einheitlichem Gesichtspunkt zu erklären; es erscheint nicht ausgeschlossen, daß in verschiedenen Gruppen verschiedene Prinzipien heranzuziehen sind. Die bisher bei *Ceratium* und Rotatorien vorliegenden Versuche widersprechen der Deutung von WESENBERG-OSTWALD nicht, wenn sie sie auch nicht vollkommen beweisen. Für die Cladoceren dagegen muß die Auffassung von WESENBERG-OSTWALD zum mindesten als sehr unwahrscheinlich, wenn nicht als widerlegt bezeichnet werden. Die sommerlichen Formveränderungen sind insofern als Anpassungen an eine pelagische Lebensweise aufzufassen, als durch sie die Bewegungsweise erleichtert, stabilisiert und gesteuert wird; es ist möglich, daß sich die Tiere so besser in einer bestimmten Wohnschicht halten. Ob nebenbei auch die Fallgeschwindigkeit durch den Formwechsel beeinflußt wird, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

D. Die Schwebler.

Als „Schwebler“ bezeichnen wir nach der oben gegebenen Definition diejenigen Bewohner des freien Wassers, bei denen die Sinkgeschwindigkeit = 0 werden kann, bei denen also kein Übergewicht gegenüber

dem umgebenden Medium vorhanden ist. Eine aktive Eigenbewegung darf bei diesen Organismen fehlen, ist aber nicht selten vorhanden und kann dann vor allem oder ausschließlich zur Bewegung in der Horizontalen dienen. Umgekehrt aber dürfen wir bei allen Organismen ohne aktive Ortsbewegung vermuten, daß sie echte Schwebler sind und müssen nach den entsprechenden Einrichtungen suchen (vgl. jedoch S. 199). Aber auch ein Schwebler muß nicht immer an den Aufenthalt in einem bestimmten Wasserhorizont gebunden sein; auch Schwebler können, unabhängig von etwa vorhandenen Wasserströmungen, Ortsbewegungen in der Vertikalen ausführen. Durch Änderung ihres spezifischen Gewichts sind sie imstande, verschiedene Horizonte aufzusuchen und sich an das Schweben hier neu anzupassen. Gerade diese Anpassungsfähigkeiten wollen wir besonders beachten. Die betreffenden Organismen sind also fähig, ihr spezifisches Gewicht kürzere oder längere Zeit sogar kleiner als das des Wassers zu machen.

Von diesem Gesichtspunkt ausgehend können wir drei Gruppen bilden: 1. die „gelegentlichen Schwebler“, die in der Regel schwerer sind als Wasser und nur unter bestimmten Umständen ebenso schwer oder gar leichter als ihr Medium werden; 2. die „echten Schwebler“, die normalerweise das spezifische Gewicht ihres Mediums haben; 3. die „Überkompensierten“, die normalerweise leichter sind als ihr Medium, sich also an der Wasseroberfläche aufhalten.

Diese Einteilung hat natürlicherweise ihre Mängel und kann nur dazu dienen, die Übersicht zu erleichtern. Es ist manchmal schwer, einen Organismus richtig einzuordnen. Auch erscheint es unter Umständen um der Darstellung willen geboten, die Grenzen nicht zu scharf zu ziehen.

I. Die gelegentlichen Schwebler.

Wir wollen hier nicht die neuerdings insbesondere von NAUMANN (1927/28) angeschnittene Frage behandeln, inwiefern die Bewohner des Süßwasserpelagials überhaupt als Abkömmlinge einer Bodenlebewelt aufzufassen sind und daher nicht so ausgesprochene Schwebelanpassungen zeigen als die entsprechenden Meeresbewohner. Es ist auch sicher so, daß unter gegebenen Umständen, z. B. durch Wasserbewegungen, Bodenbewohner aufgewirbelt werden und zu Bewohnern des freien Wasserraums werden können, ohne daß sie deshalb ihr spezifisches Gewicht wesentlich geändert haben. Wir wollen hier dagegen auf einige Fälle hinweisen, in denen relativ schwere Organismen gelegentlich durch Verringerung ihres spezifischen Gewichts zum echten Schweben kommen können.

Das Rhizopod *Arcella* hält sich gewöhnlich auf irgendwelchen Unterlagen mit den Pseudopodien fest. Wenn das Tier aber einmal

auf dem Schalenrücken liegt und mit seinen Pseudopodien keinen festen Fuß fassen kann, dann treten nach ENGELMANN (1869) im Plasma innerhalb der Schale in 5—20 Minuten mehrere Gasblasen auf, die das Tier zum Aufsteigen bringen. Hat es mit den Pseudopodien einen Halt gefunden, so verschwinden die Vakuolen so schnell wie sie entstanden, der letzte Rest mit einem Ruck. Veranlaßt man das Tier zu öfterer Gasbildung, so geht diese allmählich langsamer, wird erst nach einer Erholungszeit wieder normal. Wenn man ein aufsteigendes Tier elektrisch reizt, so geht das Steigen zunächst weiter; dann aber werden die Gasblasen kleiner und zugleich beginnt das Tier zu sinken. Unter anderen Bedingungen beobachtet HALDANE (1927) diese Gasblasenbildung; er findet, daß sie auch durch einen gewissen Sauerstoffmangel ausgelöst werden kann, und meint, daß sie dann den Sinn hat, das Tier in sauerstoffreichere Schichten zu heben. Um was für ein Gas es sich hier handelt, ist noch nicht genau bekannt. BÜTSCHLI (1875) glaubt, daß die Gasblasen aus Kohlensäure bestehen, da sie in Kalilauge allmählich vollkommen verschwinden.

Auch bei der Gattung *Diffugia* ist Gasvakuolenbildung beobachtet. Die Art *D. hydrostatica* ZACH. kommt, mit ihren Gasblasen schwebend, manchmal sogar in großen Mengen im Süßwasserplankton vor; man rechnet sie gelegentlich sogar zu den echten Planktern (HEUSCHER 1916/17).

Auch manche Süßwasserlungenschnecken, die in der Regel schwerer sind als Wasser, können unter Umständen zu Schwebern werden. Zum Luftholen kriechen sie gewöhnlich an irgendeinem Gegenstand zur Oberfläche hinauf. Manche Arten können aber auch quer durchs Wasser aufsteigen. BROCKMEIER (1896) beschreibt diesen Vorgang für *Physa (Aplexa) hypnorum* folgendermaßen: „Es (das Aufsteigen) wird, wider Erwarten, durch ein Zusammendrücken der Lungenhöhle eingeleitet, was man deutlich daran erkennen kann, daß sofort nach der Erschütterung (des Wassers durch irgendeinen Gegenstand, JACOBS) eine mehr oder weniger große Luftblase hervorgedrückt wird, welche außen meistens haften bleibt. Gleich darauf findet höchstwahrscheinlich eine Ausdehnung der Lungenhöhle statt, welche dann verdünnte Luft enthält, die mit der außen haftenden Luftblase einen kräftigen Auftrieb bewirkt. Für die in zweiter Linie erfolgende Volumvergrößerung der Lunge spricht der folgende Versuch. Erschreckt man eine *Physa* nicht sehr stark, so beobachtet man auch sofort das Hervortreten einer silberglänzenden Luftblase, die aber nicht vollständig herausgedrückt wird und bald wieder in die Lungenhöhle zurücktritt. Die aufgestiegene *Physa* sinkt unter, sobald die anhaftende Luftblase sich mit der Luft über dem Wasser vereinigt hat, was sowohl unmittelbar nach der Ankunft oben als auch einige Zeit später erfolgen kann“ (S. 240f.).

II. Die echten Schweber.

Organismen, die ihr spezifisches Gewicht gleich dem des Wassers machen können, finden wir in den verschiedensten Stämmen. Wir erwähnen folgende: Einzellige: viele, wenn nicht alle Diatomeen; *Noctiluca* (ist gewöhnlich etwas leichter als Meerwasser, HARVEY 1917, PRATJE 1925); Radiolarien; pelagische Foraminiferen. Coelenteraten: Siphonophoren, und zwar nicht nur die Physophoren, sondern anscheinend auch manche Calycophoren (BRANDT 1892, MOSER 1924); auch manche Medusen sollen etwas leichter sein als Wasser (BRANDT 1892); ebenso scheinen manche Ctenophoren zu den Schwebern zu gehören: sie können bei Ruhe bald etwas leichter, bald etwas schwerer sein als Wasser (VERWORN 1893, HESSE 1924); MOSER (1924) betont, daß sie sich auf bestimmte Tiefe einstellen können. Würmer: Eier von manchen Rädertieren (WESENBERG-LUND 1909, REMANE 1932) schweben im Wasser. Mollusken: AGASSIZ (1866) gibt für den Pteropoden *Spirialis Flemingii* nach Aquarienbeobachtungen an, daß die Tiere sich mit ausgebreiteten Ruderflügeln stundenlang ohne Bewegung schwebend halten können; werden die Flügel zusammengefaltet, so sinken die Tiere ab; es kann sich hier wohl nur um Änderungen im spezifischen Gewicht handeln. Arthropoden: Die Süßwassercladocere *Diaphanosoma* vermag ohne Ruderschlag im Wasser zu schweben (WOLTERECK 1913). Bekanntestes Beispiel: Larve und Puppe der Mücke *Corethra (Sayomyia)* (s. S. 193). Wirbeltiere: pelagische Fische mit wohl ausgebildeter Schwimmblase. Pelagische Eier vieler Meeresfische (s. S. 169); von Süßwasserfischen die Eier von *Lota* (WESENBERG-LUND 1909). Wahrscheinlich gehören hierher auch die im Wasser lebenden Säugetiere (s. S. 197). In der Abb. 15 sind einige typische Schweber zusammengestellt.

Diese Aufzählung soll nur einen gewissen Überblick geben. Wir erkennen, daß das Schwebevermögen in verschiedensten Gruppen bald hier bald da als konvergente Anpassung entstanden ist. Eine systematische Untersuchung wird wahrscheinlich ergeben, daß es noch bedeutend mehr Schweber gibt. Insbesondere sollten die pelagischen Coelenteraten, Würmer, Mollusken und Tunikaten genauer untersucht werden.

Wir fragen uns: Wie kommt das Schweben zustande? Von diesem Gesichtspunkt aus wollen wir unterscheiden: 1. Schweben mit Hilfe von leichten Flüssigkeiten oder ähnlichen Stoffen (z. B. Gallerte); 2. Schweben mit Hilfe von Gasen.

Diese Unterscheidung hat nicht nur praktischen Wert, sondern es sind damit zugleich zwei Gruppen von Lebewesen gekennzeichnet, bei denen die Schwebbedingungen wesentlich verschieden sind: Flüssigkeiten sind praktisch nicht komprimierbar, Gase dagegen sind komprimierbar. Da zur Aufhebung des Übergewichts ein bestimmtes Volumen der leichten Substanz nötig ist,

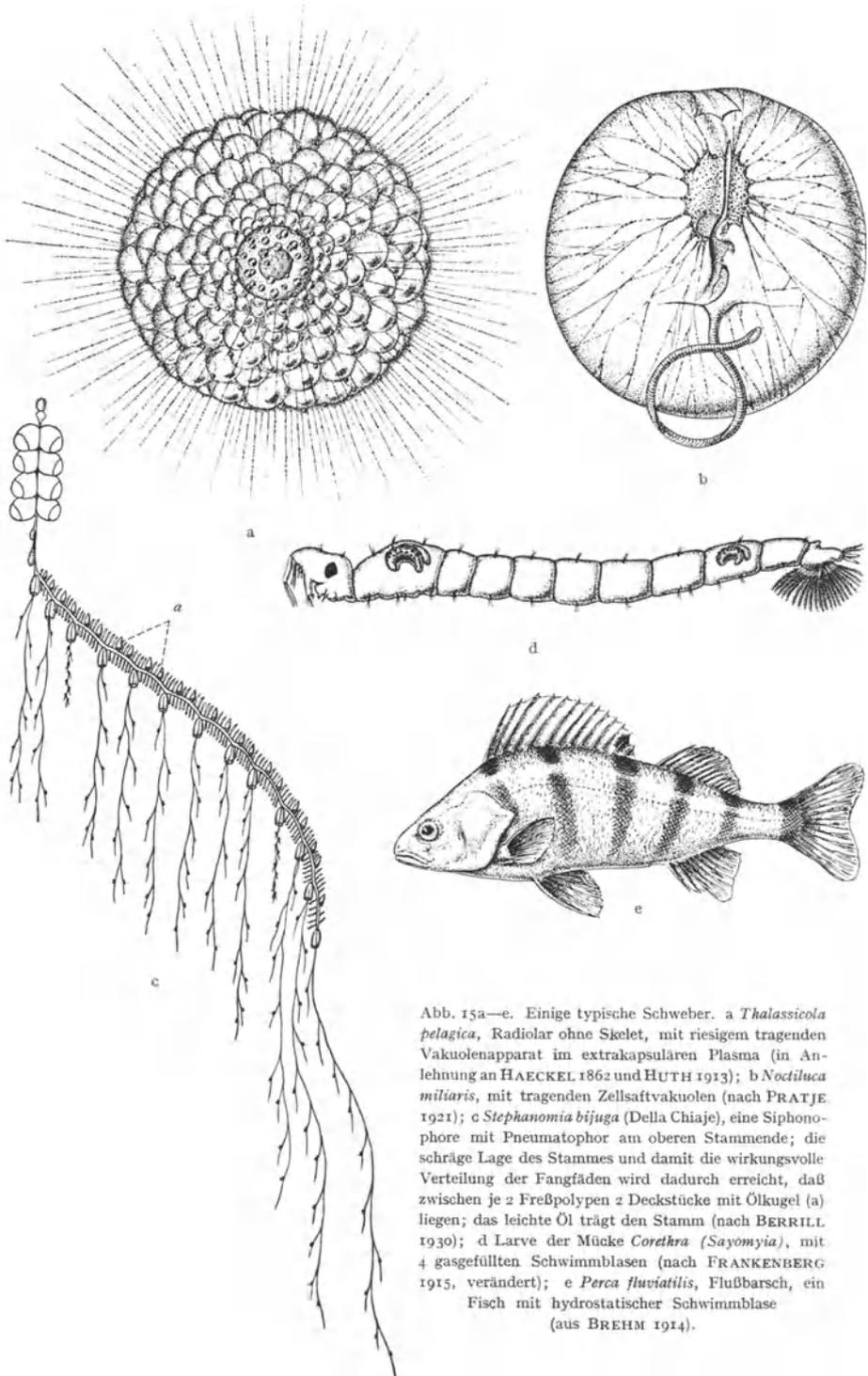


Abb. 15a—e. Einige typische Schwieber. a *Thalassicola pelagica*, Radiolar ohne Skelet, mit riesigem tragenden Vakuolenapparat im extrakapsulären Plasma (in Anlehnung an HAECKEL 1862 und HUTH 1913); b *Noctiluca miliaris*, mit tragenden Zellsaftvakuolen (nach PRATJE 1921); c *Stephanomia bijuga* (Della Chiaje), eine Siphonophore mit Pneumatophor am oberen Stammende; die schräge Lage des Stammes und damit die wirkungsvolle Verteilung der Fangfäden wird dadurch erreicht, daß zwischen je 2 Freßpolypen 2 Deckstücke mit Ölkugel (a) liegen; das leichte Öl trägt den Stamm (nach BERRILL 1930); d Larve der Mücke *Corethra* (*Sayomyia*), mit 4 gasgefüllten Schwimmblasen (nach FRANKENBERG 1915, verändert); e *Perca fluviatilis*, Flußbarsch, ein Fisch mit hydrostatischer Schwimmblase (aus BREHM 1914).

ergibt sich, daß mit einer bestimmten Menge einer leichten Flüssigkeit ein Schweben in jedem Wasserhorizont ermöglicht ist. Anders beim Schweben mit Gas: kann die Gasblase vom Tier aktiv zusammengedrückt werden, so ist mit einer bestimmten Gasmenge nicht nur ein Schweben, sondern auch ein Ab- und Aufsteigen möglich. Ist aber ein aktives Zusammenpressen der Gasblase nicht möglich, so ist dem Tier mit einer bestimmten Gasmenge immer nur ein Schweben in einem bestimmten Wasserhorizont möglich (falls nicht das Gas in einen Behälter mit absolut starrer Wand eingeschlossen ist). Unter diesem Horizont wird der auf dem Gas ruhende Wasserdruck größer, das Gasvolumen entsprechend kleiner, das spezifische Gewicht des Körpers also größer. Umgekehrt verringert sich das spezifische Gewicht beim Hinausgehen über den Schwebehorizont.

Diese charakteristischen Verschiedenheiten beim Schweben mit Flüssigkeiten und Schweben mit Gas bedingen eine Reihe von besonderen Anpassungen in den Schwebeeinrichtungen, auf die wir weiterhin besonders zu achten haben werden.

1. Schweben durch leichte Flüssigkeiten.

Die Außenbedingungen und Regulationsmöglichkeiten sind für Meeresbewohner andere als für Süßwasserbewohner. Wir wollen zunächst einige Meeresbewohner behandeln.

a) Leichte Zellsäfte.

Für das Radiolar *Thalassicola* ist seit langem bekannt, daß es mit Hilfe eines besonderen hydrostatischen Apparates nicht nur im Wasser schweben, sondern durch Veränderungen an diesem Apparat auch auf- und absteigen kann (VERWORN 1892, 1893; BRANDT 1892, 1895a, b). Der tragende Teil ist der Vakuolenapparat im extrakapsulären Plasma (Abb. 15); die isolierte Zentralkapsel sinkt — trotz etwa vorhandener Ölkugeln — ab, der extrakapsuläre Körperteil allein steigt auf. Schwebende Tiere bringen auf Reizung hin (z. B. durch heftige Wasserbewegung) einen kleineren oder größeren Teil der Vakuolen zum Verschwinden, der Durchmesser des Tieres nimmt dabei ab, das spezifische Gewicht zu: die Zelle sinkt ab; nach einiger Zeit schweben die Tiere wieder mit normalem Vakuolenkranz. Eine isolierte Zentralkapsel ist imstande, das extrakapsuläre Plasma mit dem Vakuolenkranz zu regenerieren und damit auch wieder zum Schweben zu kommen. Der Vakuoleninhalt, eine leicht fließende wäßrige Flüssigkeit, ist also das tragende Prinzip. Vollkommen ungeklärt ist die Frage, wie diese Tiere wahrnehmen, wann sie schwerer, ebenso schwer oder leichter als Wasser sind.

Wie *Thalassicola* verhalten sich nach BRAND auch die koloniebildenden Gattungen *Sphaerzoum* und *Collozoum*. Ja, wir dürfen annehmen, daß bei dem ganzen Heer der pelagischen Radiolarien und Foraminiferen, denen

allen die Fähigkeit zum aktiven Schwimmen fehlt, nach dem gleichen Prinzip das Schweben ermöglicht ist. Dabei ist durchaus möglich, daß das tragende Prinzip keineswegs immer in Form von Vakuolen im extrakapsulären Plasma liegt.

Bei manchen Arten (*Atlanticella*, *Nationaletta*, *Planktonetta*, vgl. HÄCKER, 1908, BORGERT 1922) ist die Zentralkapsel stark aufgebläht; es wird vermutet, daß die „Schwebevakuolen“ wenigstens zum Teil innerhalb dieser Zentralkapselliegen. Als Schwebepapparat ist ferner bei *Planktonetta* das sogen. „Floß“ gedeutet, eine elliptische, relativ festwandige Blase, die neben der Zentralkapsel liegt.

Einer besonderen Besprechung bedarf noch die Radiolarienfamilie der *Acantharia*. Auch diese Radiolarien können, wie ihre eben genannten Verwandten

schweben und ihr Schwebevermögen regulieren. Nach den Untersuchungen von SCHEWIAKOFF (1902, 1926) ist jedoch bei dem Sinken und Steigen ein neuer, bisher noch nicht erwähnter Vorgang ausschlaggebend beteiligt. Bei den meisten Vertretern dieser Gruppe finden wir als Differenzierung des Außenplasmas eine dicke Schicht aus dünnflüssiger Gallerte, die durchsetzt wird einerseits von einem Maschenwerk von Plasmasträngen, andererseits von den Skeletstäben (Abb. 16). Die

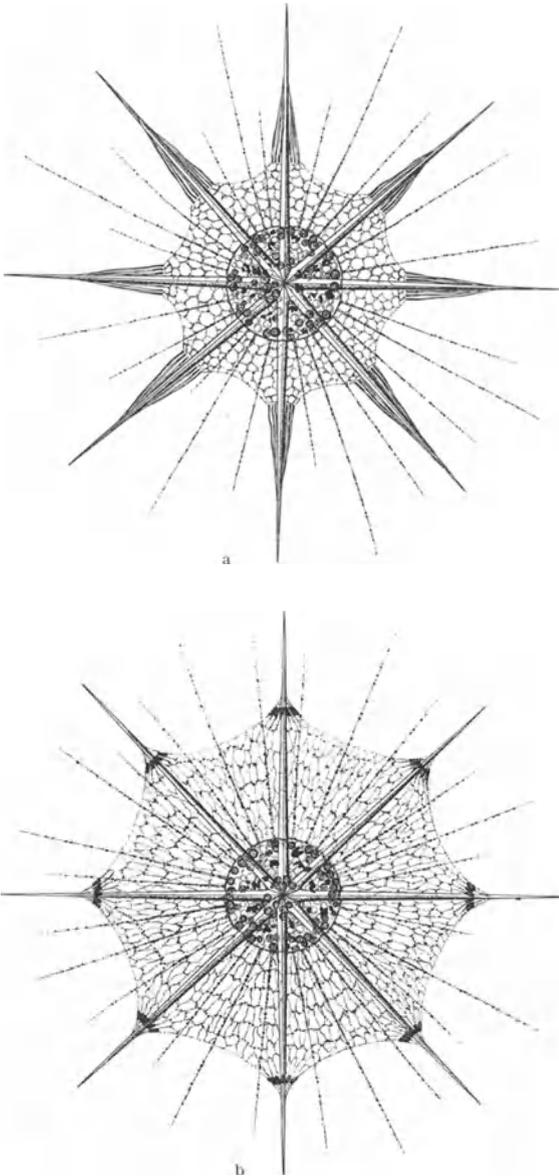


Abb. 16a,b. Ein Vertreter der *Acantharia*; a Myoneme erschläft, extrakapsuläres Plasma geschrumpft, Tier schwerer als Wasser; b Myoneme kontrahiert, extrakapsuläres Plasma voluminös: Tier steigt auf oder schwebt. (Nach SCHEWIAKOFF 1902.)

Gallerthülle ist an den Stacheln kegelförmig vorgezogen. Von den Stacheln aus laufen kontraktile Elemente, Myoneme (= „Gallertcilien“ von HAECKEL), wie auf der Peripherie eines Kegelmantels angeordnet, zum Gallertmantel hin. Die Zahl der Myoneme um einen Stachel herum schwankt mit dem Alter der Individuen und bei den verschiedenen Arten. Durch die Kontraktion dieser Elemente wird erreicht, daß die Peripherie der Gallerthülle, die nach dem Zentrum des Tieres zu zwischen den einzelnen Stacheln eingedellt ist, abgeflacht und nach außen gezogen wird; das ganze Tier wird so voluminöser.

Daß die Myoneme sich leicht kontrahieren, konnte bei künstlicher Reizung festgestellt werden, unter anderem auch durch Reizung mit elektrischem Strom. Zugleich aber zeigte sich, daß mit den durch die Kontraktion der Myoneme verbundenen Veränderungen des Körpers Veränderungen im Schwebeverhalten verbunden sind, und zwar beginnen zu schwere Tiere, bei denen die Myoneme erschlafft sind, bald nach der künstlich hervorgerufenen Kontraktion zu steigen. Die Tiere, die sich im Mittelmeer in der Tiefe von 5—200 m aufhalten, sind also durch die aktive Volumveränderung ihres Körpers imstande zu steigen, zu schweben und zu fallen. Was geschieht, damit zugleich mit der Tätigkeit der Myoneme Flüssigkeit aufgenommen und abgegeben wird, ist noch unbekannt.

Es muß darauf hingewiesen werden, daß BRANDT (1892) eine andere Darstellung der Schweberegulation gibt. Nach seinen Untersuchungen vor allem an *Acanthochiasma rubescens* sind bei ruhig schwebenden Tieren die Myoneme lang, werden bei Reizung verkürzt, was ein Absinken zur Folge hat. Doch wird auch hierbei der Gallertmantel verkleinert; denn nach BRANDT bewegt sich bei der Kontraktion die distale Anheftungsstelle der Myoneme zentralkapselwärts. Ob BRANDT oder SCHEWIAKOFF oder beide recht haben, kann nur erneute Beobachtung zeigen. Ob es sich bei der Substanz im extrakapsulären Plasma überhaupt um eine echte Gallerte handelt, erscheint nicht ausgemacht. Da sie sehr dünnflüssig ist, handelt es sich vielleicht um etwas ganz Ähnliches wie bei dem Vakuoleninhalt von *Thalassicola*.

Zu echten Schwibern sind auch die pelagischen Fischeier zu rechnen (Listen pelagischer Fischeier bei HEINCKE und EHRENBAUM 1900, EHRENBAUM 1905/09). Ähnlich wie in den soeben besprochenen Fällen zeigen auch sie ein gewisses Anpassungsvermögen an veränderte Umweltbedingungen. Von den wichtigen Nutzfischen haben die Plattfische und die Dorschartigen pelagische Eier; mit ihnen ist auch am meisten experimentiert worden.

Viele Fischeier besitzen in ihrem Dotter eine oder mehrere Ölkugeln. Diese sind jedoch nicht als die Organe anzusehen, mit deren Hilfe die Eier schweben. Denn es gibt schwebende Eier ohne Ölkugeln, wie auch am Boden liegende Eier mit Ölkugeln. Schließlich spricht das Verhalten unter wechselnden Schwebbedingungen dafür, daß ein anderer Mechanismus für das Schweben verantwortlich ist. Die Tatsache, daß Eier aus Wasser mit geringem Salzgehalt größer sind als solche aus höherem Salzgehalt, deutet ebenfalls in andere Richtung.

Die schwebenden Fischeier sind an das spezifische Gewicht ihres Mediums angepaßt; Eier verschiedener Arten, sowie Eier der gleichen Art in verschiedenen Gegenden sind jedoch verschieden schwer (EHRENBAUM und STRODTMANN 1904, STRODTMANN 1906, FRANZ 1910). In der Ostsee schweben Dorsch- und Scholleneier in Wasser von geringerem spezifischen Gewicht als in der Nordsee. Eier von *Engraulis* schweben ebenso in starksalzigem Nordseewasser wie im schwachsalzigen Wasser der Zuidersee (bis zu 7,5‰ Salzgehalt; EHRENBAUM 1905/09). Es zeigt sich in dieser weiten Verbreitungsmöglichkeit bereits die Fähigkeit der Eier, oder doch der Fische, sich an verschiedene Umweltbedingungen anzupassen. Der Verbreitung ist allerdings eine Grenze gesetzt: wird der Salzgehalt zu gering, so geht zunächst das Schwebevermögen verloren. So entwickeln sich in den östlichen Teilen der Ostsee die Scholleneier an bestimmten tiefen Stellen mit relativ hohem Salzgehalt am Meeresboden oder dicht darüber (STRODTMANN 1918, SCHNAKENBEK 1925).

Aber auch das einzelne Ei ist bis zu einem gewissen Grade imstande, sich veränderten Bedingungen anzupassen; Temperaturänderungen allerdings scheinen das Schwebevermögen nicht irgendwie zu beeinflussen; denn die Eisubstanz ändert sich bei einem Temperaturwechsel offenbar in demselben Ausmaß und in derselben Richtung wie das Medium selber (STRODTMANN 1918, JACOBSEN-JOHANSEN 1908). Anders ist es, wenn das Ei in stärkere oder schwächere Salzkonzentrationen gebracht wird; es ist dann zunächst entweder zu leicht oder zu schwer. Manche Eier aber vermögen sich umzustellen. STRODTMANN (1918) machte z. B. folgendes Experiment mit Scholleneiern: Eier aus Wasser von 18,55‰ Salzgehalt wurden in solches von 14,94‰ gebracht. Nach 7 Tagen schwebte die Hälfte der Eier in dem neuen Medium, in dem sie am Anfang allesamt untersanken.

Für das Schwebevermögen ist es nicht gleichgültig, wie weit der Embryo im Ei entwickelt ist. Es hat sich vielmehr herausgestellt (wie auf S. 135 bereits erwähnt), daß die Eier mit fortschreitender Entwicklung schwerer werden. Während das frisch abgelegte pelagische Ei eher sogar etwas leichter ist als das Wasser, sinkt es mit fortschreitender Entwicklung ganz langsam ab. So kommt es, daß man die älteren Entwicklungsstadien in größeren Tiefen fischt als die früheren (HENSEN-APSTEIN 1897, JACOBSEN-JOHANSEN 1908, FRANZ 1910, SCHNAKENBECK 1925).

Wir kennen jetzt einige „echte Schweber“ und ihr Regulationsvermögen; es drängt sich die Frage nach dem Mechanismus dieser Vorgänge auf. Worauf beruht z. B. das geringe spezifische Gewicht des Vakuoleninhalts bei *Thalassicola*? BRANDT hatte sich die Sache so vorgestellt: Die molare Konzentration im Vakuolensaft muß der

des Seewassers gleich sein; also müssen im Vakuolensaft solche Substanzen in entsprechender Menge gelöst sein, deren Lösung im Wasser leichter ist als eine gleich konzentrierte Lösung von Seesalzen. Dieser Forderung entspricht eine Lösung von CO_2 in Wasser; in der zum Seewasser isotonischen Vakuolenflüssigkeit soll also eine bestimmte Salzmenge durch eine entsprechende Menge gelöster CO_2 ersetzt sein. Diese Auffassung ist später des öfteren als bewiesen weitergegeben worden.

Heute wissen wir, daß nicht nur z. B. die Knochenfische, sondern auch viele Wirbellose des Meeres sich in der Konzentration des Innenmediums von der des Außenmediums mehr oder weniger unabhängig machen können (SCHLIEPER 1930). Es könnte also das geringe spezifische Gewicht der Vakuolenflüssigkeit darauf beruhen, daß die MolarKonzentration in ihr geringer ist als in Meerwasser.

Auf diese Weise hat man versucht, das Verhalten eines anderen typischen Schwemers, *Noctiluca miliaris* (Abb. 15 b), zu erklären (HARVEY 1917, LUDWIG 1928). *Noctiluca* ist normalerweise etwas leichter als Meerwasser, sein spezifisches Gewicht wird mit 1,014 angegeben; Geißel und Tentakel kommen für eine aktive Bewegung kaum in Frage (PRATJE 1921, 1925, GROSS 1934). Wenn man die Tiere stark reizt, so tritt Schrumpfung und damit zugleich Absinken ein (LUND und LOGAN 1924). Die Schrumpfung beruht auf Kleinerwerden des Zellsafttraumes; der Zellsaft ist also das tragende Prinzip. *Noctiluca* kann sich bis zu einem gewissen Grade an veränderte Schwebbedingungen anpassen. Wenn man die Tiere in ein Gemisch von 6 Teilen Seewasser zu 4 Teilen Süßwasser bringt, so bleiben sie zunächst gleichmäßig verteilt, offenbar, weil ihr spezifisches Gewicht gleich dem des Mediums ist; nach 10 Minuten beginnen sie aufzusteigen. In einem Gemisch von 5 : 5 Teilen sinken die Tiere zunächst ab und fangen nach 20 Minuten an zu steigen.

Es ist aber keineswegs bewiesen, daß der Zellsaft, wie LUDWIG und HARVEY meinen, hypotonisch zum Meerwasser ist. Am Preßsaft von *Noctiluca scintillans* hat JIDA (1934) vielmehr gefunden, daß er isotonisch zum Meerwasser ist, daß aber andererseits sein spezifisches Gewicht geringer als das des Meerwassers ist. Nun ist zwar ein Preßsaft aus vielen Zellen sicher nicht vollkommen identisch mit dem Inhalt der Zellsaftvakuolen; aber diese Versuche sprechen doch deutlich gegen die Auffassung von HARVEY-LUDWIG. Wir müssen also nach einer anderen Möglichkeit suchen.

Wir wissen, daß der Zellsaft von *Noctiluca* stark sauer reagiert. LUND und LOGAN (1924) hatten gefunden, daß gereizte Tiere beim Schrumpfen eine starke Säure an das Meerwasser abgeben. GROSS (1934) hat neuerdings durch Einführung von Indikatoren in den Zellsafttraum von normal schwebenden Tieren festgestellt, daß das pH des Zellsaftes etwa bei 3 liegt. (LUDWIG 1928 hatte demgegenüber

behauptet, der Zellsaft sei alkalisch; nach den eben genannten Beobachtungen ist das normalerweise also nicht der Fall.) Sollte angesichts dieser Tatsache BRANDT mit seiner vorhin erwähnten Auffassung, die Leichtigkeit des Zellsaftes beruhe auf CO₂-Speicherung, doch Recht haben? Hierzu ist zunächst zu sagen, daß der von GROSS gefundene p_H-Wert zu hoch ist, als daß er durch die Speicherung einer schwachen Säure wie CO₂ bedingt sein kann. Ferner zeigt die

Tabelle 4. Reaktion des Zellsaftes.

Art	PH	Medium	Bemerkungen
<i>Valonia macrophysa</i> . . .	5,8	Seewasser	Festgewachsen
<i>Valonia ventricosa</i> . . .	5,6–6,0	„	„
<i>Halicystis Osterhoutii</i> . . .	5	„	Festgewachsen oder schwebend
<i>Nitella clavata</i>	5,2	Quellwasser	Festgewachsen
<i>Chara ceratophylla</i>	5,9	Brackwasser	„

Tabelle 4, daß saure Reaktion des Zellsaftes auch sonst, bei einer Reihe von niederen Pflanzen, festgestellt ist, daß diese Reaktion aber nichts mit dem Schwebevermögen zu tun hat. Die saure Reaktion des Zellsaftes dürfte vielmehr für den Stofftransport und die Stoffspeicherung dieser Zellen von Bedeutung sein (BLINKS 1933, OSTERHOUT 1933, JAQUES und OSTERHOUT 1934).

Tabelle 5.

	Zusammensetzung von		
	Seewasser M	Zellsaft von <i>Valonia macrophysa</i> M	Zellsaft von <i>Halicystis Osterhoutii</i> M
Cl + Br	0,580 (100,00)	0,597 (100,00)	0,603 (100,00)
Na	0,498 (85,87)	0,09 (15,08)	0,557 (92,4)
K	0,012 (2,15)	0,5 (86,24)	0,0064 (1,01)
Ca	0,012 (2,05)	0,0017 (0,285)	0,008 (1,33)
Mg	0,057 (9,74)	Spur?	0,0167 (2,77)
SO ₄	0,036 (6,26)	Spur?	Spur

Die Zellen sind gewöhnlich an einer Unterlage festgewachsen und schwerer als Wasser. Aber die Art *Halicystis Osterhoutii* [bei OSTERHOUT und DORCAS (1925) irrtümlich als *Valonia ventricosa* bezeichnet] vermag, wenn sie von der Unterlage losgerissen wird, im Wasser zu schweben. Tabelle 5 zeigt einige Analysenergebnisse (OSTERHOUT und DORCAS 1925, BLINKS und JAQUES 1930, OSTERHOUT 1933).

Die Untersuchungen mit diesen Pflanzen haben aber zugleich gezeigt, daß die Zusammensetzung des Zellsaftes von ausschlaggebender Bedeutung für das Schweben sein kann. *Valonia* und *Halicystis* sind Algen, die aus einer riesigen Zelle, oft mit einem Durchmesser von mehr als 1 cm, bestehen. Im Inneren ist eine riesige Vakuole, deren Inhalt man leicht entnehmen und analysieren

Die Zellsäfte der beiden Arten unterscheiden sich also außerordentlich voneinander, vor allem im Na- und K-Gehalt. In beiden Säften aber sind Salzgehalt und osmotischer Druck höher als im Meerwasser. Während der hohe K-Gehalt bei *Valonia macrophysa* im Vergleich zu Befunden an anderen Formen nichts Besonderes darstellt, fällt der hohe Na-Gehalt bei *Halicystis Osterhoutii* ganz aus dem Rahmen des Gewöhnlichen. Die Säfte unterscheiden sich wegen ihrer verschiedenen Zusammensetzung auch stark im spezifischen Gewicht. OSTERHOUT und DORCAS (1925) fanden folgende Werte:

spezifisches Gewicht (25°) von Seewasser	1,0277
Zellsaft von <i>Valonia macrophysa</i>	1,0290
„ „ <i>Halicystis Osterhoutii</i>	1,0250

Auf Grund der Analysen wurden künstlich Seewasser und Zellsäfte hergestellt; ihre spezifischen Gewichte waren:

künstliches Seewasser	1,0285
künstlicher Zellsaft von <i>Valonia macrophysa</i>	1,0285
„ „ „ <i>Halicystis Osterhoutii</i>	1,0252

Ferner wurde folgender Versuch gemacht: Es wurde eine Lösung hergestellt, in der das Verhältnis von NaCl zu KCl das gleiche war wie im Zellsaft von *Halicystis Osterhoutii*; in diese Lösung wurden tote Zellen von *Valonia macrophysa* gebracht, deren Plasmaschlauch vollkommen durchlässig ist, deren Zellsaft also allmählich die Beschaffenheit des künstlichen *Halicystis*-Zellsaftes bekam. Diese *Valonia macrophysa*-Zellen wurden dann in Seewasser gebracht und schwebten hier, was normale *Valonia macrophysa* niemals tun. Da nach einiger Zeit durch Diffusion Ausgleich auftritt, macht sich dann das natürliche Übergewicht von Zellwand und Plasma geltend: die Zellen sinken unter.

Es ergibt sich also einwandfrei, daß das Schwebevermögen von *Halicystis Osterhoutii* auf der Zusammensetzung des Zellsaftes beruht. Dieser Zellsaft ist nicht isotonisch zum Außenmedium, in diesem Falle sogar hypertonisch; die Salze sind auch in anderem Verhältnis vorhanden als im Meerwasser. Die Fähigkeit der Zelle, Unterschiede in Konzentration und Zusammensetzung zu erhalten, tritt also auch hier klar hervor.

Man ist versucht, diesen Befund zu verallgemeinern. OSTERHOUT und DORCAS wollen das Schwebevermögen von *Noctiluca* nach dem gleichen Prinzip wie bei *Halicystis* erklären. Ctenophoren verhalten sich wie *Noctiluca*: sie können Gewichtsunterschieden bei Einbringen in verdünntes Seewasser in höchstens 2 Stunden ausgleichen (VERWORN 1893). Hier liegt also noch ein weites Arbeitsgebiet vor.

Trotz der Befunde an *Halicystis* sollte deshalb die andere Möglichkeit: im Inneren des Organismus geringere Salzkonzentration

und damit geringeres spezifisches Gewicht als im Medium, nicht außer acht gelassen werden. FRANZ (1909) stellte fest, daß bereits ganz junge Larven von marinen Teleostiern im Inneren die gleiche geringe Molarkonzentration wie die Erwachsenen besitzen; und DAKIN (1910/11) fand das gleiche sogar schon an Eipreßsäften von *Pleuronectes platessa*. Es ist durchaus denkbar, daß die Durchdringung der Eisubstanz mit der geeigneten Menge einer Lösung, die leichter ist als das Außenmedium, für das Schwebevermögen der Eier von ausschlaggebender Bedeutung ist.

Auf jeden Fall dürfen wir jetzt sagen: Die Fähigkeit der Meeresbewohner, ihrem Innenmedium eine Zusammensetzung zu geben, die sich von der des Außenmediums unterscheidet, dürfte in erster Linie das Schwebevermögen bedingen.

b) Gallerte als Schwebemittel.

Das soeben genannte Prinzip kann für Süßwasserbewohner nicht in Frage kommen; es gehört zu den elementarsten Lebensbedingungen, daß eine gewisse Konzentrationsgrenze des Innenmediums nicht unterschritten wird; die Salzkonzentration des Süßwassers liegt sicher unter dieser Grenze. Hier müssen andere Mittel wirksam sein. Auffallend häufig finden wir bei schwebenden Süßwasserformen (gelegentlich auch bei Meeresbewohnern) Gallertbildungen irgendwelcher Art. Nur in wenigen Fällen aber läßt sich mit Sicherheit sagen, daß derartige Gallertbildungen das Schweben ermöglichen.

Nach SPEK (1930) sind die Eier von *Nereis* vor der Befruchtung schwerer als das Meerwasser (Mittelmeerwasser bei Neapel). Kurz nach der Befruchtung aber erhält das Ei einen dicken Gallertmantel und schwebt nunmehr frei im Wasser. Bei der Bildung der sehr beträchtlichen Gallertmassen büßt das Ei selbst nur wenig an Volumen ein. Das aus dem Gallertmantel herausgeschälte Ei ist schwerer als Wasser. Die Gallertmasse entsteht durch Aufquellen einer Substanz, die vorher als sog. „Kortikalsubstanz“ in der Peripherie der Eizelle liegt.

Gallerthüllen von mehr oder weniger großer Mächtigkeit sind besonders bei vielen Süßwasseralgen aus verschiedenen Familien festgestellt worden (KLEBS 1886/88, VOIGT 1901, SCHRÖDER 1902/04, NAUMANN 1925, GEITLER 1925). In der Abb. 17 sieht man an einigen Beispielen, daß derartige Gallerthüllen unter Umständen eine beträchtliche Dicke erreichen können. Gallerthüllen haben ferner manche schwebende Rädertiereier (WESENBERG-LUND 1909). Die Eiballen des frühlaichenden Grasfrosches (*Rana temporaria*) sind durch die dicke Gallerthülle, die jedes Ei umgibt, sogar leichter als Wasser (WUNDER 1932); das aus der Hülle genommene Ei dagegen sinkt zu Boden. Die Eier des Wasserfrosches, der später laicht, haben eine

dünnere Gallerthülle, die das Ei nicht zu tragen vermag. So können die Grasfroscheier an der Wasseroberfläche die ungünstigeren Licht- und Temperaturverhältnisse des zeitigen Frühjahrs doch bestens ausnützen.

Zu bedenken ist aber, daß die Aufgabe von Gallertbildungen sicher eine sehr mannigfaltige ist (NAUMANN 1925). Sie sind z. B. auch bei festsitzenden Algen nicht selten. Umgekehrt sind noch keineswegs bei allen planktonischen Algen ohne Eigenbewegung

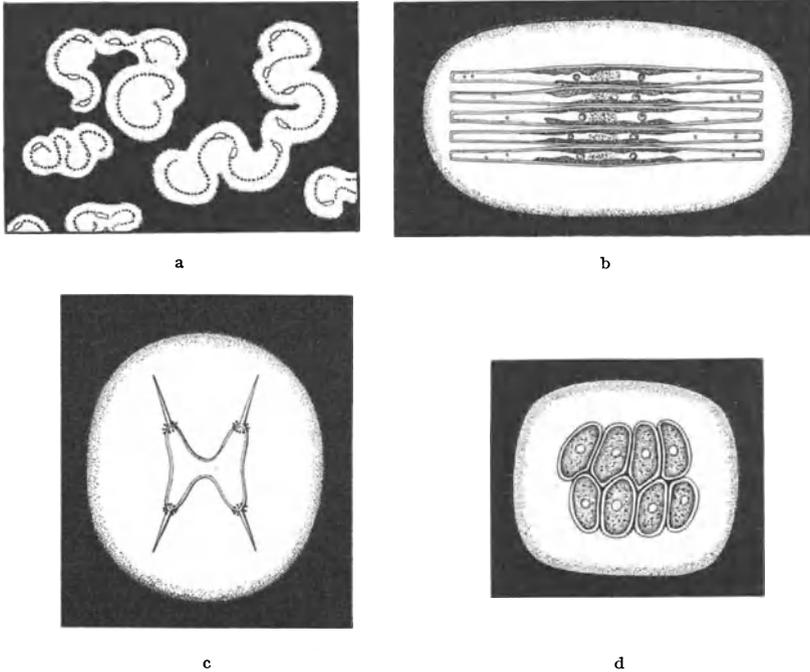


Abb. 17a—d. Gallerthüllen bei planktonischen Süßwasserlgen. a Cyanophyceen-Plankton (nach NAUMANN 1925); b Diatomeenkolonie (*Fragilaria crotonensis*); c Desmidiacee (*Staurastrum cuspidatum*, Vorderansicht); d Grünalgenkolonie (*Scenedesmus obtusus*). (b—d nach SCHRÖDER 1902.)

Gallerthüllen festgestellt. Daß man bei der Untersuchung auch einem technischen Fehler zum Opfer fallen kann, hat NAUMANN (1925) gezeigt: Der von VOIGT bei den Kolonien der Diatomee *Asterionella* gefundene Gallertschirm erwies sich als technisches Kunstprodukt.

c) Fett als Schwebemittel.

Wir hatten bereits früher darauf hingewiesen, daß man mit der Beurteilung von fettartigen Stoffen als „Schwebereinrichtung“ vorsichtig sein muß. Gerade bei den Organismen, die wir soeben als „echte Schwiber“ mit ausgesprochenem Regulationsvermögen kennen-gelernt hatten, kommt fast immer auch Fett im Körper vor (Radio-

larien, *Noctiluca*, Fischeier). Man hat gelegentlich solche Fettansammlungen als Schwebereinrichtung gedeutet; wir wissen nunmehr, daß das Schweben hier auf ganz andere Weise zustande kommt. Unklar ist auch, ob der Fettbehälter, „Somatocyste“, bei den Calycophoren (Siphonophoren) als Schwebearrangement zu bezeichnen ist. MOSER (1924) behauptet, daß nur selten Öl in der Somatocyste vorhanden sei. Hier wie bei den Ctenophoren scheint ein anderer Schwebemechanismus vorzuliegen (s. S. 165).

Beachtenswert aber ist, daß bei vielen autotrophen pelagischen Organismen nicht die schwere Stärke, sondern das leichte Fett als Assimilationsprodukt auftritt. Diatomeen z. B. sind alle stark fetthaltig (HUSTEDT 1930). Vielleicht ist hierauf der Befund von UTERMÖHL (1925) zurückzuführen, daß ein Teil der Individuen mancher Süßwasserdiatomeenarten leichter als Wasser ist. [An einer Grün- und einer Blaualge hatte früher schon PASCHER (1913) die gleiche Beobachtung gemacht; ein Grund hierfür ist nicht angegeben.]

In einigen Fällen scheint eine besonders starke Fettanhäufung ein Absinken in der Tat unmöglich gemacht zu haben; so dürfte die dicke Fettschicht unter der Haut es dem Riesenhai (*Cetorhinus maximus*) und dem Mondfisch (*Mola mola*) ermöglichen, sich regungslos an der Oberfläche treiben zu lassen (HESSE 1924).

Die Geschlechtstiere der an der Wasseroberfläche treibenden Staatsqualle *Velella* sinken in Tiefen von mehr als 1000 m. Hier entwickelt sich aus den Eiern eine Larve, die, ohne Nahrung aufzunehmen, in ihrem Inneren einen ölkügelhaltigen Gewebszapfen ausbildet; dadurch soll es dem Tier ermöglicht sein, wieder zur Oberfläche aufzusteigen, wo dann die Verwandlung zur erwachsenen *Velella* stattfindet (WOLTERECK 1904, 1908). Die Larve ist eine flüssigkeitsgefüllte Blase von etwa 1 mm Durchmesser. Es bleibt zu untersuchen, ob nicht eine leichte Innenflüssigkeit, wie bei *Noctiluca*, das Aufsteigen ermöglicht.

Ein schönes Beispiel dafür, wie Fett tatsächlich als tragendes Prinzip verwertet werden kann, ist in der Abb. 15c wiedergegeben. Das Vorhandensein von fettartigen leichten Stoffen vermindert auf jeden Fall das Übergewicht; Fett ist ferner bei Tieren und Pflanzen ein häufiger Speicherstoff. Da ist es eigentlich verwunderlich, daß es so selten als Schwebemittel im Sinne einer Anpassung gebraucht wird. Vielleicht hat das darin seinen Grund, daß eine Regulation der Fettmenge und damit des Schwebevermögens relativ schwer ist und nur langsam erfolgen kann.

2. Schweben durch Gase.

Überwindung des Übergewichts mit Hilfe von Gasen ist nicht allzu häufig entwickelt; die Erscheinung tritt in verschiedensten Gruppen des Organismenreiches hier und da einmal auf. Es war S. 165

darauf hingewiesen, inwiefern durch die Komprimierbarkeit der Gase die Lage für die Gasschweber anders ist als für die Flüssigkeitschweber. Auf die Folgerungen, die sich daraus für Bau und Verhalten der Gasschweber ergeben, wollen wir weiterhin besonders achten.

Es erscheint zweckmäßig, mit dem am besten erforschten gashaltigen Schwebeorgan zu beginnen, mit der

a) Schwimmblase der Fische.

Die Fragen, um die es sich hier dreht, werden wir so am leichtesten erkennen.

Von vornherein ist hier eine gewisse Einschränkung zu machen. Ein gasgefüllter Raum im Körper wird allerdings das spezifische Gewicht des Fisches auf jeden Fall herabsetzen. Nicht selten aber liegt die Hauptbedeutung einer Schwimmblase nicht in ihrer Funktion als Schwebeorgan, sondern auf ganz anderem Gebiete. Bei manchen Fischen (z. B. *Cobitidae*) ist die Schwimmblase viel zu klein, als daß sie ein Schweben ermöglichen könnte, ohne daß sie aber darum funktionell bedeutungslos ist. In manchen Fällen (z. B. *Triglidae*, *Sciaenidae*, manche *Siluridae*, vgl. u. a. DUFOSSE 1874, SÖRENSEN 1884) dient sie zur Erzeugung von Tönen. Bei den Ostariophysen steht sie durch die Reihe der WEBERSchen Knöchelchen, die die Schwimmblase mit dem inneren Ohr verbinden — neben ihrer Bedeutung als Schwebeapparat —, im Dienst der Hörfunktion (v. FRISCH und STETTER 1932). Wiederum in anderen Fällen (Literatur bei JACOBS 1934) ist die Schwimmblase vor allem ein Atmungsorgan; sie wird hier durch den Ductus pneumaticus hindurch regelmäßig gefüllt und entleert. Sie kann in diesen Fällen also nicht die wesentliche Bedingung eines Schwebeorgans erfüllen: ihr Volumen möglichst konstant zu erhalten.

Wir wollen uns hier mit der Schwimmblase beschäftigen, soweit sie dem Fisch das Schweben im Wasser ermöglicht. Da wir bisher zwischen „Schwimmen“ und „Schweben“ streng unterschieden haben, ist der Name „Schwimm“blase in unserem Sinne eigentlich irreführend. Es hat aber keinen Sinn, den alteingebürgerten Namen durch einen neuen zu ersetzen.

Man kann sagen, daß die meisten Forscher, die sich seit einigen Jahrhunderten mit diesem auffallenden Organ beschäftigt haben, von der Schwebefunktion der Schwimmblase überzeugt waren. Aber doch kann man hier zwei Lager unterscheiden. Der Hauptvertreter der einen Richtung ist BORELLI (1685), der der anderen MOREAU (1877).

a) Die Theorien von BORELLI und MOREAU. BORELLI nimmt einerseits an, daß der Fisch mit Hilfe seiner Schwimmblase im Wasser zu schweben vermag; andererseits aber meint er, daß der Fisch durch aktive Volumänderung der Schwimmblase imstande sei, im Wasser auf- und abzustiegen. Die Volumänderung werde vor allem durch Kontraktion und Erschlaffen der die Bauchhöhle umgebenden Rumpfmuskeln besorgt. Nach dieser Auffassung ist also der Fisch von Schwankungen des spezifischen Gewichts und des Drucks des

Mediums weitgehend unabhängig. Demgegenüber kommt MOREAU auf Grund seiner Experimente zu folgender Auffassung. Der Fisch vermag mit einer bestimmten Gasmenge in seiner Schwimmblase nur in einer bestimmten Anpassungsebene zu schweben, in der sein spezifisches Gewicht gerade gleich dem des Wassers ist. Gerät er nach oben oder nach unten über diese Anpassungsebene hinaus, so wird wegen der veränderten Druckverhältnisse zwangsläufig das Schwimmblasenvolumen größer bzw. kleiner, das spezifische Gewicht des Fisches kleiner bzw. größer. Der Fisch müßte entweder bis an die Wasseroberfläche emporgerissen werden oder bis an den Boden des Gewässers sinken. Er verhindert dies dadurch, daß er durch aktive Schwimmbewegungen immer wieder in seine Anpassungsebene zurückkehrt. Andererseits ist der Fisch durchaus imstande, sich an den Aufenthalt in einem anderen Wasserhorizont anzupassen. Er begibt sich einfach in den neuen Horizont. Liegt dieser über der alten Anpassungsebene, so ist nun zunächst die Schwimmblase zu groß wegen des geringeren Wasserdrucks; um zum Schweben zu kommen, muß die Gasmenge in der Schwimmblase verringert werden, bis gerade das richtige Volumen wieder erreicht ist. Liegt der neue Horizont unter der früheren Anpassungsebene, so ist das Schwimmblasenvolumen zunächst zu klein und muß durch Hineinbringen von Gas in die Schwimmblase vergrößert werden, bis das Schweben wieder möglich ist.

Der wesentliche Unterschied dieser Auffassung gegenüber der von BORELLI liegt also darin, daß nach MOREAU der Fisch betreffs des Volumens seiner Schwimmblase in starkem Maße der Spielball der von außen auf ihn wirkenden Druckkräfte ist; die Anpassung an neue Horizonte erfolgt nicht durch schnelle aktive Volumänderungen der Schwimmblase, sondern durch relativ langsam ablaufende Vorgänge, bei denen die Gasmenge in der Schwimmblase vermehrt oder vermindert wird. Wir stellen hier die Auffassungen von BORELLI und MOREAU absichtlich scharf einander gegenüber, ohne auf die Forscher einzugehen, die mit ihren Auffassungen ein Bindeglied zwischen beiden bilden (z. B. BIOT 1807).

Ob BORELLI oder MOREAU Recht hat, muß durch das Experiment entschieden werden. Es gibt eine Reihe von Experimenten, die für die Auffassung von MOREAU sprechen, während für die Ansicht von BORELLI bisher keine bündigen experimentellen Beweise beigebracht werden konnten.

Wir prüfen zunächst das Verhalten der Schwimmblase unter verschiedenen Drucken. MOREAU und nach ihm CHARBONNEL-SALLE (1887) und KUIPER (1915 a) haben festgestellt, daß genau gleichlaufend mit dem Auf- und Absteigen in einem hochzylindrischen Behälter das Volumen des Fisches zu- und abnimmt. Das kann nur auf einer passiven Volumänderung der Schwimmblasengase beruhen.

Wenn z. B. das Absteigen im Sinne von BORELLI vor sich geht, müßte die aktive Volumabnahme schon vor dem Beginn des Absinkens stattfinden; entsprechend umgekehrt beim Aufsteigen. Das ist jedoch nicht der Fall. Der Versuch zeigt, daß der Fisch in der Tat Spielball der auf ihn wirkenden Druckkräfte ist.

Die Anpassungsebene ist eine mathematische Ebene. Wenn der Fisch auch nur ein wenig von dieser Ebene abweicht, muß sich die Störung im spezifischen Gewicht bereits bemerkbar machen. Normalerweise allerdings wirken sich diese Störungen nicht schädlich aus; durch geringe aktive Schwimmbewegungen hält der Fisch sich immer in der Umgebung seiner Anpassungsebene. Erst wenn die Druckänderungen, und damit die Volumänderungen der Schwimmblase, zu stark werden, reichen Schwimmbewegungen zum Ausgleich nicht mehr aus, und zwar muß eine allzu große Abweichung von der Anpassungsebene nach oben für den Fisch gefährlicher sein als eine ebenso große Abweichung nach unten. Bekanntlich kommen aus großer Tiefe schnell heraufgeholt Fische nicht selten „trommelsüchtig“ an die Oberfläche: die Schwimmblase ist durch die starke Druckverminderung so stark aufgetrieben, daß die Tiere hilflos an der Wasseroberfläche treiben.

Die Auffassung von MOREAU scheint durch die beschriebenen Experimente gut begründet. Man darf aber folgendes nicht außer acht lassen: Es gibt Schwimmblasen, die sicher hydrostatische Organe sind, und die in ihrer Wand glatte Muskelfasern besitzen. In der Schwimmblase der Cypriniden, insbesondere in der hinteren Blase, ist diese Muskulatur bereits von MÜLLER (1845) richtig erkannt und beschrieben worden. Die Mitteilung von EISSELE (1922), daß in der Wand der Cypriniden-Schwimmblase Muskeln fehlen, ist falsch, wie eine Nachuntersuchung gezeigt hat. Auch EVANS (1925) hat die Sachlage nicht ganz richtig erkannt. Wir wissen heute noch nicht, welche Bedeutung diese Muskulatur hat. KUIPER (1915a) hat die Versuche von MOREAU unter besonders sorgfältiger Ausschaltung etwaiger Temperatureinflüsse nachgemacht; er hat gefunden, daß außer den von dem Auf- und Absteigen der Fische herrührenden Volumschwankungen der Schwimmblase noch andere, hiervon unabhängige vorkommen, deren Ursachen einstweilen noch unbekannt sind.

Neuerdings versuchen RABAUD und VERRIER in einer Reihe von Untersuchungen zu beweisen, daß die Auffassung von MOREAU falsch ist. Sie finden, daß Fische mit und ohne Schwimmblase sich gegen Druckänderungen (vor allem starke Druckerniedrigungen durch Wasserstrahlpumpe) und bezüglich der Volumänderungen beim Auf- und Absteigen durchaus gleich verhalten. Die Experimente sind zum Teil methodisch falsch angesetzt, die Ergebnisse stehen keineswegs immer in Widerspruch zur MOREAUSCHEN Auffassung. Diese ist, wie wir sehen werden, auch noch auf anderem Wege so gut begründet, daß keine Veranlassung besteht, sie mit RABAUD-VERRIER als widerlegt anzusehen.

Die Theorie von MOREAU verlangt, daß die Anpassung an den Aufenthalt in einer neuen Wasserebene durch Verringerung bzw. Vermehrung der in der Schwimmblase vorhandenen Gasmenge geschieht. Das ist oft tatsächlich der Fall. MOREAU bringt einen

Labrus maculatus in eine Tiefe von 7—8 m. Nach 4tägigem Aufenthalt in der Tiefe hat der Fisch, d. h. die Schwimmblase, um 8,32 ccm an Volumen zugenommen; in flachem Wasser zeigt er demgemäß Auftrieb, ist leichter als das Wasser. Er wird jetzt in flaches Wasser gebracht und zeigt entsprechend nach 3 Tagen eine Volumabnahme von 8 ccm, hat also annähernd sein altes Volumen wieder erreicht. MOREAU hatte hierbei die Volumzu- bzw. -abnahme gemessen, nicht das Schwimmblasen-Volumen selbst.

Mit einer anderen Methode gelang es, am lebenden Fisch das Volumen des Schwimmblaseninhalts zu verschiedenen Zeiten direkt zu messen. Bei der Messung wurde das Gesetz von BOYLE-MARIOTTE verwertet; über die Apparatur und Rechnung vgl. JACOBS (1932). Es ließ sich so feststellen, daß ein Barsch, der in 80 cm Wassertiefe lebte, 22,21 ccm Gas (0°, 760 mm Hg) in seiner Schwimmblase hatte. Er wurde dann in Wasser von etwa 15 cm Tiefe gebracht; nach 17stündigem Aufenthalt hier waren in seiner Schwimmblase 21,03 ccm Gas, d. h. es ergibt sich (unter Berücksichtigung der Luftdruckverhältnisse während des Versuchs), daß der Fisch in diesen 17 Stunden eine Druckabnahme von 68 cm Wassersäule durch eine entsprechende Volumabnahme der Schwimmblase ausgeglichen hatte. Dieser Versuch zeigt, daß auch relativ schwache Druckänderungen durch entsprechende Änderungen der Menge des Schwimmblaseninhalts ausgeglichen werden.

Während sich so die mit dem Horizontwechsel verbundenen Druckänderungen in der Menge des Schwimmblaseninhalts widerspiegeln, muß bei einem Fisch, der sich ständig in dem gleichen Wasserhorizont aufhält, das Schwimmblasenvolumen möglichst konstant gehalten werden. Hierbei ist jedoch folgendes zu beachten. WINTERSTEIN (1921) weist mit Recht darauf hin, daß ein Fisch mit Schwimmblase nichts anderes ist, physikalisch gesprochen, als eine Gasblase unter Wasser. Das aber ist kein stabiles System, weil die Gesamtgasspannung in der Blase normalerweise immer wenigstens um die Höhe der auf der Gasblase lastenden Wassersäule größer ist als in dem umgebenden Wasser. Daher wird bei einem Gasgemisch in jedem Augenblick wenigstens eine Gasart in das Wasser hinausdiffundieren. Der Erfolg müßte der sein, daß nach einiger Zeit die Gasblase verschwunden ist. Da nicht anzunehmen ist, daß die Schwimmblasenwand für Gase absolut undurchlässig ist, müßte es der Schwimmblase ebenso gehen, wenn man auch die Gasspannungsverhältnisse in der unmittelbaren Umgebung der Schwimmblase nicht ohne weiteres mit denen im Wasser vergleichen kann. Das Vorhandensein des theoretisch zu fordernden Diffusionsverlustes läßt sich mit einem Kunstgriff auch nachweisen. Normalerweise wird z. B. bei einem Barsch, der sich immer in der gleichen Wassertiefe aufhält, das Schwimmblasenvolumen in engen Grenzen konstant

gehalten. Der tatsächlich vorhandene Diffusionsverlust der Schwimmblase wird durch Gasabscheidung aus der sog. Gasdrüse (s. S. 185) ausgeglichen. Wenn man aber diese Gasabscheidung durch Durchtrennung des zur Gasdrüse führenden Vagusastes unterbindet (BOHR 1894), so nimmt tatsächlich das Schwimmblasenvolumen konstant ab, bei einem in flachem Wasser gehaltenen Barsch innerhalb von 11 Tagen von 13,31 ccm auf 12,42 ccm, bei einem anderen Barsch von 16,06 ccm in 7 Tagen auf 15,39 ccm (alle Volumina bei 0° und 760 mm Hg).

Es gehört also in der Tat Arbeit von seiten des Fisches dazu, den Füllungszustand der Schwimmblase auf konstanter Höhe zu halten. Diese Ausgleichsarbeit aber wird um so größer sein müssen, in je größerer Tiefe sich ein Fisch befindet. Wir werden sehen, in welcher Weise sich dies in der Zusammensetzung des Schwimmblaseninhalts ausdrückt (s. S. 184).

Ein Fisch, der sich immer in der gleichen Wassertiefe befindet, lebt gleichwohl nicht unter konstanten Druckverhältnissen. Denn auf dem Wasser lastet die Atmosphäre, und Luftdruckschwankungen müssen sich ebenso wie Wasserdruckschwankungen im Volumen der Schwimmblase bemerkbar machen. Sie müssen dies um so stärker tun, in je flacherem Wasser sich der Fisch befindet. Wenn man die Gasmenge in der Schwimmblase in regelmäßigen Abständen über einen längeren Zeitraum hin mißt (immer ausgedrückt für 0° und 760 mm Hg), so geht die so gewonnene Gasmengenkurve genau parallel mit der Kurve der Luftdruckschwankungen während der Versuchszeit. Das muß so sein, wenn bei zunehmendem Luftdruck in die zu klein werdende Schwimmblase Gas einströmt, und wenn bei abnehmendem Luftdruck Gas aus der Schwimmblase verschwindet. Tatsächlich aber, d. h. für die jeweiligen Temperatur- und Druckverhältnisse, bleibt das Schwimmblasenvolumen in engen Grenzen konstant (JACOBS 1932).

Alle diese Untersuchungen bestätigen also durchaus die Theorie von MOREAU: Durch Zugabe und Wegnahme von Gas reguliert der Fisch das Volumen der Schwimmblase so, daß sein spezifisches Gewicht immer möglichst gleich dem des Wassers wird. Was wissen wir nun über den Mechanismus dieses Gaswechsels?

Zuvor müssen wir die normale Zusammensetzung des Schwimmblaseninhalts kennen. Dabei verstehen wir unter „normal“, daß der Fisch sich längere Zeit unter gleichartigen, für ihn vor allem bezüglich der Wassertiefe als normal zu bezeichnenden Verhältnissen befunden hat. In der Tabelle 6 sind einige Mittelwerte aus Analysen für verschiedene Fischarten zusammengestellt. Man sieht: es sind in der Schwimmblase die gleichen Gase wie in der Atmosphäre vorhanden, jedoch in verschiedenster Zusammensetzung. Was die bezeichnende

Tabelle 6. Zusammensetzung des Schwimmblaseninhalts bei verschiedenen Fischarten (Mittelwerte).

Fischart	Schwimmblaseninhalt			Anzahl der Analysen	Autor	Bemerkungen
	% CO ₂	% O ₂	% N ₂			
<i>Salmo irideus</i> juv.	0,8	3,7	95,5	10	JACOBS (1934)	In flachem Wasser
<i>Cyprinus carpio</i>	3,7	5,7	90,6	12	HALL (1924)	„ „ „
<i>Tinca vulgaris</i>	5,8	4,1	90,1	8	JACOBS (1934)	„ „ „
<i>Esox lucius</i>	6,7	35,0	58,3	17	„ (1934)	„ „ „
<i>Gadus morrhua</i>	0,5	19,0	80,5	15	„ (1934)	„ „ „
<i>Perca flavescens</i>	0,6	19,9	79,5	28	HALL (1924)	„ „ „
<i>Serranus cabrilla</i>	Spur	80,7	19,3	1	RICHARD (1895)	Aus 60 m Tiefe
<i>Conger vulgaris</i>	0,4	87,7	11,9	1	„ (1895)	„ 175 „ „
<i>Synphobranchus pinnatus</i>	3,1	75,1	21,8	?	SCHLOESING-RICHARD (1896)	„ 900 „ „
<i>Coregonus acronius</i> ¹	0,7	4,9	94,4	11	HÜFNER (1892)	Bodensee, aus 60 bis 80 m Tiefe

Zusammensetzung für die einzelnen Arten bedeutet, ist einstweilen noch unbekannt. Bemerkenswert ist ferner der O₂-Reichtum in Schwimmblasen von Tiefenfischen; wir werden später (S. 184) noch darauf zurückkommen. Die Sonderstellung des in der Tiefe lebenden Kilches bedarf noch der Klärung.

Wie ändert sich die Zusammensetzung des Schwimmblaseninhalts bei den Volumregulationen? Welcher Bestandteil ist vor allem an der Volumregulation beteiligt? Wir wollen hier 2 Fälle unterscheiden: die Hinzufügung von Gas und die Wegnahme von Gas.

β) **Das Hineinbringen von Gas in die Schwimmblase.** Man kann sich vorstellen, daß Fische mit offenem Ductus pneumaticus ein notwendig gewordenes Auffüllen der Schwimmblase durch Luftschnappen an der Wasseroberfläche besorgen. Wir wissen heute, daß bei einer Reihe von Fischarten (EVANS und DAMANT 1928, JACOBS 1934) diese Art der Schwimmblasenfüllung unter Umständen vorkommt, z. B. für verschiedene Salmoniden und Cypriniden, sowie für den Hecht (*Esox*). Der Schluckmechanismus ist noch nicht genau analysiert. Für die bisher untersuchten Salmoniden (Huchen, Bach- und Regenbogenforelle) ergab sich, daß dies Luftschlucken sogar die einzige Möglichkeit zur Auffüllung der Schwimmblase ist, während andere Physostomen noch eine weitere Möglichkeit besitzen. Anscheinend muß bei Jungfischen die allererste Schwimmblasenfüllung ebenfalls durch Luftschlucken erfolgen, sogar bei Physoklisten, die ja bei der Entstehung der Schwimmblase eine kurze Zeit Physostomen sind (LEDEBUR 1928).

¹ Nachprüfung erwünscht; unter den 11 untersuchten Tieren sind 4, denen jede Spur O₂ fehlte, andererseits 3, die mehr als 12% O₂ hatten.

Beim Luftschlucken in eine stark entleerte Schwimmblase ändert sich natürlich die Zusammensetzung des Schwimmblaseninhalts. Bei Cypriniden und Salmoniden ist der O₂-Gehalt entsprechend erhöht. Bald aber ist die „Normalzusammensetzung“ wieder erreicht, wobei in diesen Fällen also Sauerstoff aus der Schwimmblase verschwindet. Im CO₂-Gehalt drückt sich dieser Gaswechsel nicht besonders stark aus.

Für Physoklisten kommt ein Luftschlucken nicht in Frage. Es ist interessant, daß ein Physoklist mit zu kleiner Schwimmblase gar nicht das Bestreben hat, die Wasseroberfläche zu erreichen, während die oben erwähnten Physostomen immer bald und mehr oder weniger eifrig zur Wasseroberfläche streben. Aber auch ein Physoklist kann, wie wir sahen, eine zu klein gewordene Schwimmblase wieder auffüllen. Man bezeichnet diesen Vorgang der Absonderung von Gas in die Schwimmblase hinein seit langem als „Gassekretion“. Um einen mit Konzentrationsarbeit verbundenen Sekretionsvorgang handelt es sich insofern, als wenigstens eine Gasart dabei in einer Spannung abgeschieden wird, die bedeutend höher als im Wasser und auch sicher höher als in normalem Fischblut ist.

Was für ein Gas oder Gasgemisch wird bei der Gassekretion abgeschieden? Auf diese Frage kann keine allgemeingültige Antwort gegeben werden; denn die Zusammensetzung des „Ersatzgases“ dürfte bei verschiedenen Fischarten und auch bei der gleichen Art unter verschiedenen Umständen eine verschiedene sein (JACOBS 1932, 1934). Seit den Untersuchungen von MOREAU aber ist bekannt, daß der Sauerstoff eine hervorragende Rolle bei der Gassekretion spielt; die Befunde von MOREAU sind des öfteren bestätigt worden (z. B. HÜFNER 1892, BOHR 1894, EVANS und DAMANT 1928).

Tabelle 7.
Änderung der Zusammensetzung des Gases in der Schwimmblase des Barsches bei der Gassekretion. (Nach JACOBS 1930, 1932.)

Nr.	% Ersatz des künstlichen Volumverlustes	Zusammensetzung des Schwimmblasengases			
		vor der Gassekretion		nach der Gassekretion	
		% CO ₂	% O ₂	% CO ₂	% O ₂
1	9,7	0,9	10,3	11,2	12,6
2	18,7	1,5	19,7	22,5	19,3
3	29,6	1,3	9,1	11,5	10,0
4	69,1	1,2	8,0	8,5	14,0
5	75,8	1,1	11,4	21,8	31,8
6	100 % seit 1 Tag	7,4	19,0	11,5	40,7
7	100 % seit 2 Tagen	2,7	20,3	9,9	49,9
8	100 % seit 4 Tagen	1,5	21,1	4,4	62,9 ¹

¹ Der Fisch war vor der zweiten Analyse zweimal punktiert worden, die übrigen Fische nur einmal.

Eingehende Untersuchungen am Barsch (*Perca fluviatilis*) aber haben gezeigt, daß auch die Kohlensäure hervorragend bei der Gassekretion beteiligt ist. Allerdings wird diese Beteiligung der Kohlensäure in der Analyse nur dann sehr deutlich, wenn man die Neuzusammensetzung des Schwimmblaseninhalts prüft, noch bevor die Schwimmblase ihr Sollvolumen wieder erreicht hat. Das zeigt die Tabelle 7.

In die Schwimmblase strömt also nach der Entfernung von Gas alsbald ein CO_2 -reiches Ersatzgas ein; es ließ sich feststellen, daß dies wenigstens während der ersten Versuchsstunden zu 83 bis 85 % aus CO_2 , zu etwa 15 % aus O_2 besteht (JACOBS 1932). Dieser Befund ist neuerdings von MEESTERS und NAGEL (1934) bestätigt worden.

Letzten Endes aber macht sich die O_2 -Zunahme doch stärker bemerkbar als die CO_2 -Zunahme. Denn die Kohlensäure verschwindet durch die feuchte Schwimmblasenhaut hindurch relativ sehr schnell wieder, der Sauerstoff dagegen viel langsamer. So kommt es, daß nach vollendetem Volumersatz sich im Schwimmblaseninhalt vor allem die Sauerstoffzunahme bemerkbar macht; es wird der Eindruck einer reinen Sauerstoffsekretion erweckt. Untersuchungen an einer Reihe anderer Physoklisten (JACOBS 1934) haben ergeben, daß auch dort neben Sauerstoff eine gewisse Menge Kohlensäure bei der Gassekretion in die Schwimmblase einströmt. Jedoch traten nicht so große CO_2 -Mengen in der Schwimmblase auf, wie beim Barsch. Nun wird auch der hohe O_2 -Gehalt bei den Tiefseefischen verständlich: Der Diffusionsverlust muß bei den hohen Drucken beträchtlich sein; daher muß die Gasdrüse ständig stärker arbeiten als bei einem Flachwasserfisch. Das äußert sich in dem hohen O_2 -Gehalt.

Schwimmblasenauffüllung durch Gassekretion ist bezeichnend für alle Physoklisten; sie ist aber nicht auf diese beschränkt. Vielmehr kommt Gassekretion auch bei einer Reihe von Physostomen vor; denn manche von ihnen sind imstande, auch ohne Gelegenheit zum Luftschnappen eine entleerte Schwimmblase wieder mit Gas zu füllen; nur läuft der Vorgang hier in der Regel langsamer als bei den Physoklisten ab. Schon MOREAU kannte die Gassekretion bei Cypriniden. Auch für den Hecht (*Esox*, HÜFNER 1892) war sie bekannt. Es hat sich gezeigt (JACOBS 1934), daß bei diesen Fischen die Kohlensäure in ähnlicher Weise und in ähnlichem Ausmaß am Volumersatz beteiligt ist. Nur bei einigen Salmoniden (*Salmo hucho*, *S. fario*, *S. iridea*) konnte eine Gassekretion nicht gefunden werden. Diese Arten sind bei der Neufüllung ihrer Schwimmblase ausschließlich auf das Luftschnappen angewiesen, wozu sie als Bewohner flachen Wassers auch immer die Gelegenheit haben. Wie die Verhältnisse bei Tiefseesalmoniden (z. B. *Coregonus acronius*) liegen, bedarf noch der genaueren Untersuchung.

Wo und wie wird bei der Gassekretion das Gasmisch in die Schwimmblase abgeschieden? Diese Frage kann heute noch nicht immer befriedigend beantwortet werden. Verhältnismäßig am besten sind die Physoklisten untersucht. Für diese gilt folgendes: Als Abscheidungsart für das „Ersatzgas“ muß die sog. „Gasdrüse“ gelten, eine bei verschiedenen Arten in mannigfaltigster Weise (WOODLAND 1911) ausgebildete Wucherung des Schwimmblasenepithels im vorderen unteren Teil der Schwimmblasenwand. Abb. 18 gibt einen Eindruck von Lage und Aussehen dieser Gasdrüse beim Flußbarsch, Abb. 19 Einzelheiten über ihren Bau. Hinweise und Beweise dafür, daß diese „Gasdrüse“ der Ort der Gassekretion ist, erblicken wir in folgendem: je stärker die Gassekretion ist, desto reicher wird die „Gasdrüse“ mit Blut versorgt (JACOBS 1930), indem sich die Blutkapillaren in ihr beträchtlich erweitern. Verhindert man andererseits den Blutzufuß zur Gasdrüse durch Unterbindung der zuführenden Gefäße, wodurch keineswegs die ganze Schwimmblasenwand von der Blutzufuhr abgeschnitten wird, so fehlt die Gassekretion (LEDEBUR 1929). Durchschneidet man ferner den zum Schwimmblasenvorderende, d. h. zur Gasdrüse führenden Ast des Vagus, so ist ebenfalls eine Gassekretion unmöglich (BOHR 1894, KUIPER 1915, JACOBS 1932).

Wo bei den Physostomen, soweit sie überhaupt Gas sezernieren können, der Sitz der Gassekretion liegt, ist noch nicht bekannt. *Esox* besitzt ventral am Vorderende der Schwimmblase ein Organ, das aussieht wie eine Gasdrüse; ob es als solche funktioniert, ist nicht bewiesen. Einige orientierende Versuche machen es mir wahrscheinlich, daß der Sitz der Gassekretion bei den Cypriniden im hinteren Teil der Schwimmblase zu suchen ist, was nach der Art der Blutgefäßversorgung auch zu erwarten war. Zur Klärung dieser Frage müssen noch Versuche bei Physostomen mit verschiedenem Bau der Schwimmblase gemacht werden.

Wo die Fähigkeit zur Gassekretion vorhanden ist, findet sich fast immer eine eigentümliche Art der Blutversorgung der Gasdrüse.

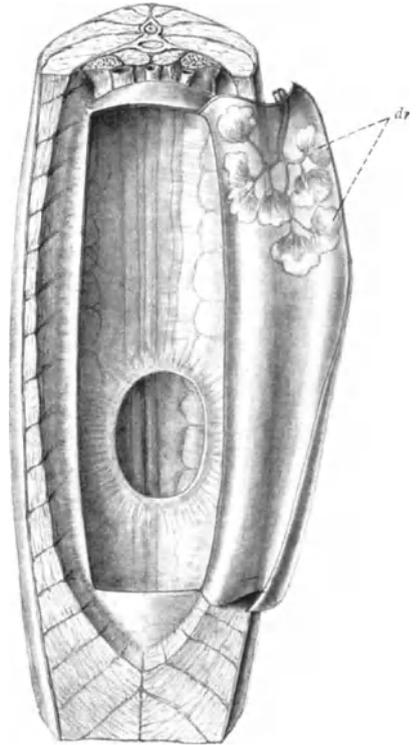


Abb. 18. *Perca fluviatilis*, Flußbarsch. Schwimmblase, ventralaufpräpariert. dr: die Teile der Gasdrüse, vorn-ventral gelegen; hinten-dorsal das hier etwas übertriebene deutlich gezeichnete Oval, halb geschlossen.

Bevor die zuführende Arterie die Gasdrüse erreicht, zerfällt sie in ein Wundernetz, in dem sich die feinen Kapillaren innig berühren mit ebenso feinen Ästen der Vene, die das Blut aus der Gasdrüse zurückführt (Abb. 20). Diese Wundernetze können im einzelnen

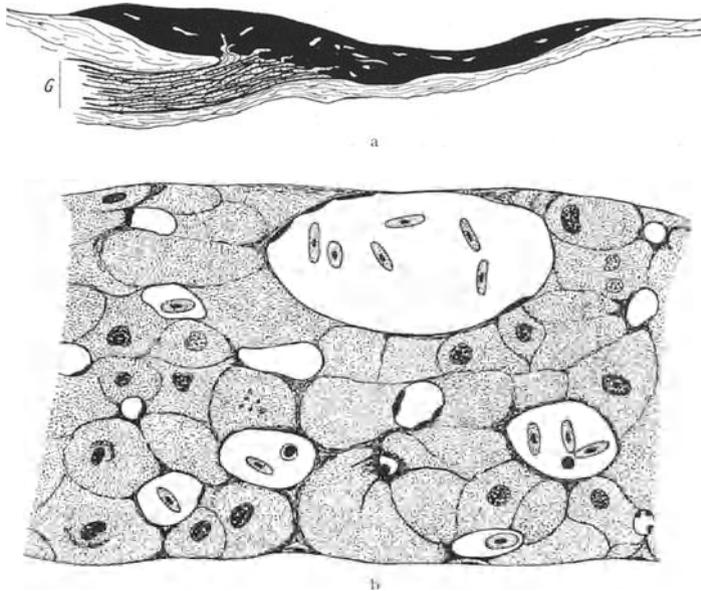


Abb. 19a—b. *Perca fluviatilis*, Gasdrüse. a Schnitt durch eine Gasdrüse, Drüsenepithel schwarz, G zu- und abführende Gefäße; b Stück einer tätigen Gasdrüse bei stärkerer Vergrößerung; beachte die reiche Durchblutung. (Nach JACOBS 1930.)

einen verschiedenartigen Bau haben (WOODLAND 1911); gemeinsam ist ihnen immer die innige Berührung von Gefäßen, die einerseits Blut zur Drüse hin-, andererseits von der Drüse wegführen. Diese Wundernetze haben wohl sicher irgendeine Rolle bei der Gassekretion zu spielen, ohne daß wir bisher allerdings genau wissen, welche.

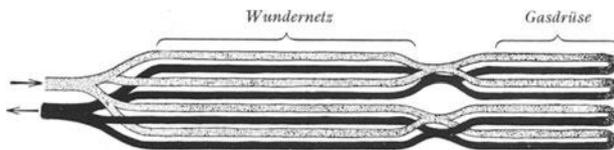


Abb. 20. Schema der Blutversorgung der Gasdrüse mit dem arterio-venösen Wundernetz (s. Text).

Wir kommen damit zu der heute noch nicht vollkommen gelösten Frage nach dem Mechanismus der Gassekretion. Sicherlich stammt das in die Schwimmblase einströmende Gas letzten Endes aus dem Blut. Die Frage ist, wie es aus dem Blut freigemacht wird. Zwei Auffassungen stehen sich gegenüber. Nach der einen, die vor allem

von NUSBAUM und REIS vertreten und von WINTERSTEIN [1921, hier und bei JACOBS (1930) und KOCH (1934) Genaueres] angenommen wurde, vermag die Gasdrüsenzelle Gasbläschen in sich zu bilden und ins Innere der Schwimmblase abzugeben wie etwa eine Fermentdrüsenzelle Enzymgranula zu bilden und abzugeben vermag. Nach der anderen Ansicht, die neuerdings von HALL (1924), JACOBS (1930) und in ähnlicher Weise von POWERS (1932) und KOCH (1934) dargelegt ist, handelt es sich darum, daß die betreffenden Gase (CO_2 und O_2) in den Kapillaren der Gasdrüse durch irgendeinen Stoff von der Art einer Säure freigemacht werden. Sie werden daher im Blut in hoher Spannung auftreten und demgemäß in die Schwimmblase hineindiffundieren, sobald ihre Spannung im Blut höher ist als in der Schwimmblase. Das soeben erwähnte Wundernetz wird als Austauschorgan zur Erzeugung hoher Gasspannungen in den Gefäßen der Gasdrüse gedeutet (JACOBS 1930, KOCH 1934, ähnliche Gedanken auch bei HALDANE 1927). Eine in den Gasdrüsenkapillaren entstandene hohe Gasspannung könnte im Wundernetz bereits auf das zur Gasdrüse hinfließende Blut übertragen, auf diese Weise erhalten und gesteigert werden, bis das Gefälle erreicht ist, das ein Hineindiffundieren von Gas in die Schwimmblase ermöglicht. Die „Gasdrüse“ wäre also eine Art Drüse mit innerer Sekretion, deren Sekret jedoch im Blut selbst und nur in einem kleinen Bezirk des Gefäßsystems seine Wirksamkeit entfaltet. Um die Lage endgültig zu klären, ist vor allem eine Untersuchung der Physiologie des Wundernetzes erwünscht.

γ) Das Entfernen von Gas aus der Schwimmblase. Physostomen haben die Möglichkeit, durch den Ductus pneumaticus Gas auszuspecken; sie tun es auch, wenn man z. B. den auf der Schwimmblase lastenden Druck erniedrigt, so daß die Schwimmblase zu groß wird. KOKAS (1932) hat festgestellt, daß Rotfedern bereits bei einer Druckerniedrigung um etwa 30 mm Hg den Gasüberschuß ausspecken; das gleiche stellte im hiesigen Institut FRANZ (noch unveröffentlicht) an Elritzen fest [über frühere ähnliche Versuche vgl. SCHREIBER (1934b)]. Um Gas aus der Schwimmblase austreten zu lassen, muß der an der Einmündung des Ductus pneumaticus in der Schwimmblase gelegene Sphinkter geöffnet werden, ebenso, falls er geschlossen ist, der Sphinkter bei der Einmündung des Ductus pneumaticus in den Darm. Das Gas kann dann ohne weiteres entweichen, da in der Schwimmblase der Cypriniden schon normalerweise ein Überdruck herrscht [im Gegensatz etwa zur Schwimmblase des Barsches, in der kein Überdruck vorhanden ist, vgl. EVANS und DAMANT (1928), JACOBS (1932)]. Für Physostomen ist es daher auch nicht so gefährlich, aus großer Wassertiefe emporgeholt zu werden, wie für Physoklisten. Allerdings scheint der Austritt von Gas durch den Ductus pneumaticus nicht bei allen Arten gleich leicht zu gehen. Wenn man bei

Forellen unter der Wasserstrahlpumpe die Schwimmblase entleeren will, passiert es leicht, daß die Schwimmblase platzt. Es ist bekannt, daß z. B. der Kilch (WAGLER 1933) oder Tiefseemäränen (THIENEMANN 1933) beim Fischen trommelsüchtig an der Oberfläche

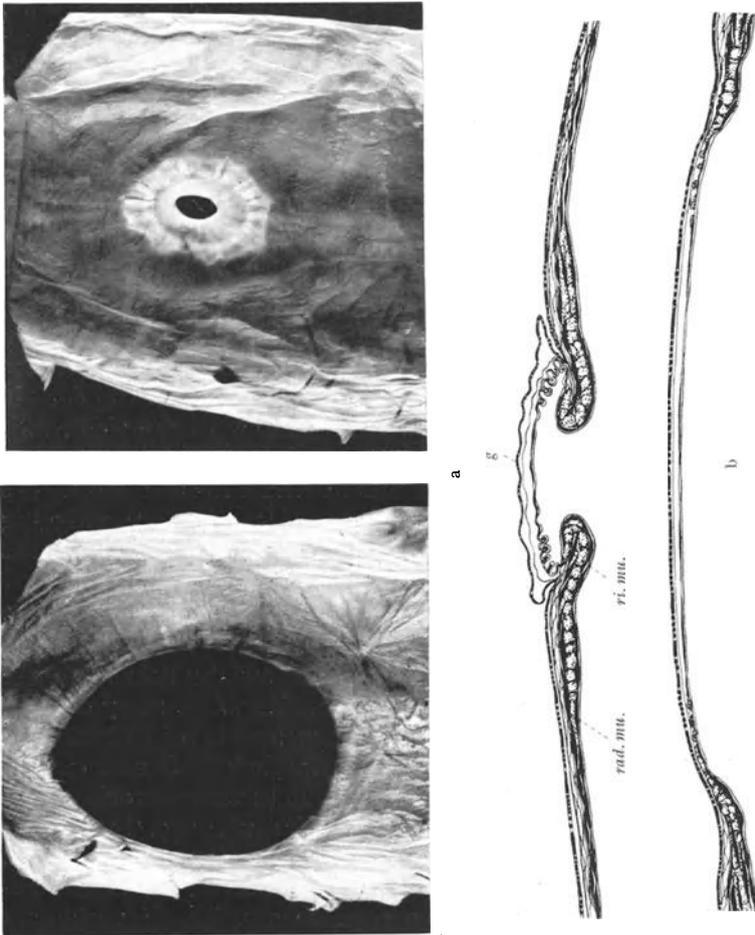


Abb. 21a—b. a 2 Ovale von 2 gleich großen Barschen, herauspräpariert, in geöffnetem und in fast geschlossenem Zustand. b Schnitte durch ein geöffnetes und fast geschlossenes Oval vom Barsch; die Radialmuskeln (rad. mu.) schwarz gezeichnet, dazwischen getüpfelt der Ringmuskel (ri.mu.); g gefäßführende Haut. (Entwurf von SAUPE, unveröffentlicht.)

ankommen. Warum bei diesen Fischen das Gas nicht oder doch nur schwer durch den Ductus pneumaticus entweicht, ist noch zu untersuchen.

Bei vielen Physoklisten findet sich im hinteren dorsalen Teil der Schwimmblase ein Organ, das sog. „Oval“, das auf Grund seines Baues als Resorptionsorgan für Gas gedeutet wurde (JÄGER 1903, 1904, REIS und NUSBAUM 1906, s. Abb. 18). Es handelt sich hier um einen besonders dünnwandigen Teil der Schwimmblase, der gegen

den übrigen größeren Teil des Lumens durch Kontraktion eines ovalen Sphinktermuskels abgedehnt werden kann; durch die Tätigkeit von radiär verlaufenden glatten Muskelfasern kann der Vorhang wieder aufgezogen werden (Abb. 21). Hinter der sehr dünnen Wand des Ovalbruchsackes liegt ein reiches Kapillarnetz. RAUTHER (1922) bezeichnet den durch den Sphinktermuskel abgegliederten Teil der Schwimmblase als „hintere Gefäßorgane“. Es gibt Schwimmblasen, bei denen dieses hintere Gefäßorgan sehr groß sein kann. Bei den *Serranidae* z. B. nimmt es fast die Hälfte der ganzen Schwimmblase ein; der Sphinktermuskel teilt als durchbohrtes Diaphragma die Schwimmblase in eine vordere und hintere Kammer.

Man stellte sich also vor, daß dann, wenn Gas aus der Schwimmblase entfernt werden soll, der Vorhang vor dem „hinteren Gefäßorgan“ aufgezogen und Gas in die hier reichlich vorhandenen Blutgefäße aufgenommen wird; ist dagegen Gaszufuhr nötig, so wird der Vorhang zugezogen. WOODLAND (1913) hatte beim Dorsch gefunden, daß in der Tat bei tätiger Gasdrüse das Oval geschlossen ist. Und schließlich konnten MEESTERS und NAGEL (1934) kürzlich zeigen: Der Sphinktermuskel ist in der Tat dann geöffnet, wenn Gas aus der Schwimmblase entfernt wird, und dann geschlossen, wenn Entfernung von Gas nicht nötig ist.

d) Die Koordination der Volumregulation. Wir können zwei Regulationsweisen unterscheiden: im einen Fall kommt es für den Fisch darauf an, sein Schwimmblasenvolumen möglichst konstant zu halten; das ist dann der Fall, wenn er sich längere Zeit in einer Ebene aufhält. Der Gaswechsel spielt hierbei nur eine relativ geringe Rolle. Im anderen Falle dagegen wird ein erheblicher Gaswechsel notwendig, dann nämlich, wenn der Fisch sich an den Aufenthalt in einer anderen Wassertiefe anpassen muß.

Wenn der Fisch sich gegen die Anpassungsebene verschiebt, oder wenn man z. B. durch Druckänderungen künstlich die Anpassungsebene gegen den Fisch verschiebt, dann bemüht er sich, durch entsprechende Schwimmbewegungen in die Anpassungsebene zurückzukommen (vgl. BAGLIONI 1908). Wodurch werden diese kompensatorischen Schwimmbewegungen ausgelöst? Spielt der Spannungszustand der Schwimmblasenwand hierbei eine Rolle, wie BAGLIONI meint, oder liegen die Rezeptoren an anderer Stelle?

Wir wissen, daß die Schwimmblase von Nerven (Sympathikus, Vagus) versorgt wird; DEINEKA (1905) konnte die Nerven in der Schwimmblasenwand auch außerhalb der Gasdrüse färberisch darstellen. Der Gedanke liegt nahe, einen wechselnden Spannungszustand der Schwimmblasenwand verantwortlich zu machen. Wenn der Fisch über seine Anpassungsebene hinausgerät, muß ja die Schwimmblasenwand stärker als vorher gespannt werden, im umgekehrten Fall schwächer. REMOTTI (1924) macht Versuche mit

Serranus und *Balistes*, zwei Physoklisten; er ersetzt das Gas in der Schwimmblase durch eine Flüssigkeit von gleichem, größerem oder geringerem Volumen, als das Gasvolumen betrug. Die Fische werden hierbei in jedem Falle zu schwer, reagieren aber doch mit ganz verschiedenartigen Schwimmbewegungen. Sie machen keine Schwimmbewegungen bei unverändertem Schwimmblasenvolumen; sie machen Schwimmbewegungen nach abwärts bei Überdruck, also gedehnter Schwimmblasenwand; sie machen Schwimmbewegungen nach aufwärts bei unvollständig gefüllter Schwimmblase. REMOTTI schließt aus seinen Versuchen, daß die kompensatorischen Schwimmbewegungen durch die wechselnde Spannung der Schwimmblasenwand ausgelöst werden.

Eine Nachprüfung wäre dringend erwünscht. Denn für andere Fische liegen andere Befunde vor. Zunächst ist bekannt, daß Aufwärtsschwimmen bei zu hohem spezifischen Gewicht auch auftritt, wenn die Schwimmblase überhaupt fehlt. Nimmt man der Elritze operativ die Schwimmblase, so sucht sie, unter Gitter gesetzt, doch wochen- und monatelang die Oberfläche zu erreichen, um Luft zu schlucken (v. FRISCH und STETTER 1932). Zu bedenken ist allerdings, daß dieses Schwimmen an die Oberfläche doch etwas anderes ist, als die Kompensationsbewegungen der Physoklisten.

Aber KUIPER (1915a) konnte beim Barsch, einem Physoklisten, zeigen, daß unter Umständen der Fisch auch dann nach unten zu schwimmen sucht, wenn die Schwimmblasenwand weniger als normal gespannt ist. Der Fisch wird durch Unterdruck veranlaßt, eine bestimmte Menge Gas aus der Schwimmblase zu entfernen. Er ist dann bei Normaldruck zu schwer, die Schwimmblase zu klein. Hängt man ihn jetzt an einen Kork, so daß er zu leicht wird und an der Oberfläche schwebt, dann sucht er nach unten zu schwimmen, und zwar auch dann, wenn nachweislich das Schwimmblasenvolumen beim Schweben an der Oberfläche immer noch kleiner als normal ist. Dies Abwärtsschwimmen läßt sich nach der Auffassung von BAGLIONI-REMOTTI nicht deuten.

Uns hilft eine Beobachtung von MEESTERS und NAGEL (1934) weiter, die allerdings die zweite Regulationsart betrifft: Die Zufügung und Entfernung von Gas. Daß die Effektoren — Gasdrüse bzw. Oval — nervös reguliert werden, ist sicher. MOREAU fand bei *Tinca*, daß nach Durchschneidung des zur Schwimmblase gehenden Sympathikusastes der O_2 -Gehalt in der Schwimmblase zunimmt. Daß nach Vagusdurchschneidung die Gassekretion aufhört, war bereits erwähnt. Vagus und Sympathikus scheinen also auch hier antagonistisch zu wirken. Wo aber sind die Rezeptoren zu suchen, deren Erregung den richtigen Einsatz der Effektoren auslöst? MEESTERS und NAGEL fanden beim Barsch, daß Gasdrüse bzw. Oval immer dann in Tätigkeit treten, wenn die für einen zu schweren bzw. zu

leichten Fisch bezeichnenden Flossenbewegungen — vor allem bei den Brustflossen — auftreten. Ruhen die Flossen, so wird auch bei einem zu schweren Fisch kein Gas abgegeben. Die kompensatorischen Flossenbewegungen lösen wahrscheinlich reflektorisch die Tätigkeit der Effektoren aus. Es ist wünschenswert, diese Befunde auch an anderen Fischarten nachzuprüfen.

Wenn schon Flossenbewegungen Gaszugabe bzw. -entfernung auslösen, so bleibt doch die Frage, wodurch die Flossenbewegungen selbst ausgelöst werden. Wir hatten gesehen, daß eine Reihe von Versuchen gegen die Mitwirkung der Schwimmblasenwand selber spricht. Es erscheint mir am wahrscheinlichsten, daß die bei passivem Sinken bzw. Steigen auftretenden Abbiegungen der paarigen Flossen hierfür verantwortlich sind, daß die betreffenden Rezeptoren also im Flossensystem selber liegen, in der Haut oder in der Umgebung der Gelenke. Von anderen Rezeptoren könnten noch in Frage kommen: 1. Die freien Sinneshügel des Seitenliniensystems, deren Cupulä weit in das Wasser hinausragen (DYKGRAAF 1933); DYKGRAAF fand jedoch, daß nach Ausschaltung dieser Organe die Fische (Elritzen) alsbald in ihren Bewegungen nicht mehr von normal schwimmenden Fischen zu unterscheiden sind. 2. Das Labyrinth; KUIPER (1915) will jedoch bei *Tinca* gefunden haben, daß die kompensatorischen Schwimmbewegungen auch nach Durchschneidung des 8. Gehirnnerven auftreten, ein Befund, der allerdings sonderbar ist, da sonst nach Ausschaltung des Utrikulus und der Bogengänge auch bei sehenden Tieren zunächst immer heftige Orientierungsstörungen auftreten (FRISCH-STETTER 1932, LÖWENSTEIN 1932). Mittelbar aber kann das Labyrinth von großer Bedeutung für die Volumregulation der Schwimmblase sein. Versuche an Elritzen zeigten (FRISCH 1934), daß nur dann eine normale Regulation der Schwimmblasenfüllung eintritt, wenn der Fisch imstande ist, eine normale Lage im Raum einzunehmen. Die Orientierung ist zunächst verloren, wenn einem sehenden Fisch Utrikulus und Bogengänge genommen werden, kann aber mit Hilfe der Augen wieder gewonnen werden. Derartige Augentiere sind zu einer normalen Volumregulation fähig. Blinde Tiere ohne Utrikulus und Bogengänge aber sind vollkommen unorientiert und zeigen Störungen der Schwimmblasenfüllung, meistens in der Form, daß die Schwimmblase zu wenig Gas enthält. Dieser Befund läßt sich auf der Grundlage der Ergebnisse von MEESTERS und NAGEL ohne weiteres erklären.

Die Frage nach der Volumregulation ist bei den Ostariophysen — zu denen z. B. die Cypriniden und Siluriden gehören — eng verknüpft mit der Frage nach der Bedeutung des WEBERSchen Apparates (SCHREIBER 1934b). Der WEBERSche Apparat besteht aus einer Reihe von Knöchelchen, Abkömmlingen der ersten Wirbel (CHRANILOV 1927), durch die eine Verbindung zwischen Schwimmblase und Labyrinth

hergestellt ist. Die Anordnung bei einem Cypriniden zeigt schematisch die Abb. 22. Der Entdecker WEBER nahm an, daß der Apparat zur Übertragung von Schallwellen auf das Labyrinth diene; er verglich ihn mit der Reihe der Gehörknöchelchen bei den Säugetieren und gab den Knochen entsprechende Namen.

Wohl vor allem deshalb, weil im Fischlabyrinth keine Schnecke

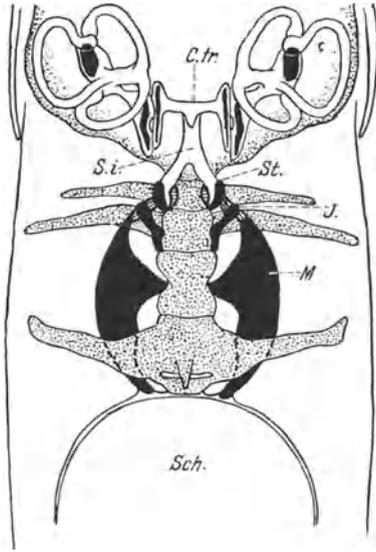


Abb. 22. Die Verbindung zwischen Schwimmblase und Labyrinth durch die WEBER'schen Knöchelchen (schematisch). Punktiert: Die Schädelkapsel und die vier vordersten Wirbel. Schwarz: Otolithen und WEBER'sche Knöchelchen. Sch. Schwimmblase, M. Malleus, I Incus, St. Stapes, S.i. Sinus impar, C.tr. Canalis transversus (Querverbindung zwischen dem rechten und linken Sacculus). (Nach FRISCH und STETTER 1932).

vorhanden ist, trat später eine andere Auffassung in den Vordergrund (vgl. z. B. HASSE 1872/73, BRIDGE-HADDON 1893). Danach steht der WEBER'sche Apparat im Dienste der Volumregulation der Schwimmblase; wird die Schwimmblase zu groß oder zu klein, so wird dadurch vom Vorderende der Schwimmblase aus die Knochenreihe in Bewegung gesetzt und über Labyrinth und Zentralnervensystem der Regulationsvorgang ausgelöst.

Gegen eine Beziehung zwischen WEBER'schem Apparat und hydrostatischer Funktion der Schwimmblase spricht allerdings schon folgendes. Es gibt viele Fische (Schmerlen, Welse), bei denen die Schwimmblase zu klein ist, um den Körper zu tragen — die Fische sind daher Bodenbewohner —, bei denen jedoch der WEBER'sche Apparat ausgezeichnet ausgebildet ist (CHRANILOV 1929). Vor allem aber liegt eine Reihe von Experimenten vor, durch die die alte Auffassung von

WEBER heute wieder hervorgehoben wird. 1. Es ist bewiesen, daß Fische hören können, und zwar sind gerade die Ostariophysen besonders hellhörig (STETTER 1929, FRISCH und STETTER 1932). 2. Die Elritze hört mit dem Teil des Labyrinths, mit dem der WEBER'sche Apparat in Verbindung steht. 3. Elritzen werden schwerhörig, wenn man ihnen die Schwimmblase entfernt, dadurch also den WEBER'schen Apparat außer Funktion setzt. 4. Die Volumregulation arbeitet höchstwahrscheinlich auch bei ausgeschaltetem WEBER'schen Apparat. Wenn man Cypriniden einem gewissen Unterdruck aussetzt, spucken sie das überschüssige Gasvolumen durch den Ductus pneumaticus aus. KUIPER (1915b), SCHREIBER (1934b) und FRANZ (noch unveröffentlicht, arbeitet im Zoologischen Institut München) fanden,

daß nach Wegnahme des Malleus das Spucken bei der gleichen Druckerniedrigung stattfindet wie bei normalen Tieren. Diesen Befunden stehen allerdings die Ergebnisse von GUYÉNOT (1909) und KOKAS (1932) entgegen, wonach bei Unterbrechung der Schwimmblasen-Labyrinthverbindung das Gasausspucken erst bei höherem Unterdruck als bei normalen Tieren stattfindet. Worauf die Verschiedenheit der Ergebnisse beruht, konnte bisher noch nicht einwandfrei festgestellt werden. SCHREIBER (1934 a, b) fand ferner, daß bei Goldfischen auch die Zugabe von Gas in die teilweise entleerte Schwimmblase durch Wegnahme des Malleus nicht verhindert ist; ob die Gassekretion auch zur rechten Zeit wieder aufhört, geht aus den Versuchen nicht hervor.

Wir stellen also fest, daß gewichtige Gründe gegen die hydrostatische, aber für die Hörfunktion des WEBERSchen Apparates sprechen. Daß außerdem noch andere Auffassungen über seine Aufgaben bestehen (Wahrnehmung und eventuell Ausgleich von Druckunterschieden, CHRANILOV 1929, SCHREIBER 1934b), mag nebenbei erwähnt sein. Wer recht hat, kann nur durch weitere Experimente entschieden werden.

b) Schwimmblasen bei *Corethra* (*Sayomyia*).

Die *Corethra*-Larven sind mit ihrer Atmung von der Wasseroberfläche ganz unabhängig, können sogar in sehr sauerstoffarmem Wasser leben. Ihr Tracheensystem ist stark rückgebildet, bis auf vier Tracheenblasen, zwei im Thorax und zwei kleineren im hinteren Teil des Abdomens (Abb. 15 d). Mit Hilfe dieser Schwimmblasen vermag das Tier horizontal im Wasser zu schweben. Ganz ähnlich wie die *Corethra*-Larve verhält sich die Larve von *Mochlonyx* (jetzt *Corethra* genannt) (WESENBERG-LUND 1908); nur ist hier die Rückbildung des Tracheensystems noch nicht so weit fortgeschritten.

Wie bei den Fischen gibt es auch für die *Corethra*-Larven eine Anpassungsebene; die Tiere schweben meistens nicht vollkommen, sondern steigen ganz langsam oder fallen ganz langsam, d. h. sind ein wenig über oder unter der mathematischen Anpassungsebene; durch Schwimmbewegungen halten sie sich immer in ihrer Nähe. Sie vermögen sich auch an veränderte Schwebbedingungen, z. B. an den Aufenthalt in verschiedenen Wassertiefen, anzupassen. Bringt man die Tiere unter erhöhten oder geringeren Druck, so sind sie zunächst zu schwer, bzw. zu leicht, schweben aber nach einiger Zeit wieder normal (KROGH 1911). Beschwert man eine schwebende Larve mit einem Stanniolring, so ist sie zunächst zu schwer, schwebt nach 8 Tagen aber wieder normal und hält sich trotz der Belastung lange Zeit schwebend; nach Entfernung des Ringes ist sie zu leicht; eine Rückregulierung ist in diesem Falle nicht gelungen (FRANKENBERG

1928). Auch unter normalen Verhältnissen findet eine ständige Neuanpassung statt. Die Tiere nähren sich von kleinen Krebsen; diese sind schwerer als Wasser. Kurz nach einer Mahlzeit ist die *Corethra*-Larve ebenfalls etwas zu schwer, schwebt aber bald darauf wieder normal (FRANKENBERG 1915).

Ein Anpassungsvermögen ist also vorhanden. Wie geht diese Anpassung vor sich? Man muß bedenken, daß im Gegensatz zu der Schwimmblase der Fische die *Corethra*-Schwimmblasen eine relativ starre Wand besitzen, die, wie bei Tracheen üblich, durch Chitinverdickungen versteift wird. Die Schwimmblase ist jedoch nicht vollkommen starr, sondern kann verändertem Druck bis zu einem gewissen Grade nachgeben, kehrt aber bei Herstellung von Normaldruck wieder zur alten Größe zurück. FRANKENBERG (1915) stellt auf Grund dieser Beobachtungen eine Theorie der Regulation auf, in der gerade die unvollkommene Nachgiebigkeit und die Elastizität der Schwimmblasenwand eine Hauptrolle spielen. Er sagt: Wegen ihrer Elastizität hat die Wand das Bestreben, die Normallage wieder einzunehmen und damit das alte Schwimmblasenvolumen wiederherzustellen. Unter Überdruck von außen z. B. wird die Schwimmblase kleiner; die Wand hat das Bestreben, die Schwimmblase wieder zu vergrößern; dadurch entsteht in der Schwimmblase ein Unterdruck, es muß — Durchlässigkeit der Schwimmblasenwand vorausgesetzt — Gas in die Schwimmblase hineindiffundieren, bis der Spannungszustand der Schwimmblasenwand verschwunden ist. Entsprechendes mit umgekehrten Vorzeichen geschieht, wenn der Druck auf dem Tier nachläßt.

KROGH (1911) kommt zu einer anderen Vorstellung. Er versucht den Gaswechsel der Schwimmblase festzustellen. Mit einem eigens hierfür ausgearbeiteten mikroskopischen Verfahren analysiert er das Gas in den Schwimmblasen. Er findet normalerweise etwa 84% N₂ und 16% O₂. Diese Zusammensetzung hat sich nicht geändert während oder kurz nach der Anpassung an höheren Druck. Also kann es sich bei diesem Anpassungsvorgang nicht um eine Sauerstoffsekretion wie in der Schwimmblase der Fische handeln. KROGH stellt ferner fest, daß ein Diffusionsausgleich zwischen Schwimmblaseninhalte und Umgebung leicht stattfindet. Er glaubt, daß die Regulation dadurch zustande kommt, daß wie bei einem Unterseeboot eine Flüssigkeit nach Bedarf in die Schwimmblase hineingebracht bzw. aus ihr entfernt wird, daß dadurch das Gasvolumen sinngemäß verändert wird.

Bei KROGH wie bei FRANKENBERG handelt es sich um Theorien. Vergleicht man sie miteinander, so scheint die Auffassung von FRANKENBERG noch die wahrscheinlichere. Einerseits lassen sich KROGHs Ergebnisse über die Zusammensetzung des Gases und die Durchlässigkeit ihrer Wand durchaus im Sinne von FRANKENBERG

verwerten; andererseits aber ist die von KROGH angenommene Flüssigkeitsbewegung nicht festgestellt worden.

Die *Corethra*-Schwimmbblasen sind mit einem Mantel von Pigmentzellen bedeckt. GELEI (1928) findet, daß der Pigmentmantel bei dem gleichen Individuum dicht in kaltem, locker in warmem Wasser ist; er deutet den Pigmentmantel als Wärmefänger und glaubt, daß dadurch das Gasvolumen und damit auch die Schwebefähigkeit reguliert wird.

Die Regulationsfähigkeit der *Corethra*-Schwimmblaste ist mit den beschriebenen Erscheinungen noch nicht erschöpft. Das zeigt ihr Verhalten bei Wachstum und Häutung. Man muß unterscheiden zwischen Größenzunahme und Gewichtszunahme. Die Größenzunahme erfolgt ruckweise mit den Häutungen; die Gewichtszunahme erfolgt auch ruckweise mit jeder Nahrungsaufnahme, also viel häufiger als die Häutungen. Die Anpassung nach einer Mahlzeit erfolgt durch plötzliches Längenwachstum der Schwimmblaste, wie FRANKENBERG (1915) durch Messungen festgestellt hat. So wachsen die Schwimmblasten zwischen zwei Häutungen ruckweise um etwa 100% in die Länge. Es handelt sich hierbei vermutlich um einen rhythmisch ausgelösten Quellvorgang der Chitinhaut. Bei der Häutung bleibt das Schwebevermögen erhalten. Die Schwimmblaste selber häutet sich auch. Da eine Verbindung zwischen Schwimmblaste und Außenwelt fehlt, bleibt die alte Haut im Inneren der Schwimmblaste liegen, ist aber nach einigen Tagen verschwunden. Eine Erklärung für diesen rätselhaften Vorgang gibt es noch nicht.

Unerklärt bleibt einstweilen auch der Vorgang der ersten Schwimmblastenfüllung. Die aus dem Ei schlüpfende Larve hat flüssigkeitsgefüllte Schwimmblasten. Aber etwa 5 Minuten nach der Geburt setzt blitzschnell die Füllung mit Gas ein, ohne daß die Larve zuvor mit der Wasseroberfläche in Berührung kommen muß. Das Gas tritt zuerst in den feinen Tracheenlängsstämmen hinter den hinteren Schwimmblasten auf, dringt nach vorn und füllt die Schwimmblaste; die Tracheenlängsstämme werden dann wieder gasleer. Ob es sich bei diesem Vorgang um eine Gassekretion (FRANKENBERG 1915) oder um eine Flüssigkeitsresorption mit folgender Gasdiffusion (KOCH 1933) handelt, ist nicht bekannt.

Auch die Puppe von *Corethra* muß zu den echten Schwebern gerechnet werden. Sie schwebt mit Hilfe einer Gasansammlung zwischen Flügelscheiden und Thoraxwand; das Gas stammt vermutlich aus den Schwimmblasten und gelangt bei der letzten Häutung unter die Flügel (FRANKENBERG 1915). Ein Anpassungsvermögen fehlt nach KROGH (1911), ist nach FRANKENBERG in geringem Maße vorhanden. Die Anpassung geht sehr schnell; FRANKENBERG glaubt, daß das Gasvolumen durch Bewegung der Flügel sinngemäß verändert werden kann. KROGH dagegen glaubt, daß die Puppe aktiv sich in die Wasserebene begibt, in der sie mit der gerade vorhandenen Gasmenge zu schweben vermag.

c) Andere Gasschweber.

Wir weisen zunächst auf die Siphonophoren mit Pneumatophoren hin — soweit es sich nicht um Arten handelt, die wegen ihres geringen spezifischen Gewichtes ständig an der Wasseroberfläche leben (s. S. 206). Ein Habitusbild sehen wir in Abb. 15 c. Wir sind über die Physiologie des Schwebens bei diesen meist schwer lebendig zu

erhaltenden Formen nur wenig unterrichtet. Aber kaum ein Beobachter hat daran gezweifelt, daß der Gasbehälter vor allem dazu da ist, das ganze Gebilde zu tragen. Nur MOSER (1924) meint, das Pneumatophor sei in erster Linie als empfindliches Tastorgan dazu da, die Bewegungen der Kolonie zu lenken; denn es sei oft relativ viel zu klein, um eine hydrostatische Funktion erfüllen zu können. Man kann sich indessen leicht davon überzeugen, daß auch relativ sehr kleine Gasbehälter ein ausreichendes Tragvermögen besitzen. Einige Beobachtungen an *Halistemma tergestina* zeigten mir folgendes: Ein frisch gefangenes Exemplar ist ein wenig leichter als Wasser, steht unbeweglich an der Oberfläche. Durch Druckverminderung (Wasserstrahlpumpe) wird erreicht, daß ein Teil des Gases an der Spitze des Pneumatophors austritt. Nach Herstellung von Normaldruck sinkt das Tier sofort ab, kann sich nur mit heftigen Schwimmbewegungen schwebend halten. Der Gasverlust wird sehr schnell wieder aufgefüllt; 15 Minuten nach der Gasentnahme beginnt das Tier ohne

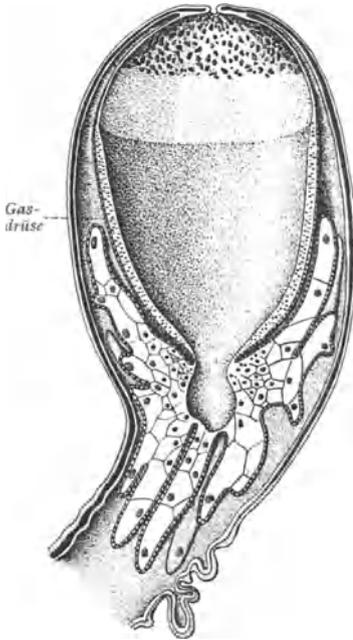


Abb. 23. Längsschnitt durch die Pneumatophore von *Rhizophysa filiformis*; distal ein durch Sphinkter verschließbarer Porus vorhanden; Wand der Luftkammer zu etwa $\frac{2}{3}$ von dem gasabsondernden Epithel bekleidet. (Nach CHUN 1897 a).

Schwimmbewegungen wieder aufzusteigen; das Pneumatophor sieht wieder normal aus. Sicherlich also hat das Pneumatophor nicht nur dort, wo es relativ groß ist [z. B. *Physophora*, vgl. KEFERSTEIN und EHLERS (1861)] ausreichende Tragkraft. Von besonderer Bedeutung aber für die hydrostatische Funktion ist, daß das Gasvolumen leicht verändert werden kann. Spontaner Gasaustritt wurde bei *Physophora* beobachtet (KEFERSTEIN und EHLERS), und zwar dann, wenn das langsam aufsteigende Tier der Oberfläche nahe kam; es konnte sich so in der Tiefe halten. Der Gasaustritt geschieht bei dieser Art an der Basis des Pneumatophors durch einen besonderen Kanal (MOSER 1924). In anderen Fällen besitzt das Pneumatophor

eine terminale, durch Muskeln verschließbare Öffnung, die zum Gasaustritt dienen kann (s. oben bei *Halistemma tergestina* und Abb. 23). Andererseits geben verschiedene Beobachter an, daß die Neubildung von Gas in den Pneumatophoren außerordentlich schnell vor sich geht (KEFERSTEIN-EHLERS 1861, CHUN 1897). Bringt man ein abgeschnittenes Pneumatophor von *Halistemma tergestina* auf einen Objektträger, so kann man durch Druck auf das Deckglas Gas durch den terminalen Porus herausdrücken. Wenige Sekunden später sieht man in der basalen Region — dort, wo nach CHUN die „Gasdrüse“ liegt (Abb. 23) — mehrere Gasblasen auftreten, die schnell größer werden und in den Hauptgasraum gelangen. Diesen Versuch kann man mehrere Male hintereinander machen. Über die Chemie des Gaswechsels ist leider nichts bekannt (Analysen bei *Physalia* vgl. S. 207).

Gasabgabe und Gaszufügung machen also keine Schwierigkeiten. Für die Volumregulation ist nun ferner noch wichtig, daß die Wand des Gasbehälters eine mehr oder weniger starke Muskulatur enthält (vgl. z. B. CHUN 1892, 1897), durch deren Kontraktion und Erschlaffung das Gasvolumen und daher die Tragkraft verändert werden kann. Anscheinend ist also für die Schwimmblase der Siphonophoren die Auffassung von BORELLI richtig, die sich für die Schwimmblase der Fische als falsch erwiesen hatte.

Zu den echten Gasschwebern sind vielleicht auch die Meeressäugetiere (und Wasserschildkröten?) zu rechnen. An den Seehunden im Helgoländer Aquarium ließ sich leicht beobachten, daß das spezifische Gewicht der Tiere annähernd dem des Wassers gleicht. Das gleiche Tier ist bald ein wenig leichter, bald ein wenig schwerer als das Wasser; ausschlaggebend ist hier sicher das Lungenvolumen; wie ja auch beim Menschen das spezifische Gewicht sich mit dem Grad der Lungenfüllung ändert (BOYD 1933). Ein Seehund kann aber anscheinend auch mit stark gefüllter Lunge schwerer sein als Wasser; denn er liegt zum Ausruhen etwas eingerollt am Aquarienboden, steigt zum Atmen auf; man wird annehmen dürfen, daß er mit gefüllter Lunge in die Tiefe geht. Vielleicht wird die Lunge aktiv etwas zusammengedrückt.

Bei den Walen ist des öfteren auf die schräge Lage des Zwerchfells (zieht von vorn-unten nach hinten-oben) und die dadurch ermöglichte schwimmblasenartige Lage und Gestalt der Lungen hingewiesen worden (WEBER 1928, FREUND 1932). Daß bei diesen Tieren sich durch das Tauchvermögen interessante Probleme der Hydrostatik und der Atmung ergeben, mag nur angedeutet sein.

Vermutlich können noch einige weitere Formen in diesen Abschnitt eingeordnet werden. Doch ist wenig Genaues bekannt. Wir erwähnen daher nur, daß z. B. der Tintenfischschulp Gasblasen enthält. Die gekammerte Schale des Tiefseetintenfisches *Spirula australis* ist mit Gas gefüllt (CHUN 1910/14). Bei dem Pteropoden *Diacria* wird die Jugendschale zu einer gasgefüllten Kammer am Ende der Altschale (SCHIEMENZ 1906).

3. Oberflächenvergrößerung bei echten Schwebern.

Wenn ein Organismus schwebt, weil sein spezifisches Gewicht gleich dem des Wassers ist, ist es für das Schweben gleichgültig, wie sein Körper gestaltet ist. Eine durch allerhand Körperfortsätze bedingte große relative Oberfläche würde in dem Augenblick von Bedeutung sein können, wenn das Tier sich einmal schwerer oder leichter macht als das Wasser, wozu die echten Schweben ja tatsächlich imstande sind.

Schon bei der Besprechung der „Schwebefortsätze“ der Schwimmer ergab sich, daß man ohne zu verallgemeinern Fall für Fall untersuchen muß. Bei den Schweben, bei denen Änderungen des spezifischen Gewichts die ausschlaggebende Rolle spielen, ist diese Vorsicht noch mehr am Platze. Oft ist versucht worden, die Skeletformen der Radiolarien als Schwebeformen zu deuten (z. B. POPOFSKY 1904, HAECKER 1905; vgl. auch STEUER 1910). Man bedenke jedoch folgendes: Da fast immer nur tote Fänge untersucht sind, wissen wir noch relativ wenig über die wirkliche Lage der Zellen im Wasser. Die Skeletteile sind auch mehr oder weniger von dem Weichkörper bedeckt (HAECKER 1908, BORGERT 1922), wodurch ihre große Oberfläche im Sinne einer Schwebenanpassung wenigstens zum Teil unwirksam wird (s. auch die bizarre Desmidiaceenzelle in Abb. 17c, die von einem Gallertmantel umhüllt ist). POPOFSKY will z. B. bei *Acanthometra* einen vierflügeligen Stachelquerschnitt als Bauprinzip zur Vergrößerung der Unterfläche deuten; es erscheint einleuchtender, dies als eine Konstruktion zur Materialersparung und damit zur Verringerung des Übergewichts aufzufassen. Vor allem aber ist zu bedenken: als echte Schweben haben es die Radiolarien (und ähnliche Formen) nicht nötig, eine möglichst große Oberfläche als Schwebenanpassung auszubilden. Die außerordentliche Formenfülle vereitelt ferner meines Erachtens heute noch jeden Versuch, die Einzelform und auch die verschiedenen Baupläne als zweckmäßige Anpassung zu deuten.

Bei Besprechung der Schwimmer hatten wir auf das Vorkommen von kleinen Formen in Warmwasser, von großen Formen in Kaltwasser hingewiesen; man hat hierin gelegentlich eine Schwebenanpassung gesehen. Die gleiche Erscheinung kennen wir bei Schweben, z. B. bei Radiolarien (HAECKER 1905, HESSE 1924); sie bei diesen Formen als Schwebenanpassung aufzufassen, hat eigentlich keinen Sinn. Wenn man ferner bedenkt, daß auch Bodenbewohner in kaltem Wasser größer als in warmem sein können (Hummer, siehe WAGLER 1923), möchte man eher meinen: die Temperatur wirkt sich zunächst auf die Assimilationsrate und damit auch auf die Fortpflanzungsart aus. Bei Warmwasserformen tritt die Geschlechtsreife früher ein; die aufgenommenen Stoffe werden für die Eibildung, also für die Nachkommen, verwendet, das Muttertier selber bleibt

relativ klein. So ließ sich auch das Auftreten von kleinen Sommertieren im Verlauf von Cladocercyklomorphosen deuten (WAGLER 1923). Die Größendifferenz in verschieden warmem Wasser wird sich also höchstens sekundär bei einigen Schwimmern auf die Schwebbedingungen auswirken.

Einer besonderen Betrachtung bedürfen noch die Diatomeen. Aktive Eigenbewegung fehlt den im freien Wasserraum lebenden Formen. Wie erhalten sie sich schwebend? Für viele Meeresbewohner mag das gleiche Prinzip wie für Radiolarien gelten: sie sind getragen durch einen leichten Zellsaft (HUSTEDT 1930). Für manche Süßwasserformen mögen Gallerthüllen von Bedeutung sein (Abb. 17b). UTERMÖHL (1925) hat ferner gefunden, daß ein Teil der Individuen mancher Arten leichter ist als Wasser. Vielleicht beruht dies auf einem besonders starken Fettgehalt dieser Individuen. Die Mehrzahl aber ist schwerer als Wasser. UTERMÖHL macht folgenden Versuch: Er hängt in einen See Flaschen, die an Ort und Stelle mit dem Seewasser gefüllt sind. Nach kurzer Zeit bereits findet er in den Flaschen die Planktonpflanzen abgesunken, außerhalb der Flaschen dagegen nicht. Er schließt daraus, daß die stets vorhandene Wasserbewegung dafür sorgt, daß die Planktonpflanzen in der freien Natur trotz ihres Übergewichts nicht absinken. Nun besitzen viele Diatomeen lange Fortsätze, die bisher immer als „Schwebefortsätze“ gedeutet sind; diese verhindern jedoch nicht das schnelle Absinken in der geschlossenen Flasche. UTERMÖHL glaubt, daß diese Fortsätze als Fangapparate für die Wasserströmungen aufzufassen sind. Nach diesem Prinzip soll das Schweben nicht nur der Diatomeen, sondern überhaupt der Planktonpflanzen des Süßwassers, soweit sie keine Eigenbewegung haben, ermöglicht sein (über die Sonderstellung der Cyanophyceen s. S. 201).

Es wäre wünschenswert, diese bemerkenswerte Deutung in weiteren Experimenten gründlich quantitativ zu prüfen. Wenn sie richtig ist, so wäre damit eine besondere Gruppe von Schwebern gefunden, die wir als „passive Schweben“ bezeichnen können, im Gegensatz zu den oben besprochenen „aktiven Schweben“, die von sich aus durch Absonderung leichter Substanzen ihr spezifisches Gewicht gleich dem des Wassers machen können.

III. Die überkompensierten Systeme.

Wir verstehen hierunter Systeme, deren spezifisches Gewicht geringer ist als das ihres Wohnraumes; das kann nur geschehen durch Ein- oder Anlagerung genügender Mengen spezifisch leichter Substanzen. Daß eine scharfe Abgrenzung dieser Gruppe gegenüber den „echten Schweben“ nicht möglich ist, wurde bereits erwähnt. Doch sind die meisten der hierher gehörenden Systeme so leicht, daß sie

immer oder doch in der Regel an der Wasseroberfläche zu finden sind. Sie gehören daher zumeist zu den Lebensgemeinschaften, die von den Hydrobiologen als „Neuston“ und „Pleuston“ bezeichnet werden (LENZ 1928). Jedoch ist es nicht so, daß alle zum Neuston oder Pleuston gehörigen Systeme deshalb an der Wasseroberfläche leben, weil sie spezifisch leichter sind als das Wasser; von vielen, insbesondere von den Vertretern des Pleuston, wird z. B. die Tragfähigkeit des Oberflächenhäutchens ausgenutzt.

1. Auftrieb durch Flüssigkeiten.

Die Verringerung des spezifischen Gewichts wird in den Fällen, die uns hier angehen, nur relativ selten durch Stoffe mit Flüssigkeitscharakter erreicht. Das ist z. B. der Fall bei den Laichklumpen unseres frühlaichenden Grasfrosches *Rana temporaria*, worauf wir bereits in anderem Zusammenhange hinwiesen (S. 174). Bei manchen Cyanophyceen dürften ebenfalls Gallerthüllen den Aufenthalt an der Wasseroberfläche ermöglichen.

Die in Kolonien lebende Süßwasseralge *Botryococcus Braunii* Kürz. gehört ebenfalls hierher (CHODAT 1896). Diese Alge hat unter Umständen ein geringeres spezifisches Gewicht als das Wasser, findet sich dann bei ruhigem Wasser in großen Mengen an der Wasseroberfläche und bildet, wie viele andere Algen auch, eine sog. „Wasserblüte“. Jede Zelle ist von einer Schicht einer ölartigen Substanz (Schwärzung in Osmiumsäure, ätherlöslich) umgeben, die zweifellos von der Zelle gebildet wird. Nach Entfernung des Öls sinkt die Zelle ab. Der Ölgehalt der Kolonien ist recht verschieden; ob eine Kolonie imstande ist, durch wechselnde Ölmengen sich ein verschiedenes spezifisches Gewicht zu geben, ist meines Wissens nicht bekannt. Sehr viel leichter als das Wasser pflegt die Alge nicht zu sein; bei Wasserbewegungen gerät sie leicht in tiefere Schichten, steigt dann in ruhigem Wasser langsam wieder hoch. *Botryococcus* ist eines der wenigen Beispiele dafür, daß das Schweben durch eine fettartige Substanz ermöglicht wird (wegen *Cetorhinus* und *Mola* s. S. 176).

2. Auftrieb durch Gas.

In den allermeisten Fällen geschieht die Überkompensation durch Gase.

Leichter als Wasser sind viele luftatmende Wasserinsekten (z. B. Schwimmkäfer, Schwimmwanzen) durch die Atmungsluft, die sie in ihrem Körper mit in die Tiefe nehmen (vgl. z. B. WEBER 1930). Wenn sie unter Wasser ruhen wollen, müssen sie sich an irgendeinem Gegenstand festhalten. Doch gehört dieses Zuleichtsein wohl sicher nicht zu den unmittelbaren Lebensnotwendigkeiten, sondern ist nur eine Begleiterscheinung der Atmungsweise. Es wäre indessen wünschenswert zu untersuchen, ob bei diesen Tieren aktive Regulation des spezifischen Gewichts vorkommt [s. hierzu BORN: Z. vergl. Physiol. **21**, 167 (1934)].

Nach der Lage des Gases in den betreffenden Systemen wollen wir drei Gruppen bilden; die den Auftrieb gebenden Organe oder Gasblasen können gelagert sein nach Art einer Schwimmblase, eines Schwimmgürtels oder eines Flosses.

a) Das Schwimmblasenprinzip.

Die in Gallerte gehüllten Kolonien der Blaualgen *Gloiostrichia natans* und *Nostoc verrucosum* können in ihrem inneren Hohlraum Gas abscheiden und dadurch bis an die Wasseroberfläche gehoben werden; entfernt man das Gas, so sinken sie wieder ab (KLEBAHN 1895). — Bei den Algen *Enteromorpha intestinalis* (L.) LINK und *E. flexuosa* (WOLF.) J. AG., die in der Regel auf einem Substrat festgewachsen sind, findet man gelegentlich an der Meeresoberfläche flottierende Thalli (KLEBAHN 1895, LEMMERMANN 1900); vielleicht handelt es sich um besondere biologische Formen. Das Absinken ist in diesem Falle durch Gasblasen (Assimilationsgase?) verhindert, die sich im inneren Hohlraum des Schlauches befinden; ähnliche Verhältnisse liegen bei frei flottierenden Tangen vor; es handelt sich teils um Formen, die an der Küste losgerissen wurden und nur kurze Zeit treibend leben können, teils (*Sargassum*) um Arten, die sich vermutlich ständig auf hoher See aufhalten und vermehren (vgl. HENTSCHEL 1929, 1933). Die Tange werden getragen durch gashaltige Schwimmblasen, die bei den festsitzenden Formen die aufrechte Stellung ermöglichen. In solchen Schwimmblasen fand LUCAS (1911) 10—20% Sauerstoff.

Schließlich müssen wir noch auf die Gasvakuolen mancher wasserblütebildenden Blaualgen (Cyanophyceen) hinweisen. Die verschiedensten Arten können als Wasserblüte an der Wasseroberfläche auftreten; für die einzelnen Arten liegt das Maximum ihres Vorkommens in verschiedenen Jahreszeiten [CANABAEUS (1929)]; eine Liste der in Frage kommenden Arten findet sich z. B. bei KLEBAHN (1895 a, b, 1896),



Abb. 24a—c. Einige Cyanophyceen mit dunkelumrandeten Gasvakuolen: a *Anabaena macrospora*, b *Gloiostrichia echinulata*, c *Anabaena Flos-aquae*, oben kleines Fadenknäuel, unten: Fadenstück mit Heterocyste. (Nach KLEBAHN 1895.)

KOLKWITZ(1914), vgl. auch GEITLER(1925)]. Die Algen sind als Wasserblüte leichter als Wasser. In den Zellen findet man eine mehr oder weniger große Anzahl von in durchfallendem Licht dunklen Gebilden (Abb. 24). Man hat bald gefunden, daß diese Gebilde für das Schwebevermögen der Algen (Versuche vor allem mit *Gloioleptotheca echinulata*) verantwortlich zu machen sind (AHLBORN 1895, STRODTMANN 1895, KLEBAHN 1895b, 1896, 1897, CHODAT 1896). Nur solche Algen schweben, die eine genügende Menge von diesen Gebilden in ihren Zellen haben; bringt man sie zum Verschwinden, so fehlt auch das Schwebevermögen. Der eindrucksvollste Versuch ist der, daß man plötzlichen hohen Druck anwendet, z. B. heftiges Hineinstoßen eines Pfropfens in eine Flasche, die ganz mit algenhaltiger Flüssigkeit gefüllt ist. Die dunklen Körper verschwinden augenblicklich, zugleich sinken die Algen, die vorher an der Wasseroberfläche waren, zu Boden. Es ließ sich zeigen, daß ein Druck von 2,5—3 At. nötig ist, um die Gebilde und damit auch das Schwebevermögen zum Verschwinden zu bringen. Vor allem KLEBAHN trat auf Grund dieser und noch einiger anderer Erscheinungen (optisches Verhalten, Verhalten gegen Reagenzien) dafür ein, es müsse sich hier um Gasvakuolen handeln. Gegen diese Auffassung sprach jedoch der Umstand, daß die Gebilde und auch das Steigvermögen der Algen im Vakuum vollkommen unverändert blieben. KLEBAHN mußte daher annehmen, daß die Gasvakuolen eine sehr widerstandsfähige Wand haben.

Die Ansicht von KLEBAHN fand bald Kritiker (BRAND 1901, 1906, MOLISCH 1903, FISCHER 1905). Die wesentlichsten Einwände machen wohl FISCHER und MOLISCH. MOLISCH gibt zwar zu, daß das Schwebevermögen an das Vorhandensein der betreffenden Gebilde gebunden ist; auf Grund des Verhaltens gegen verschiedene Chemikalien, vor allem auf Grund seiner Isolierungsversuche (in Kalisalpetertlösung) aber kommt er zu dem Ergebnis, es handle sich um „Schwebekörperchen“ aus einer zähflüssigen Substanz. FISCHER hält vor allem auf Grund von Färbungsversuchen die Gebilde für ein besonderes optisches Bild des „Anabänins“, eines für Cyanophyceen charakteristischen Kohlehydrats.

Da es sich um sehr kleine Gebilde handelt und man nicht weiß, was bei der Einwirkung der verschiedenen Chemikalien und Farbstoffe in der Zelle geschieht, vermag eigentlich keiner der Untersucher vollkommen für seine Ansicht zu überzeugen. Der Druckversuch ist noch am besten zu verstehen, wenn es sich wirklich um Gasvakuolen handelt. Genau den gleichen Versuch kann man auch mit der von einer widerstandsfähigen Hülle umgebenen Schwimmblase der *Corethra*-Larve machen, die nachweislich mit Gas gefüllt sind (KROGH 1911). Neuerdings hat KLEBAHN (1922) mit künstlichen Gasschäumen die gleichen Erfahrungen gemacht. Es ließ sich auch zeigen, daß eine Algenaufschwemmung nach der Entfernung der „Gas-

vakuolen“ durch Druck an Volumen verloren hat, und zwar um so mehr, je größer die benutzte Algenmenge war; die Volumabnahme beträgt etwa 0,88% der Algenmasse. KLEBAHN findet ferner (1925, 1929), daß sich durch Einwirkung von Schwefelsäure aus gasvakuolenhaltigen Algen mehr Gasblasen freimachen lassen, als aus Algen ohne Gasblasen. Das gleiche Ergebnis hatte schließlich in einer sinnreichen Anordnung ein Vakuumversuch. Auch quantitativ herrschte recht gute Übereinstimmung mit dem Ergebnis der Druckversuche. Das Gas in den Vakuolen soll vor allem aus Stickstoff bestehen. So setzt sich mehr und mehr die alte Auffassung von KLEBAHN durch, daß es sich wirklich um Gasvakuolen handelt. Von ganz anderer Seite her erhielt sie ebenfalls eine Stütze. CANABAEUS (1929) findet in systematischen Kulturversuchen, daß das Auftreten der Gasvakuolen unter anderem vor allem durch Sauerstoffmangel begünstigt wird. Die Bildungsbedingungen sind aber bei verschiedenen Arten recht verschieden. Es besteht ferner eine Beziehung zwischen der Ausbildung einer bestimmten Zellart, der sog. „Heterocysten“ und dem Vorhandensein der Gasvakuolen. Auf Grund besonderer Versuche hält CANABAEUS die Heterocysten für Enzymträger und schließt: Unter bestimmten Bedingungen, vor allem bei O₂-Mangel, treten in den Zellen unter Einwirkung des Heterocystenenzym Gärungsvorgänge auf, in deren Verlauf Gärungsgase entstehen; diese Gasbläschen werden von dem Plasma mit einer festen Wand umgeben und sind unter Umständen imstande, die Algenfäden an die Wasseroberfläche zu heben. Die Blaualgen sind nämlich vor allem Bewohner des Gewässerbodens, wo im Schlamm besonders in der warmen Jahreszeit leicht O₂-Mangel entsteht. Nur manchmal, wenn eben für die betreffende Art die Bedingungen gegeben sind, tritt sie als Wasserblüte auf. Mit diesen Vorstellungen ist zugleich die lange bekannte Tatsache in Übereinstimmung, daß Gasvakuolen keineswegs ausschließlich bei den wasserblütebildenden Arten vorkommen, sondern überhaupt für viele Schlammbewohner charakteristisch sind [LAUTERBORN (1915); auch für manche Bakterien, KOLKWITZ (1928)].

In den genannten Beispielen ist der Schwebezustand mehr oder weniger als Ausnahmezustand zu betrachten. Das ist anders in den folgenden Fällen.

In gewissen Breiten findet man an der Meeresoberfläche die gehäuselose Schnecke *Glaucus* (SIMROTH 1895), und zwar in Rückenlage direkt unter der Wasseroberfläche. Der Körper hat durch seitliche gelappte Anhänge eine bizarre Gestalt, die gelegentlich als typische Schwebeform bezeichnet wurde. Man findet aber im Darm regelmäßig Gas; es ist ferner die direkte Aufnahme von Luft durch den Mund festgestellt (Angaben nach Beobachtungen anderer Untersucher bei SIMROTH). So dürfen wir wohl annehmen, daß in diesem Falle verschluckte Luft das ständige Leben an der Oberfläche ermöglicht.

Bei dem Dauerei des Rädertieres *Brachionus pala* bildet sich während der Entwicklung eine Gasblase, die am Hinterende des Eies zu liegen kommt und das Treiben an der Oberfläche ermöglicht. Etwas Ähnliches findet sich vielleicht bei dem Dauerei von *Filinia longiseta* (vgl. WESENBERG-LUND 1909, REMANE 1929).

Es gibt auch einen Fisch, der ständig leichter ist als Wasser: Der Schmetterlingsfisch *Pantodon buchholzi*. Er lebt in Süßwässern Westafrikas. In der Regel steht er regungslos direkt unter dem Wasserspiegel; schwimmt er einmal etwas in die Tiefe, so steigt er, wenn die Schwimmbewegungen aufhören, sofort passiv wieder an die Oberfläche. Das geringe spezifische Gewicht dürfte durch die Größe

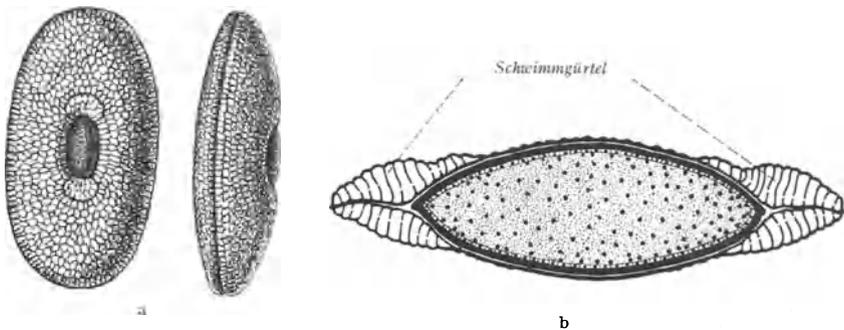


Abb. 25a, b. a Schwimmgürtelstatoblast von *Plumatella emarginata*, links von oben, rechts von der Seite, die obere Fläche nach links gekehrt. b Schnitt durch den Statoblasten von *Plumatella vesicularis*. (Im Anschluß an BRAEM 1890 etwas verändert und ergänzt.)

der Schwimmblase bedingt sein [es soll auch oft Luft geschluckt werden (BADE)]. Auf diese Weise hält sich der Fisch ständig in der sauerstoffreichen Oberflächenschicht auf. Auch nimmt er seine Nahrung von der Wasseroberfläche, soll sich gelegentlich sogar nach Art der fliegenden Fische über die Wasseroberfläche hinausschnellen (BREHM).

b) Das Schwimmgürtelprinzip

ist selten verwirklicht. Am reinsten findet es sich bei Statoblasten von Bryozoen. Hier wird die in eine chitinige Kapsel eingeschlossene Zellmasse getragen von einem Gürtel gasgefüllter Räume, deren Anordnung die Abb. 25 zeigt. Die einzelnen Gasräume sind sozusagen die Negative einzelner Zellen, die an ihrer Oberfläche Chitin abgeschieden haben. Die Zelleiber verschwinden dann, an ihre Stelle tritt Gas. Wie es hier zum Auftreten von Gas kommt, ist nicht bekannt [über die Entwicklung der Statoblasten vgl. BRAEM (1890), BUDDENBROCK (1910)]. Wenn aus irgendeinem Grunde die im Mutterkörper gebildeten Statoblasten frei werden, steigen sie an die Wasseroberfläche; sie liegen hier so, daß die eine stärker gewölbte Seite nach unten gewandt ist; der Schwimmring ist nach der „Oberseite“

auch oft stärker entwickelt als nach der „Unterseite“. Die Statoblasten haften leicht an irgendwelchen Gegenständen fest — was z. B. bei *Cristatella* durch die mit Haken versehenen Fortsätze der oberen und unteren Schalenhälfte erleichtert wird — und können leicht verschleppt werden. Bei manchen Arten (*Plumatella*) kommen sitzende Statoblasten vor, bei diesen fehlt der Schwimmring oder ist rudimentär.

Ähnlich wie bei den Statoblasten liegen die Verhältnisse bei manchen Ephippien der Cladoceren. Es handelt sich hier bekanntlich um von bestimmten Teilen der Schale gebildete Hüllen, die die Dauereier umgeben (STORCH 1925). Keineswegs alle Ephippien sind

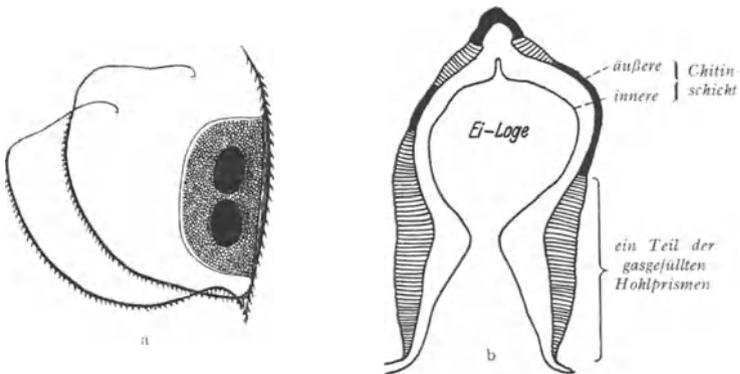


Abb. 26a, b. a Ephippium von *Daphnia magna* (nach SCHARFENBERG 1914); b Querschnitt durch das Ephippium von *D. magna*. (In Anlehnung an STORCH 1925 vereinfacht.)

leichter als Wasser. Aber besonders bei den Daphnidae finden wir in bestimmten Teilen der Hülle ganz ähnliche hochprismatische, von einer Chitinhaut umgebene Räume wie im Schwimmring der Statoblasten; sie sind auch hier mit Gas gefüllt. Abb. 26 zeigt ein Gesamtbild und einen Querschnitt durch ein Ephippium von *Daphnia magna*. Das ist allerdings eine Art, deren Ephippium schwerer ist als Wasser, während z. B. das ganz ähnliche von *D. pulex* leichter ist als Wasser (SCHARFENBERG 1914). Worauf dieser Unterschied im spezifischen Gewicht bei grundsätzlich ähnlichem Bau beruht (etwa mangelnde Gasfüllung bei *D. magna*?), ist nicht geklärt. Ebenso bestehen über die Art der Gasfüllung noch Meinungsverschiedenheiten (ZWACK 1905, STORCH 1925).

c) Das Floßprinzip.

Die mit dem Traggas gefüllten Flöße sind so leicht, daß sie sich normalerweise immer an der Wasseroberfläche befinden, unter Umständen sogar mehr oder weniger weit über die Wasseroberfläche hinausragen. Das Floß kann einerseits selber ein Körperteil des

Organismus sein, den es trägt; andererseits kann es ein „biologisches Artefakt“, ein vom Organismus hergestelltes Werkzeug sein.

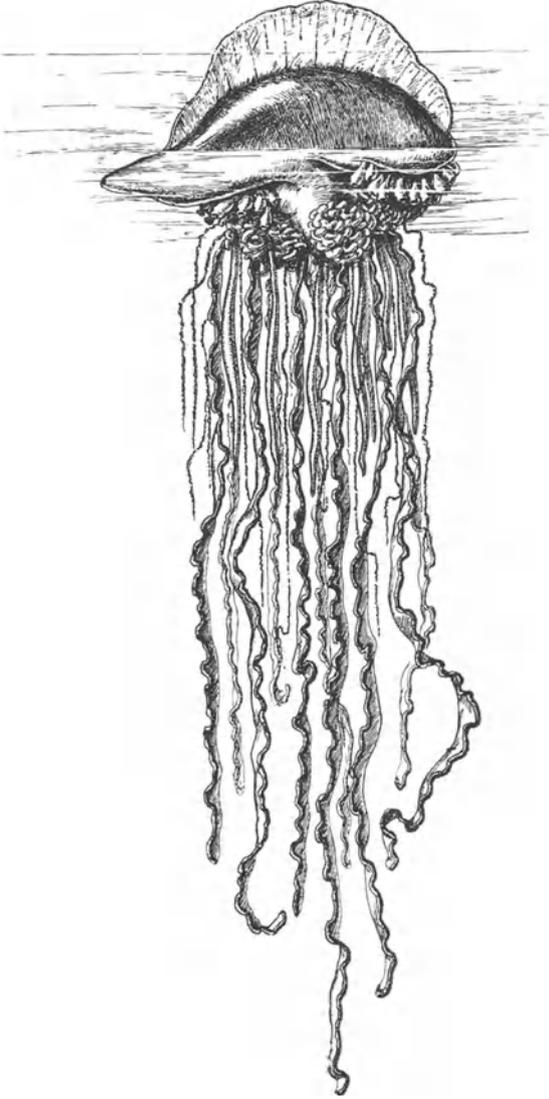


Abb. 27. *Physalia*, Siphonophore mit riesigem Pneumatophor, an der Meeresoberfläche treibend.

Zu der ersten Gruppe rechnen wir die Siphonophoren mit extrem vergrößerten Pneumatophoren: *Physalia*, *Veleva*, *Porpita*. Als Beispiel ist in Abb. 27 *Physalia*, die portugiesische Galeere, wiedergegeben. Hier ist das Pneumatophor als einheitliche Blase ausgebildet, während bei *Veleva* und *Porpita* sein Hohlraum in komplizierter Weise gekammert ist.

Das Pneumatophor ist einerseits Träger des ganzen Stockes, andererseits aber dient es, da es über die Wasseroberfläche hinausragt, dem Wind als Angriffspunkt, ermöglicht also eine passive Bewegung. Durch die Ausbildung eines senkrecht stehenden Kammes bei *Physalia* und *Veleva* ist dies Segeln noch besonders erleichtert. Sehr anschaulich schildert CHUN (1886) die Beziehungen zwischen Körperform und Segelvermögen:

„Die Physaliden segeln bekanntlich viel langsamer als die Vevelen, da die gewaltigen und lang nachschleifenden Fangfäden das Thier bei mäßigem Winde gewissermaßen vor Anker legen. Dagegen wird uns der eigentümliche Bau der Vevelen erst verständlich, wenn wir die vollendete Anpassung an

die passive Bewegung durch den Wind in Betracht ziehen. Die Ausbildung eines schräg stehenden Segels, die kahnförmige Gestalt des Mantels, die Verkürzung der Fangfäden zu tasterähnlichen mit

Nesselstreifen besetzten Anhängen, die reichliche Schleimsekretion am Mantelrande, welche die Wirkung der Fangfäden ergänzt und das Verkleben der Beutethiere bedingt, das ramifizierte Gefäßnetz, welches ein Austrocknen der der Luft ausgesetzten Regionen des Körpers verhütet, und endlich die Reihen von Luftlöchern auf der Oberseite der Luftkammern, welche der von der Sonne stark erwärmten und ausgedehnten Luft den Austritt gestatten: das Alles sind Momente, die erst durch Anpassung an ein rasches Segeln erklärlich werden“ (S. 72).

Die Luftkammern der *Verella* stehen ständig mit der Außenwelt in Verbindung, enthalten also wohl Luft. Von den Kammern ziehen tracheenartige Röhren zu den tieferliegenden Organen. Es sind auch Kontraktionen der Pneumatophorenwand beschrieben worden. So hat es den Anschein, als ob der Tragapparat zugleich im Dienst der Atmung steht. Die Luftkammer von *Physalia* besitzt einen verschließbaren Porus. Die ganze Pneumatophorenwand ist stark kontraktile; durch Muskelkontraktionen kann Gas ausgetrieben werden (QUATREFAGES 1854). ESCHSCHOLZ fand (zitiert bei HUXLEX 1859), daß eine junge *Physalia* so ihre ganze Schwimmblase entleeren kann; sie sinkt dann zu Boden. Die Luftflasche kann schnell wieder gefüllt werden. QUATREFAGES glaubt, daß es sich hierbei um eine passive Füllung mit atmosphärischer Luft handelt, daß ähnlich wie bei *Verella* die Luftflasche zugleich Atemorgan sei. Er findet durch zwei Analysen von Gas, das 4 Stunden nach spontaner Neufüllung des Pneumatophors entnommen war (17,8 bzw. 17,2 % O₂, keine CO₂), seine Ansicht bestätigt, muß aber selber zugeben, daß die Analysen vor allem bezüglich der CO₂ nicht einwandfrei sind.

Da die Wand des Pneumatophors keineswegs so starr ist, wie QUATREFAGES annehmen muß, erscheint passive Neufüllung durch Luftaufnahme äußerst unwahrscheinlich. Es handelt sich wohl sicher um Neufüllung durch Gassekretion, die, wie wir sahen, bei anderen Siphonophoren sehr schnell abläuft. Neuere Analyseergebnisse bringen SCHLOESING und RICHARD (1896); sie finden als Mittelwerte aus zwei Analysenreihen: 0,0 % CO₂, 12,2 % O₂ bzw. 1,7 % CO₂, 15,1 % O₂. Leider wissen wir noch nichts über den Chemismus des Gaswechsels.

Flöße als vom Tier hervorgebrachte Tragwerkzeuge kommen sehr selten vor. Berühmt ist das Schaumfloß der pelagischen Schnecke *Fanthina*, dessen Gestalt und Bildungsweise neuerdings von FRAENKEL (1927) beschrieben wurde. Es schwimmt an der Meeresoberfläche und trägt an seiner Unterseite die Schnecke und die von ihr abgelegten Eikapseln (Abb. 28). Es wird von der Schnecke ständig vergrößert und erneuert, indem sie mit ihrem löffelförmig vorstülpbaren Fuß eine Luftblase nach der andern an der Wasseroberfläche einfängt; die Luftblasen werden vom Fuß mit einer Schleimhülle umgeben und dann dem Floß angefügt. Aus den Eikapseln schwärmen die Veliger-

larven aus, die im Wasserraum herumschwimmen. Wie die Erstbildung des Flosses bei jungen Tieren vor sich geht, ist nicht bekannt.

Eine ähnliche Funktion wie das *Fanthina*-Floß haben die Schaumnester mancher tropischer Süßwasserfische (z. B. *Betta splendens*, der Kampffisch) und einiger Frösche (einige südamerikanische Arten: *Paludicola fuscomaculata*, *Leptodactylus ocellatus*) zu erfüllen (WUNDER 1931, 1932). Der an der Wasseroberfläche schwimmende Schaum dient hier jedoch lediglich zur Aufnahme der Eier. Die betreffenden Fische bauen das Floß in ganz ähnlicher Weise wie *Fanthina*: Sie

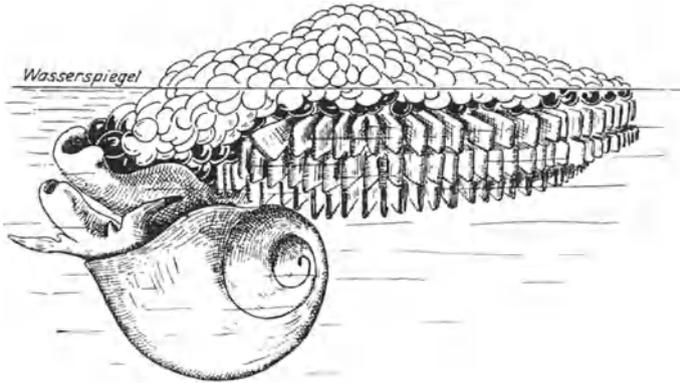


Abb. 28. Floß von *Fanthina*, trägt an der Unterseite die Schnecke und die fächerförmig angeordneten Eikapseln.
(Nach FRAENKEL 1927.)

nehmen Luft in den Mund, die Luftblase wird hier offenbar mit einer Sekrethülle umgeben und wird dann an das Nest herangespuckt. Anders verfahren die Frösche: Der Schaum wird von den beiden in der Begattungsstellung aufeinander sitzenden Tieren mit den Hinterbeinen geschlagen, und zwar aus einer von dem Weibchen zugleich mit den Eiern abgegebenen eiweißartigen Masse, in die durch die Bewegungen Luftbläschen hineingebracht werden.

Literatur.

- AHLBORN, FR.: Über die Wasserblüte *Byssus flos aquae* und ihr Verhalten gegen Druck. Verh. naturforsch. Ver. Hamburg, III. F. 2, 25 (1895).
 ALLISON, R. V.: The Density of unicellular organisms. Ann. appl. biol. 11, 153 (1924).
 ARNDT, K.: Handbuch der physikalisch-chemischen Technik. Stuttgart 1915.
 BADE, E.: Das Süßwasseraquarium, 5. Aufl. Berlin.
 BAGLIONI, S.: Zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. Z. allg. Physiol. 8, 1 (1908).
 BERG, K.: Studies on the genus *Daphnia* O. F. MÜLLER. Kopenhagen 1931.
 BERRILL, N. J.: On the occurrence and habits of the Siphonophore *Stephanomia bijuga* (Delle Chiaje). J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. 16, 753 (1929/30).

- BIOT, J. B.: Untersuchungen über die Luft in der Schwimmblase der Fische. Übers. in Gilberts Ann. **26**, 454 (1807).
- BLINKS, L. R.: Protoplasmic potentials in *Halicystis*. III. The effects of ammonia. J. gen. Physiol. **17**, 109 (1933).
- and A. G. JACQUES: The cell sap of *Halicystis*. J. gen. Physiol. **13**, 733 (1930).
- BOHR, C.: The influence of section of the vagus nerve on the disengagement of gases in the air bladder of fishes. J. of Physiol. **15**, 494 (1894).
- BORELLI, G. A.: De motu animalium, 2. Aufl. Leyden 1685.
- BORGERT, A.: Bau und Fortpflanzung der Tripyleen. Erg. Plankton-Exp. **3** (1922).
- BOWKIEWICZ, J.: Schwebephase in der Bewegung der Cladoceren und Viskosität des Wassers. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **22**, 146 (1929).
- BOYD, E.: The specific gravity of the human body. Human biology **5**, 646 (1933).
- BRAEM, F.: Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers. Cassel 1890.
- BRAND, F.: (1) Bemerkungen über Grenzzellen und über spontan rothe Inhaltskörper der Cyanophyceen. Ber. dtsh. bot. Ges. **19**, 152 (1901).
— (2) Über die sog. Gasvakuolen und die differenten Spitzenzellen der Cyanophyceen sowie über Schnellfärbung. Hedwegia (Dresden) **45**, 1 (1906).
- BRANDT, K.: (1) Die koloniebildenden Radiolarien (Sphaerozoön) des Golfes von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Bd. 13. 1885.
— (2) Über Anpassungserscheinungen und Art der Verbreitung von Hochseetieren. Erg. Plankton-Exp. **1 A**, 338 (1892).
— (3) Biologische und faunistische Untersuchungen an Radiolarien und anderen pelagischen Tieren. Zool. Jb., Syst. **9**, 27 (1895).
— (4) Über die Ursache des geringen spezifischen Gewichtes der Vakuolenflüssigkeit bei Meerestieren. Biol. Zbl. **15**, 855 (1895).
- BREHM: Tierleben, Fische, 4. Aufl. Leipzig 1914.
- BRESSLAU, E.: Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas und die Wimperkraft der Turbellarien und Infusorien. Verh. dtsh. zool. Ges. **1913**, 226.
- BRIDGE, T. W. and A. C. HADDON: Contributions to the anatomy of fishes II. The air-Bladder and Weberian ossicles in the Siluroid fishes. Proc. roy. Soc. Lond. **52**, 139 (1893).
- BROCKMEIER, H.: Beiträge zur Biologie unserer Süßwassermollusken. Forsch.ber. biol. Stat. Plön. **4**, 248 (1896).
- BUDENBROCK, W. v.: Beiträge zur Entwicklung der Statoblasten der Bryozoen. Z. Zool. **96**, 477 (1910).
- BÜCKMANN, A.: Copelata. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. 12, a₁. 1926.
- BÜTSCHLI, O.: (1) Zur Kenntnis der Fortpflanzung bei *Arcella vulgaris* EHRB. Arch. mikrosk. Anat. **11**, 459 (1875).
— (2) Untersuchungen über organische Kalkgebilde. Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-naturwiss. Kl. N. F. **6** (1908).
- CANABAEUS, L.: Über die Heterocysten und Gasvakuolen der Blaualgen und ihre Beziehungen zueinander. KOLKWITZ' Pflanzenforschung, H. 13. Jena 1929.
- CHARBONNEL-SALLE, L.: Recherches expérimentales sur les fonctions hydrostatiques de la vessie natatoire. Ann. Sci. nat. Zool., VII. s., **2**, 305 (1887).
- CHODAT, R.: Sur la structure et la biologie de deux algues pelagiques. J. de Bot. **10**, 333 (1896).

- CHRANILOV, N. S.: (1) Beiträge zur Kenntnis des WEBERSchen Apparates der Ostariophysi. I. Zool. Jb., Anat. **49**, 501 (1927).
 — (2) Beiträge zur Kenntnis des WEBERSchen Apparates der Ostariophysi. 2. Zool. Jb., Anat. **51**, 323 (1929).
- CHUN, C.: (1) Über die geographische Verbreitung der pelagisch lebenden Seetiere. Zool. Anz. **9**, 55 (1886).
 — (2) Coelenterata. BRONNS Klassen und Ordnungen, Bd. 2, 2. 1892.
 — (3) Die Siphonophoren der Plankton-Expedition. Erg. Plankton-Exp., Erg.-Bd. **2** (1897a).
 — (4) Über den Bau und die morphologische Auffassung der Siphonophoren. Verh. deutsch. zool. Ges. **7**, 48 (1897b).
 — (5) Die Cephalopoden. Erg. deutsch. Tiefsee-Exp. **18** (1910/14).
- DAKIN, W. J.: Notes on the biology of Fish eggs and larvae. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **3**, 487 (1910/11).
- DEFANT, A.: Die Turbulenz der Meeresströmungen. Wesen und Art der Turbulenz. Rapp. réun. cons. perm. int. pour l'explor. de la mer **67**, 31 (1930).
- DEINEKA, D.: Zur Frage über den Bau der Schwimmblase. Z. Zool. **78**, 149 (1905).
- DELFF, CH.: Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Meerestiere. Wiss. Meeresunters., N. F. **14**, Abt. Kiel (1912).
- DUFOSSE, A.: Recherches sur les bruits et les sons expressifs que font entendre les poissons d'Europe Ann. des Sci. natur. Zool., V. sér. **19/20** (1874).
- DYKGRAAF, S.: Untersuchungen über die Funktion der Seitenorgane an Fischen. Z. vergl. Physiol. **20**, 162 (1933).
- EHRENBAUM, E.: Eier und Larven von Fischen des nordischen Planktons. Nord. Plankton, Zool. Teil **1** (1905/09).
- u. S. STRODTMANN: Eier und Jugendformen der Ostseefische. I. Bericht. Wiss. Meeresunters., N. F. **6**, Abt. Helgol., 57 (1904).
- EISSELE, L.: Histologische Studien an der Schwimmblase einiger Süßwasserfische. Biol. Zbl. **42**, 125 (1922).
- ENGELMANN, TH. W.: Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas. Arch. f. Physiol. **2**, 307 (1869).
- ESTERLY, C. O.: Diurnal migrations of *Calanus finmarchicus* in the San Diego region during 1909. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **4**, 140 (1911).
- EVANS, H. M.: A contribution to the anatomy and physiology of the air bladder and Weberian ossicles in Cyprinidae. Proc. roy. soc. Lond. B **97** (1925).
 — and G. C. C. DAMANT: Observations on the physiology of the swim bladder in cyprinoid fishes. Brit. J. exper. Biol. **6**, 42 (1928).
- FÄHRÆUS, R.: Über die Ursachen der verminderten Suspensionsstabilität der Blutkörperchen während der Schwangerschaft. Biochem. Z. **89**, 355 (1918).
- FETTER, D.: Determination of the protoplasmic viscosity of *Paramecium* by the centrifuge method. J. of exper. Zool. **44**, 279 (1926).
- FISCHER, A.: Die Zelle der Cyanophyceen. Bot. Ztg. **63**, 51 (1905).
- FOXON, G. E. H.: Notes on the swimming methods and habits of certain Crustacean larvae. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. **19**, 829 (1934).
- FRAENKEL, G.: Biologische Beobachtungen an *Janthina*. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **7**, 597 (1927).
- FRANKENBERG, G. V.: (1) Die Schwimmblasen von *Corethra*. Zool. Jb., Phys. **35**, 505 (1915).
 — (2) Ausgleich einer künstlichen Gewichtsvermehrung durch die Larve von *Corethra*. Zool. Anz. **76**, 237 (1928).

- FRANZ, V.: (1) Einige Versuche zur Biologie der Fischlarven. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **2**, 557 (1909).
- (2) Untersuchungen über das spezifische Gewicht der planktonischen Fischeier. Wiss. Meeresunters., N. F. **9**, Abt. Helgol., 177 (1910).
- FREUND, L.: Cetacea. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. 12, K. 1. 1932.
- FRISCH, K. v.: Über eine Scheinfunktion des Fischlabyrinths. Naturwiss. **22**, 332 (1934).
- u. H. STETTER: Untersuchungen über den Sitz des Gehörsinnes bei der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 686 (1932).
- FRITZSCHE, H.: Studien über Schwankungen des osmotischen Druckes der Körperflüssigkeit bei *Daphnia magna*. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **8**, 22 (1917).
- GEIGER-SCHEEL: Handbuch der Physik, Bd. 7. Mechanik der flüssigen und gasförmigen Körper.
- GEITLER, L.: Cyanophyceae. PASCHER: Süßwasserflora, 1925. H. 12.
- GELEI, J. v.: Erwärmungskörper bei Wasserorganismen. Zool. Jb., Phys. **44**, 371 (1928).
- GIESBRECHT, W.: Pelagische Copepoden. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Bd. 19. 1892.
- GROSS, F.: Zur Biologie und Entwicklungsgeschichte von *Noctiluca miliaris*. Arch. Protistenkde **83**, 178 (1934).
- GROSSMANN, E.: Zellvermehrung und Koloniebildung bei einigen Scenedesmacen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **9**, 371 (1921).
- GURNEY, R.: The metamorphosis of *Corystes Cassiovelaunus* (PENNANT). Quart. J. microsc. Sci., N. s. **46**, 461 (1903).
- GUYÉNOT, E.: Les fonctions de la vessie natatoire des poissons téléostéens. Bull. Sci. France et Belg. **1909**, 7, 43, 203 (zitiert nach SCHREIBER 1934b).
- GUYER, O.: Beiträge zur Biologie des Greifensees. Diss. Zürich 1910.
- HAECKEL, E.: Die Radiolarien. Berlin 1862.
- HAECKER, V.: (1) Finales und Kausales über das Tripyleenskelett. Z. Zool. **83**, 336 (1905).
- (2) Tiefsee-Radiolarien. Wiss. Erg. dtsch. Tiefsee-Exp, **14** (1908).
- HAEMPEL, O.: (1) Zur Kenntnis einiger Alpengseen. IV. Der Attersee. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **15**, 273; **16**, 180 (1926).
- (2) Fischereibiologie der Alpengseen. THIENEMANN'S Die Binnengewässer, Bd. 10. Stuttgart 1930.
- HALDANE, J. S. Respiration. New Haven **1927**.
- HALL, F. G.: The functions of the swimbladder of fishes. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **47**, 79 (1924).
- HARTMANN, O.: Studien über den Polymorphismus der Rotatorien mit besonderer Berücksichtigung von *Anuraea aculeata*. Arch. Hydrobiol., Plankt. **12**, 209 (1918/20).
- HARVEY, E. B.: A physiological study of specific gravity and of luminescence in *Noctiluca*, with special reference to anesthesia. Publ. Carnegie Inst. Washington **1917**, Nr 251, 237.
- HASSE, C.: Beobachtungen über die Schwimmblase der Fische. Anat. Stud. **1**, 583 (1872/73).
- HEILBRUNN, L. V.: The absolute viscosity of protoplasm. J. of exper. Zool. **44**, 255 (1926).
- HEINCKE, F. u. E. EHRENBAUM: Eier und Larven von Fischen der Deutschen Bucht. II. Die Bestimmung der schwimmenden Fischeier und die Methodik der Eimessungen. Wiss. Meeresunters., N. F. **3**, Abt. Helgol. 127 (1900).
- HENSEN, V. u. C. APSTEIN: Die Nordsee-Expedition 1895 des Deutschen Seefischereivereins. Über die Eimenge der im Winter laichenden Fische. Wiss. Meeresunters., N. F. **2**, H. 2 (1897).

- HENTSCHEL, E.: (1) Das Leben des Weltmeeres. Berlin 1929.
 — (2) Allgemeine Biologie des Südatlantischen Ozeans. Lief. I. Wiss. Erg. atl. Exp. „Meteor“ **11** (1933).
- HESSE, R.: (1) Tiergeographie auf ökologischer Grundlage. Jena 1924.
 — (2) Tierbau und Tierleben, 2. Aufl., Bd. I von HESSE-DOFLEIN. Jena 1935.
- HEUSCHER, H.: Das Zooplankton des Zürichsees. Arch. Hydrobiol., Plankt. **11**, 1 (1916/17).
- HÜFNER, G.: Zur physikalischen Chemie der Schwimmblasen-Gase. Arch. f. Physiol. **1892**, 54.
- HUSTEDT, F.: Die Kieselalgen. RABENHORST, Kryptogamenflora, Bd. 7. Leipzig 1930.
- HUTH, W.: Zur Entwicklungsgeschichte der Thalassicollen. Arch. Protistenkunde **30**, 1 (1913).
- HUXLEY, T. H.: The oceanic hydrozoa. London 1859.
- IDA, T. T.: Osmotic pressure of *Noctiluca scintillans*. J. Fak. Sci. imp. Univ. Tokyo, sect. 4, Zoology, **3**, 495 (1934).
- JACOBS, W.: (1) Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. I. Z. vergl. Physiol. **11**, 565 (1930).
 — (2) Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. II. Z. vergl. Physiol. **18**, 125 (1932).
 — (3) Untersuchungen zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. III. Z. vergl. Physiol. **20**, 674 (1934).
- JOHNSON, J. P. and A. C. JOHANSEN: Remarks on the changes in specific gravity of pelagic fish eggs and the transportation of same in danish waters. Medd. Komm. Havundersög. Sér. Fisk. **3**, Nr 2 (1908).
- JÄGER, A.: (1) Die Physiologie und Morphologie der Schwimmblase der Fische. Pflügers Arch. **94**, 65 (1903).
 — (2) Die Physiologie der Schwimmblase der Fische. Biol. Zbl. **24**, 129 (1904).
- JAQUES, A. G. and J. W. V. OSTERHOUT: The accumulation of electrolytes. VI. The effect of external p_{H} . J. gen. Physiol. **17**, 727 (1934).
- JÖRGENSEN, E.: Die Ceratien. Internat. Rev. d. Hydrobiol., Biol. Suppl. II. s. **1911**.
- JOHANSEN, A. C.: On the diurnal vertical movements of young of some fishes in danish waters. Medd. Komm. Havundersög. Sér. Fisk. **8**, Nr 2 (1925).
- KARSTEN, G.: Das indische Phytoplankton. Erg. dtsch. Tiefsee-Exp. **2** II, 221 (1907).
- KEFERSTEIN, W. u. E. EHLERS: Zoologische Beiträge I. Beobachtungen über die Siphonophoren von Neapel und Messina. Leipzig 1861.
- KLAUSENER, C.: Die Blutseen der Hochalpen. Internat. Rev. Hydrobiol. **1**, 359 (1908).
- KLEBAHN, H.: (1) Allgemeiner Charakter der Pflanzenwelt der Plöner Seen. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **3**, 1 (1895a).
 — (2) Gasvakuolen, ein Bestandteil der Zellen der wasserblütebildenden Phycochromaceen. Flora (Jena) **80**, 241 (1895 b).
 — (3) Über wasserblütebildende Algen, insbesondere des Plöner Seengebietes, und über das Vorkommen von Gasvakuolen bei den Phycochromaceen. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **4**, 189 (1896).
 — (4) Bericht über einige Versuche, betreffend die Gasvakuolen von *Gloio-trichia echinulata*. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **5**, 166 (1897).
 — (5) Neue Untersuchungen über Gasvakuolen. Jb. Bot. **61**, 535 (1922).
 — (6) Weitere Untersuchungen über die Gasvakuolen. Ber. dtsch. bot. Ges. **43**, 143 (1925).

- KLEBAHN, H.: (7) Über die Gasvakuolen der Cyanophyceen. Verh. internat. Ver. theor. ang. Limnol. **4**, 408 (1929).
- KLEBS, G.: Über die Organisation der Gallerte bei einigen Algen und Flagellaten. Unters. bot. Inst. Tübingen **2**, 333 (1886/88).
- KOCH, H.: (1) De ademhaling van de libellen larven. Natuurwetensch. Tijdschr. **15**, 162 (1933).
- (2) L'émission de gaz dans la vésicule gazeuse des poissons. Revue questions Sci. Leuven **1934**, 385.
- KÖPPEN, W.: Das Schweben des Planktons. Ann. Hydrogr. **49**, 170 (1921).
- KOFOID, C. A.: (1) On the significance of the asymmetry in *Triposolenia*. Univ. Calif. Publ. Zool. **3**, 127 (1906/07).
- (2) Exuvation, autotomy and regeneration in *Ceratium*. Univ. California Publ. Zool. **4**, 345 (1908).
- KOKAS, E. v.: Über die physiologische Bedeutung des WEBERSCHEN Apparates bei einigen Cyprinoiden. Zool. Jb., Phys. **52**, 179 (1932).
- KOLKWITZ, R.: (1) Über Wasserblüten. Bot. Jb. **50**, Suppl. 349 (1914).
- (2) Über Gasvakuolen bei Bakterien. Ber. dtsch. bot. Ges. **46**, 29 (1928).
- KRÄTZSCHMAR, H.: Über den Polymorphismus von *Anuraea aculeata* EHRBG. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **1**, 623 (1908).
- KRAUSE, F.: (1) Eine einfache Vorrichtung zum Bestimmen der Sinkgeschwindigkeit bei Planktonorganismen. Z. Mikrosk. **27**, 345 (1910).
- (2) Studien über die Formveränderung von *Ceratium hirundinella* O. F. MÜLL. als Anpassungserscheinung an die Schwebefähigkeit. Internat. Rev. d. Hydrobiol., Biol. Suppl. III. s. **1911**.
- KROGH, A.: On the hydrostatic mechanism of the *Corethra* Larva with an account of methods of microscopical gasanalysis. Skand. Arch. Physiol. (Berl. u. Lpz.) **25**, 183 (1911).
- KUHL, W.: Chaetognatha. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. 7, b. 1928.
- KUIPER, K.: (1) The physiology of the air-bladder of fishes. Proc. sect. sci. Akad. Wetensch. Amsterd. **17**, 1088 (1915a).
- (2) The physiology of the airbladder of fishes. III. The ductus pneumaticus of the Physostomi. Proc. sect. sci. Akad. Wetensch. Amsterd. **18**, 572 (1915b) (zitiert nach SCHREIBER 1934b).
- LANDOLT-BÖRNSTEIN: Physikalisch-chemische Tabellen, 5. Aufl. 1923.
- LAUTERBORN, R.: (1) Über Periodizität im Auftreten und in der Fortpflanzung einiger pelagischer Organismen des Rheines und seiner Altwasser. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **5**, 103 (1897).
- (2) Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatorien. 1. Teil. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **6**, 412 (1901).
- (3) Der Formenkreis von *Anuraea cochlearis*. Ein Beitrag zur Kenntnis der Variabilität bei Rotatorien. 2. Teil. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **7**, 529 (1902/04).
- (4) Die sapropelische Lebewelt. Verh. nat.-med. Ver. Heidelberg, N. F. **13**, 395 (1914/17).
- LEDEBUR, J. v.: (1) Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. I. Z. vergl. Physiol. **8**, 445 (1928).
- (2) Beiträge zur Physiologie der Schwimmblase der Fische. II. Z. vergl. Physiol. **10**, 431 (1929).
- LEMMERMANN, E.: Ergebnisse einer Reise nach dem Pacifik. Planktonalgen. Abh. naturwiss. Ver. Bremen **16**, 313 (1900).
- LENZ, F.: Einführung in die Biologie der Süßwasserseen. Berlin 1928.
- LEONTJEW, H.: (1) Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas. I. Biochem. Z. **170**, 326 (1926a).

- LEONTJEW, H.: (2) Zur Biophysik der niederen Organismen. II. Die Bestimmung des spezifischen Gewichts und der Masse von *Naegleria* sp. Pflügers Arch. **213**, 1 (1926b).
- (3) Über das spezifische Gewicht des Protoplasmas. III. Protoplasma (Berl.) **2**, 59 (1927).
- (4) Zur Biophysik der niederen Organismen. IV. Z. vergl. Physiol. **7**, 195 (1928).
- LINZENMEIER, G.: Untersuchungen über die Senkungsgeschwindigkeit der roten Blutkörperchen. I. Mitteilung. Pflügers Arch. **181**, 169 (1920).
- LÖWENSTEIN, O.: Experimentelle Untersuchungen über den Gleichgewichtssinn der Elritze. Z. vergl. Physiol. **17**, 806 (1932).
- LOHMANN, H.: (1) Die Halacarinen der Plankton-Expedition. Erg. Plankton-Exp. **2** (1893).
- (2) Die Coccolithophoridae. Arch. Protistenkde **1**, 89 (1902).
- (3) Neue Untersuchungen über den Reichtum des Meeres an Plankton und über die Brauchbarkeit der verschiedenen Fangmethoden. Wiss. Meeresunters., N. F. **7**, Abt. Kiel, 1 (1903).
- (4) Die Gehäuse und Gallertblasen der Appendicularien und ihre Bedeutung für die Erforschung des Lebens im Meer. Verh. dtsh. zool. Ges. **19**, 200 (1909).
- (5) Über Coccolithophoriden. Verh. dtsh. zool. Ges. **23**, 143 (1913).
- (6) Die Bevölkerung des Ozeans mit Plankton. Arch. f. Biontol. **4** (1920).
- (7) Appendicularia. Handbuch der Zoologie, Bd. 5, 2. Hälfte. 1933.
- LUCAS, A. H. S.: The gases present in the floats (vesicles) of certain marine algae. Proc. Linnean Soc. N. S. Wales **36**, 626 (1911).
- LUDWIG, W.: Permeabilität und Wasserwechsel bei *Noctiluca miliaris* SURIRAY. Zool. Anz. **76**, 273 (1928).
- LUND, E. J. and G. A. LOGAN: The relation of the stability of protoplasmic films in *Noctiluca* to the duration and intensity of an applied electric potential. J. gen. Physiol. **7**, 461 (1924).
- LUNTZ, A.: (1) Über die Sinkgeschwindigkeit einiger Rädertiere. Zool. Jb., Phys. **44**, 451 (1928).
- (2) Weitere Untersuchungen über die Sinkgeschwindigkeit von Süßwasserorganismen. Zool. Jb., Phys. **46**, 465 (1929).
- LYON, E. P.: (1) On the theory of geotropism in *Paramecium*. Amer. J. Physiol. **14**, 421 (1905).
- (2) Results of Centrifugalizing Eggs, I. Roux' Arch. **23**, 151 (1907).
- MEESTERS, A. u. F. G. P. NAGEL: Über Sekretion und Resorption in der Schwimmblase des Flußbarsches. Z. vergl. Physiol. **21**, 646 (1934).
- MEYER, J. A.: Beiträge zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung wirbelloser Tiere. Wiss. Meeresunters., N. F. **16**, Abt. Kiel, 231 (1914).
- MOLISCH, H.: Die sog. Gasvakuolen und das Schweben gewisser Phycochromaceen. Bot. Ztg. **61**, 47 (1903).
- MOREAU, F. A.: Mémoires de physiologie. Paris 1877.
- MOSER, F.: Die Siphonophoren der deutschen Südpolarexpedition. Erg. Südp.-Exp. **17**, Zoologie, 9 (1924).
- MÜLLER, JOH.: Untersuchungen über die Eingeweide der Fische. Berlin 1845.
- NATHANSOHN, A.: Tier- und Pflanzenleben des Meeres. Leipzig 1910.
- NAUMANN, E.: (1) Die Gallertbildungen des pflanzlichen Limnoplanktons. Acta Univ. Lundensis, N. s. **21** (1925).
- (2) Zur Kritik des Planktonbegriffes. Ark. Bot. (schwed.) **21** (1927/28).
- NICHOLS, A. G.: On the biology of *Calanus finmarchicus*. III. Vertical distribution and diurnal migration in the Clyde-Sea-Area. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd., N. s. **19**, 139 (1933).

- OLTMANN, F.: Morphologie und Biologie der Algen, 2. Aufl. Jena 1922/23.
- OSTERHOUT, W. J. V.: Permeability in large plant cells and in models. *Erg. Physiol.* **35**, 967 (1933)
- and M. J. DORCAS: Contrasts in the cell sap of *Valonias* and the problem of flotation. *J. gen. Physiol.* **7**, 633 (1925).
- OSTWALD, W.: (1) Zur Theorie des Planktons. *Biol. Zbl.* **22**, 596 (1902).
- (2) Zur Theorie der Schwebevorgänge sowie der spezifischen Gewichtsbestimmungen schwebender Organismen. *Pflügers Arch.* **94**, 251 (1903).
- (3) Über eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung des Begriffs der „inneren Reibung des Wassers“ für dieselbe. *Forsch.ber. biol. Stat. Plön* **10**, 1 (1903).
- (4) Theoretische Planktonstudien. *Zool. Jb., Syst.* **18**, 1 (1903).
- (5) Experimentelle Untersuchungen über den Saisonpolymorphismus bei Daphniden. *Arch. Entw.mechan.* **18**, 415 (1904).
- PASCHER, A.: Versuche zur Methode des Zentrifugierens bei der Gewinnung des Planktons. *Internat. Rev. d. Hydrobiol.* **5**, 93 (1913).
- PETERS, N.: (1) Peridinea. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd. 2, d. 2. 1930.
- (2) Die Bevölkerung des südatlantischen Ozeans mit Ceratien. *Wiss. Erg. „Meteor“-Exp.* **12** (1932).
- POPOFSKY, A.: Die Acantharia der Plankton-Expedition. Teil I, Acanthometra. *Erg. Plankton-Exp. Erg.-Bd.* **3** (1904).
- POWERS, E. B.: The relation of respiration of fishes to environment. *Ecolog.-monogr.* **2**, 385 (1932).
- PRANDTL, L.: Abriß der Strömungslehre. Braunschweig 1931.
- PRATJE, A.: (1) *Noctiluca miliaris* SURIRAY. Beiträge zur Morphologie, Physiologie und Cytologie I. *Arch. Protistenkde* **42**, 1 (1921).
- (2) *Noctiluca*. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd. 2. 1925.
- QUATREFAGES, A. DE: Mémoire sur l'organisation des physalies (*Physalia*). *Ann. des Sci. natur., IV. s., Zool.* **2**, 107 (1854).
- RABAUD, E. et M.-L. VERRIER: (1) L'évacuation de gaz de la vessie natatoire et le fonctionnement du canal pneumatique. *C. r. Acad. Sci. Paris* **195**, 906 (1932).
- — (2) La projection des viscères abdominaux chez les poissons soumis à des décompressions. Rôle de la vessie natatoire. *Bull. Soc. zool. France* **57**, 297 (1932).
- — (3) Effets de faibles décompressions sur la vessie natatoire. *C. r. Soc. Biol. Paris* **109**, 1094 (1932).
- — (4) Effets de la décompression sur les poissons normalement sans vessie natatoire. *C. r. Soc. Biol. Paris* **109**, 1277 (1932).
- — (5) La vessie natatoire de la loche (*Cobitis barbatula* L.) *C. r. Acad. Sci. Paris* **198**, 1073 (1934).
- — (6) Recherches sur la vessie natatoire. I. Etude expérimentale et comparée des poissons soumis à diverses pressions. *Bull. biol. France et Belg.* **68**, 188 (1934).
- — (7) Vessie natatoire et variations du volume des poissons. *C. r. Acad. Sci. Paris* **199**, 888 (1934).
- RAUTHER, M.: Zur vergleichenden Anatomie der Schwimmblase der Fische. *Erg. Zool.* **5**, 1 (1922).
- REIS, K. u. J. NUSBAUM: Weitere Studien zur Kenntnis des Baues und der Funktion der Gasrüse und des Ovals in der Schwimmblase der Knochenfische (Ophidiidae, Percidae). *Anz. Anz.* **28**, 177 (1906).
- REMANE, A.: (1) Rotatoria. *Tierwelt der Nord- und Ostsee*, Bd. 7, e. 1929.
- (2) Rotatoria. BRONNS Klassen und Ordnung des Tierreiches, Bd. 4, II, 1. Lief., S. 3. 1932.

- REMOTTI, E.: Sulla funzione della vesica natatoria dei teleostei considerata come organe di senso. Riv. Biol. **6**, 343 (1924).
- RICHARD, J.: Sur les gaz de la vessie natatoire des poissons. C. r. Acad. Sci. Paris **120**, 745 (1895).
- RICHTER, P.: (1) *Gloiootrichia echinulata* P. RICHT., eine Wasserblüte des Großen und Kleinen Plöner Sees. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **2**, 31 (1894).
- (2) *Scenedesmus* und die roten Körner von *Gloiootrichia echinulata*. Sitzgsber. naturforsch. Ges. Leipzig **22/23**, 11 (1895/96).
- RUTTNER, F.: Die Verteilung des Planktons in Süßwasserseen. Fortschr. naturwiss. Forsch. **10**, 273 (1914).
- SCHARFENBERG, U. v.: Weitere Untersuchungen an Cladoceren über die experimentelle Beeinflussung des Geschlechts und der Dauereibildung. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **6**, Biol. Suppl. (1914).
- SHEWIAKOFF, W.: (1) Beiträge zur Kenntnis der Radiolaria *Acanthometra*. Mém. Acad. imp. Sci. Petersbourg, VIII. s., Cl. physico-math. **12** (1902).
- (2) Die Acantharia des Golfs von Neapel. Fauna und Flora des Golfs von Neapel, Bd. 37. 1926.
- SCHIEMENZ, P.: Die Pteropoden der Plankton-Expedition. Erg. Plankton-Exp. **2**, F, b (1906).
- SCHLIEPER, C.: Die Osmoregulation wasserlebender Tiere. Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **5**, 309 (1930).
- SCHLOESING, TH. et J. RICHARD: Recherche de l'argon dans les gaz de la vessie natatoire des poissons et des physalies. C. r. Acad. Sci. Paris **122**, 615 (1896).
- SCHMEIL, O.: Deutschlands freilebende Süßwasser-Copepoden. I. Bibliotheca zoologica, Bd. 4. Stuttgart 1892.
- SCHMIDT, W.: (1) Schweben von Teilchen in Luftwirbeln. Meteor. Z. **30**, 171 (1913).
- (2) Der Massenaustausch in freier Luft und verwandte Erscheinungen. Hamburg 1925.
- SCHNAKENBECK, W.: Heterosomata. Tierwelt der Nord- und Ostsee, Bd. 12, h₁. 1925.
- SCHREIBER, B.: (1) I rapporti fra l'apparato di WEBER e la secrezione gassosa nei ciprinidi. Boll. Soc. Zool. ital. **5**, 87 (1934 a).
- (2) La funzione dell'apparato di WEBER. Ricerche sperimentali sui Cyprinidi. Arch. Zool. ital. **21**, 161 (1934 b).
- SCHRÖDER, B.: Untersuchungen über Gallertbildungen der Algen. Verh. naturh. Ver. Heidelberg., N. F. **7**, 139 (1902/04).
- SCHRÖTER, C.: Die Schwebeflora unserer Seen. 99. Neujahrsblatt naturforsch. Ges. Zürich, 1897.
- SCHUBERT, A.: Beitrag zur Analyse der Alters- und Temporalvariation einiger Lokalrassen von *Daphnia cucullata* G. O. SARS. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **18**, 1 (1927).
- SCHÜTT, F.: Das Pflanzenleben der Hochsee. Erg. Plankton-Exp. **1**, A, 243 (1892).
- SIMROTH, H.: Die Gastropoden der Plankton-Expedition. Erg. Plankton-Exp. **2**, F, d (1895).
- SÖRENSEN, W. E.: Om lydorganer hos fiske. Kopenhagen 1884.
- SPEK, J.: Zustandsänderungen der Plasmakolloide bei Befruchtung und Entwicklung des *Nereis*-Eies. Protoplasma (Berl.) **9**, 370 (1930).
- STETTER, H.: Untersuchungen über den Gehörsinn der Fische, besonders von *Phoxinus laevis* L. und *Amiurus nebulosus* RAF. Z. vergl. Physiol. **9**, 339 (1929).
- STEUER, A.: Planktonkunde. Leipzig 1910.

- STORCH, O.: Cladocera. Biologie der Tiere Deutschlands, Lief. 15. 1925.
- STRODTMANN, S.: (1) Bemerkungen über die Lebensverhältnisse des Süßwasserplankton. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **3**, 145 (1895).
- (2) Laichen und Wandern der Ostseefische II. Wiss. Meeresunters., N. F. **7**, Abt. Helgol., 133 (1906).
- (3) Weitere Untersuchungen über Ostseefische. III. Wiss. Meeresunters., N. F. **14**, Abt. Helgol., 30 (1918).
- Tabulae biologicae, Bd. 4. 1927.
- THIENEMANN, A.: (1) Die Binnengewässer Mitteleuropas. Die Binnengewässer, Bd. 1. Stuttgart 1925.
- (2) Limnologie. Jedermanns-Bücherei. Breslau 1926.
- (3) Limnologie. Handwörterbuch der Naturwissenschaften, 2. Aufl., Bd. 6. 1932.
- (4) *Coregonus albulu lucinensis*, eine Tiefenform der kleinen Maräne aus einem norddeutschen See. Z. Morph. u. Ökol. Tiere **27**, 654 (1933).
- UTERMÖHL, H.: Die Besiedlung ostholsteinischer Seen mit Schwebpflanzen. Arch. Hydrobiol. **5**, Suppl. (1925).
- VERWORN, M.: (1) Die physiologische Bedeutung des Zellkerns. Pflügers Arch. **51**, 1 (1892).
- (2) Über die Fähigkeit der Zelle, aktiv ihr spezifisches Gewicht zu verändern. Pflügers Arch. **53**, 140 (1893).
- VOIGT, M.: Über Gallerthhäute als Mittel zur Erhöhung der Schwebefähigkeit bei Planktondiatomeen. Forsch.ber. biol. Stat. Plön **8**, 120 (1901).
- WAGLER, E.: (1) Faunistische und biologische Studien an freischwimmenden Cladoceren Sachsens. Zoologica (Stuttg.) **26**, 305 (1913).
- (2) Über die Systematik, die geographische Verbreitung und die Abhängigkeit der *Daphnia cucullata* Sars. von physikalischen und chemischen Einflüssen des Milieus. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **11**, 41, 265 (1923).
- (3) Über die „Schwebefortsätze“ der Daphnien. Zool. Anz. **74**, 284 (1927a).
- (4) Branchiopoda, Phyllozoa. KÜKENTHALS Handbuch der Zoologie, Bd. 3. 1927b.
- (5) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. VII. Der Kilch des Bodensees. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **30**, 1 (1933a).
- (6) Die Coregonen in den Seen des Voralpengebietes. VIII. Über Eier und Brut der Bodenseecoregonen. Arch. f. Hydrobiol. **25**, 1 (1933b).
- WEBER, H.: Biologie der Hemipteren. Berlin 1930.
- WEBER, M.: Die Säugetiere. 2. Aufl., Bd. 2. Jena 1928.
- WEGENER, A.: Turbulenz und Kolloidstruktur der Atmosphäre. Meteor. Z. **37**, 231 (1920).
- WESENBERG-LUND, C.: (1) Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen dem Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. Biol. Zbl. **20**, 606 (1900).
- (2) *Culex-Mochlonyx-Corethra*, eine Anpassungsreihe. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **1**, 513 (1908).
- (3) Über pelagische Eier, Dauerzustände und Larvenstadien der pelagischen Region des Süßwassers. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **2**, 424 (1909).
- (4) Grundzüge der Biologie und Geographie des Süßwasserplanktons, nebst Bemerkungen über Hauptprobleme zukünftiger limnologischer Forschungen. Internat. Rev. d. Hydrobiol. **3**, Biol. Suppl., 1 (1910).
- (5) Contributions to the biology and morphology of the genus *Daphnia*. Dansk. Vidensk. Selsk. Skrifter, naturv. Afd. 8. Raekke **11**, 91 (1926).
- (6) Rotatoria. KÜKENTHALS Handbuch der Zoologie, Bd. 2. 1930.
- WINTERSTEIN, H.: Die physikalisch-chemischen Erscheinungen der Atmung. WINTERSTEINS Handbuch vergleichender Physiologie, Bd. 1, 2. Hälfte. 1921.

- WOLTERECK, R.: (1) Über die Entwicklung der *Velevella* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. Zool. Jb. **7**, Suppl., 347 (1904).
- (2) Tierische Wanderungen im Meere. Meereskunde **2**, H. 3 (1908).
- (3) Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphniden. Verh. zool. Ges. **19**, 110 (1909).
- (4) Über Funktion, Herkunft und Entstehungsursachen der sog. „Schwebefortsätze“ pelagischer Cladoceren. Zoologica (Stuttg.) **1913**, H. 67.
- (5) Artdifferenzierung (insbesondere Gestaltänderung) bei Cladoceren. Z. Abstammungslehre **67**, 173 (1934).
- WOODLAND, W. N. F.: (1) On the structure and function of the gas glands and retia mirabilia associated with the gas bladder of some teleostean fishes, with notes on the teleost pancreas. Proc. zool. Soc. Lond. **1911**, 183.
- (2) Notes on the structure and mode of action of the “Oval” in the Pollack (*Gadus pollachius*) and Mullet (*Mugil chelo*). J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd. **9**, 561 (1913).
- WUNDER, W.: (1) Brutpflege und Nestbau bei Fischen. Erg. Biol. **7**, 118 (1931).
- (2) Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. Erg. Biol. **8**, 180 (1932).
- ZELENY, J. u. L. W. McKEEHAN: Die Endgeschwindigkeit des Falles kleiner Kugeln in Luft. Physik. Z. **11**, 78 (1910).
- ZWACK, A.: Der feinere Bau und die Bildung des Ephippiums von *Daphnia hyalina* LEYDIG. Z. Zool. **79**, 548 (1905).

Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere.

Von WERNER FISCHEL, Münster (Westfalen).

Mit 6 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Ursächliche Verschiedenheiten tierischen Verhaltens	219
II. Das Behalten von Wahrnehmung und Erregtheit	221
III. Das Erlernen von Bewegungen	225
IV. Die erlernte Beziehung zwischen Ziel und Handeln	227
a) Die gebundene Erinnerung	227
b) Die freie Erinnerung	232
V. Die unmittelbare Beziehung zwischen Ziel und Handeln	234
VI. Zusammenfassung	241
Literatur	241

I. Ursächliche Verschiedenheiten tierischen Verhaltens.

Es kommt vor, daß ein Tier bei einem Knall nur zusammenfährt und sich duckt, während ein Artgenosse infolge einer Erfahrung ins Versteck flieht. An beiden glaubt ein unbefangener Beobachter einen „Schreck“ zu bemerken, der sich in verändertem Atmen und anderen Erscheinungen äußert, die auf einen Zustand besonderer Erregtheit des ganzen Tieres schließen lassen.

Die Erregtheit kann als Folge einer Gewöhnung ausbleiben, was die niederste der in der eigentlichen Seelenkunde studierten Erscheinungen ist. Gewöhnungen gibt es schon bei Coelenteraten; die ursprüngliche Schreckreaktion einer Aktinie bleibt bei gleichmäßig wiederholter Erschütterung des Wassers aus. Da der Reiz, der das Verhalten ausgelöst hat, nach wie vor wahrgenommen wird, kann er nicht allein die Ursache der Reaktion oder der Untätigkeit sein. Auch bei höheren Tieren ist das Wahrnehmen etwa des Futters nicht die entscheidende Ursache des Handelns; denn ein Zustand, der sich als Drang oder Trieb äußert, und der als „Stimmung“ oder „Erregtheit“ oft erwähnt wird, bedingt letzten Endes das Verhalten. Daß Protozoen je nach Stimmung auf einen unveränderten Reiz verschieden reagieren, ist bekannt.

Wir müssen also Wahrnehmung und Erregtheit getrennt erörtern. Für die Notwendigkeit, sie zu unterscheiden, werden sich bei genauerer Analyse des Verhaltens noch weitere Gründe finden. Indessen gehört die Beschreibung jener beiden nicht in diesen Zusammenhang. Denn

die Seelenkunde, die kein Hilfsmittel der Sinnesphysiologie ist, befaßt sich nur mit dem Einfluß der Wahrnehmungen und der Erregtheit auf das Verhalten. Ob ein Tier Schmerz empfindet, lassen wir dahingestellt sein. Daß es aber mit abstoßender Wirkung erregt werden kann, ist eine unbestreitbare Tatsache, die beim Erörtern von Handlungsursachen nicht übergangen werden kann.

Physiologisch ist hier die Frage, ob die inneren Vorgänge, die vielleicht seelische sind, von der gesunden Leistung des Nervensystems oder seiner Teile abhängen. Diese Abhängigkeit auseinanderzusetzen, ist aber nicht das Ziel dieser Arbeit. Sie ist nur zur Umschreibung tierischer Leistungen unternommen, und zwar derjenigen, die ursächlich verschieden sind.

LASHLEY (2) hat festgestellt, daß Ratten nur bei unverletztem Gehirn Formen unterscheiden. Nach Zerstörung der Sehzone unterscheiden sie indessen Helligkeiten immer noch. Dieses Ergebnis betrifft zunächst die Wahrnehmungslehre. Es ist durch Wahlversuche gewonnen worden und die Verhaltensforschung fragt, warum das Tier eigentlich wählt. Mit dem Hinweis auf seine Erfahrungen oder sein Gedächtnis ist nicht viel gewonnen, weil das Ergebnis nicht verrät, welche Inhalte eigentlich im Gedächtnis entstehen. Hat die Ratte vom Futter etwas behalten, etwas vom erfolgverheißenden Merkmal oder nur den Strafreiz beim negativen Zeichen? Ohne Antwort darauf ist die Frage nach der neurologischen Bedingtheit des Verhaltens zu früh gestellt. Die Frage nach der ursächlichen Verschiedenheit tierischer Handlungen muß voranstehen, und sie zu beantworten ist das eigentliche Ziel der Verhaltensforschung.

Daß es sich beim Lernen, also dem Bilden von Gedächtnisinhalten, um seelische Vorgänge handeln könnte, ist nicht von der Hand zu weisen. Wer es annimmt, bleibt durchaus in den Grenzen wissenschaftlicher Hypothesenbildung. In der Erblehre hält man das Gen, in der Entwicklungsmechanik den Organisator für die Ursache des in diesen Fachgebieten studierten Geschehens. Ebenso schließt man in der Seelenkunde auf besondere Vorgänge, die die Gründe der beobachteten Tatsachen, nämlich der Verhaltensweisen, sein könnten. Was eigentlich in der Nervenzelle während der vermuteten Vorgänge geschehen könnte, wissen wir nicht.

Von der Verschiedenheit der Nervensysteme ist vielerlei festgestellt worden. Von den Leistungen der Tiere weit weniger und erst in jüngster Zeit. Wenn sie bekannt sind, und auch das umschrieben ist, was ein Tier nicht leistet, kann man die Unvollkommenheiten seines Verhaltens auf fehlende Zentren oder Verbindungen zurückführen. Dazu ist eine vergleichende Verhaltensforschung nötig, von deren Ergebnissen ich berichte, soweit sie für das Urteil über Vorgänge im Nervensystem wesentlich sind.

II. Das Behalten von Wahrnehmung und Erregtheit.

Die meisten Untersucher haben das Verhalten der Fische durch Wahldressuren untersucht. Dabei ist wichtig, daß sich die Tiere stets vor gegenwärtigen Merkmalen (z. B. einem helleren und einem dunkleren Licht) entscheiden müssen. Man hat also keinen Beweis dafür, daß ein Fisch sich auch dann an das Merkmal erinnert, wenn es nicht im Wahrnehmungsbereich liegt.

Im Aquarium sieht man Fische oft „suchen“. Daß aber der von NOLTE auf Farben dressierte Fisch von der Erinnerung an einen bestimmten Ausschnitt des Spektrums zum Suchen veranlaßt wurde, braucht nicht angenommen zu werden. Allein das unmittelbare Wahrnehmen hat diese Wirkung.

Die eigentliche Ursache des Handelns der Fische ist die von der Gegenwart bedingte Erregtheit. Hell und dunkel werden nämlich nicht nur unterschieden, sondern Fische schwimmen auch ohne weiteres zur einen oder anderen Lichtstärke hin (PERKINS 1930, 1931; JANZEN 1932).

Durch Dressur kann man einen Fisch dazu bringen, bei hell oder dunkel sein Futter zu suchen. Die Vertreibung vom einen und die Nahrung beim anderen Licht erregt ihn; und das ist die Ursache seines Fliehens oder Schnappens.

Eine Erinnerung des Fisches an das beim Wahlversuch benutzte Futter beweist keines der vorliegenden Ergebnisse. Nicht einmal eine Erinnerung an das Vorkommen von Futter überhaupt ist zwingend bewiesen. Die einfachste und am nächsten liegende Erklärung der Gedächtnisleistung bei Wahlversuchen ist die, daß *die ursprünglich von der Wahrnehmung ausgehende Erregtheit sich ändert*. Der Fisch sieht das Merkmal, das ihn beim Abrichten positiv erregt hat, schwimmt hin und findet Futter. Nicht die Erinnerung an dieses, sondern die vom Merkmal ausgehende anlockend wirkende Erregtheit ist die Ursache seines Handelns gewesen¹.

¹ Zu dieser Behauptung sei noch — einer freundlichen Anregung von Herrn Prof. v. FRISCH folgend — eine indirekte weitere Begründung angeführt. Daß ein auf einen Ton abgerichteter Fisch sich an die Sorte des Lockfutters, an Fleisch oder Enchyträen erinnert, ist nicht erwiesen, aber auch nicht widerlegt. Wahlversuche mit höheren Wirbeltieren, z. B. Hunden, haben ergeben, daß beim Verstecken von Futter nur behalten wird, wo es war, aber nicht, was es gewesen ist. Eine Überlegenheit der Fische in dieser Hinsicht halte ich nicht für wahrscheinlich und folgere, daß sie von der Beschaffenheit, vom besonderen Aussehen oder Geschmack des Futters nichts behalten. Nun bliebe die Möglichkeit, daß ein auf einen Ton abgerichteter Fisch sich an Futter ganz allgemein erinnert, was eine Abstraktion wäre und weiterhin die Ursache seiner besonderen Suchbewegungen sein könnte. Wir hätten dann die Wirkungsfolge: Ton — Erinnerung an Futter — Erregtheit — Suchbewegung. Da aber bloße Bekanntheit eines Merkmals erregen kann (wovon noch die Rede sein wird) und die Annahme einer einen

Alles Lernen der Fische läßt sich auf die Assoziation zwischen Wahrnehmung und Erregtheit zurückführen. Die beiden Vorgänge durchdringen sich gegenseitig, wie es zwischen Wasser und Salz der Fall ist. LASHLEY (2) ist der Meinung, daß die Assoziation „fusion rather than summation“ sei.

Daß diese Verschmelzung von ungestörter Tätigkeit des Thalamus abhängt, vermutet NOLTE, weil Fehlen des Großhirnes und Verletzung des Kleinhirnes keinen Einfluß auf das Lernen der Fische hat. Die Ausschaltungsversuche von SEARS (1934) hatten dasselbe Ergebnis.

Außer diesen Tatsachen hat JANZEN noch entdeckt, daß die „Initiative“ eines Fisches nach Zerstörung des Großhirnes erlischt. Er umschreibt sie als die Fähigkeit des Tieres „sich mit einem bestimmten Außenfaktor durch aktive Körperbewegungen auf besondere und nicht vorwiegend reflektorische Weise auseinanderzusetzen“. Die Initiative ist die Ursache dafür, daß ein Fisch gewissermaßen spielerisch durch ein Gitter hin- und herschwimmt, was nach Verlust des Großhirnes unterbleibt.

Die ursprünglich von einem helleren oder dunkleren Licht bewirkte Anlockung — die Vorliebe für eines von beiden ist von Tier zu Tier verschieden — war gleichfalls nach Ausschaltung des Großhirnes verschwunden.

Den jetzt naheliegenden Gedanken, daß die Erregtheit des ganzen Tieres vom Zwischenhirn ausgeht, setze ich hier nicht auseinander, so viele Übereinstimmungen sich auch mit den in der Psychiatrie beschriebenen Antriebsstörungen aufweisen ließen. Das Abgrenzen tierischer Leistungen muß voranstellen.

Da wiederholt festgestellt wurde, daß Fische nach dem Verhältnis und nicht nach absoluten Eigenschaften von Merkmalen wählen (HERTER, PERKINS), unterliegt die Verschmelzung des Wahrnehmens mit Erregtheiten der Dehnbarkeit und Anpaßbarkeit, durch die sich alles Lebendige von den Maschinen unterscheidet.

Indessen verdienen die Versuche von BENIUC (1933), der Fische (*Betta splendens*) auf eine bestimmte, unveränderte Graustufe abgerichtet hat, besondere Erwähnung. Nach seiner Ansicht werden die Merkmale einfach „als etwas Bekanntes“ erlebt, was auch GEMELLIS Versuchspersonen von den ihnen tachiskopisch gebotenen

abstrakten Inhalt bildenden Erinnerung Bedenken macht, liegt der Schluß nahe, daß der Ton die Erregtheit unmittelbar bewirkt. Diese Wirkung könnte ohne weiteres eine Folge der Irradiation sein, die PAWLOW zur Erklärung der bedingten Reflexe annimmt und die GR. BROWN (Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 10) insofern im Versuch gefunden hat, als die Reizung einer Hirnrindenstelle die Reizbarkeit benachbarter Stellen herabsetzt. Das Verhalten des abgerichteten Fisches wäre dann eine Folge des Irradiierens der Erregtheit, die dadurch auch von der begleitenden Wahrnehmung ausgelöst werden könnte.

Zeichnungen berichten¹. Keine Erinnerung an frühere Wahrnehmungen, die mit den im Versuch erlebten Ähnlichkeit haben könnten, taucht auf. Bei den Fischen ist es ebenso.

Das Bekanntsein einer Erscheinung beruht also auf einer von dieser ausgelösten und einer früheren entsprechenden Erregtheit. Manchmal geht diese nur von einer Einzelheit in der Umwelt aus, manchmal verteilt sie sich ganzheitlich im Wahrnehmungsfeld. Die Schildkröten, die WOJTUSIAK (1933) abrichtete, haben nur behalten, bei welcher Farbe sie Futter erhielten. Im Gegensatz dazu vermochte WAGNER (1933) Eidechsen nicht auf eine Lockfarbe abzurichten; sie lernten nur ein Merkmal zu vermeiden. Ebenso berichtet HERTER (1933) vom Igel, daß er bei der Prüfung des Farbensinnes nur auf ein negatives Farbsignal abzurichten gewesen wäre. Das ist besonders bemerkenswert, weil der Igel sich vor Helligkeitsverschiedenheiten nach dem Verhältnis richtet².

Durch die von den Gebilden in der Umwelt als Folge von Erfahrungen ausgehende Erregtheit sind Verhaltensweisen möglich, die sehr oft auf „Intelligenz“ oder Verständnis für die Wirkung eigenen Tuns oder Lassens zurückgeführt werden. Ein Tier, das suchend am Gitter eine Öffnung oder ein freies Ende findet, erlebt hier eine Erregtheit, weil das Ziel nun unmittelbar vor ihm liegt oder die Behinderung des Verhaltens plötzlich aufhört. Auch bekommen die Gitterstäbe eine abstoßende Wirkung, so daß aus dem Zusammenspielen von alledem ein sehr „verständiges“ Verhalten entstehen kann. Eine Anpassung an besondere Umstände, an größere oder kleinere Gitter schließen diese Wirkungen selbstverständlich nicht aus.

Darum beweist der in mittelbarer (sekundärer) Aufgabenlösung gefundene Umweg nicht das Behalten einer Bewegungsform. Auch ohne Erinnerung an das, was früher getan wurde, also ohne einen das Verhalten betreffenden Gedächtnisinhalt, kann vor Hindernissen nach Erfahrungen erfolgsgerecht gehandelt werden. Das gilt auch

¹ PACHE beobachtete bei Wahlversuchen mit Fröschen, daß sie nach gelungener Abrichtung anfangen, auch nach den negativen Merkmalen zu schnappen, was er auf „zweite Assoziation“ zurückführt. Die fortschreitende Bekanntschaft der Tiere mit den Versuchsbedingungen ist Voraussetzung für dieses Verhalten und es könnte sein, daß die durch Bekanntheit bewirkte anlockende Erregtheit andere Wirkungen mit der Zeit übertroffen hat. Das gilt auch für die Ergebnisse der Versuche von DIEBSCHLAG [Z. vergl. Physiol. **21** (1934)], dessen Frösche Rot aufzusuchen und Blau zu vermeiden hatten. Es ließ sich „zunächst im Laufe der Dressur ein Absinken der Entscheidungen für Blau feststellen; gegen Ende der Dressur nimmt dagegen ihre Zahl wieder zu“.

² Es ist möglich, daß die Tiere bei quantitativer Verschiedenheit der Merkmale nach Verhältnissen wählen (z. B. bei der Abrichtung auf größer — kleiner, heller — dunkler), während sie sich bei qualitativen Unterschieden ausschließlich nach Einzelheiten richten. Vergleichende Untersuchungen fehlen.

für die Umwegversuche von RUSSEL mit Stichlingen, die es lernten, in eine Tube hineinzuschwimmen. Die älteren Versuchsergebnisse, die THORNDIKE (1911) mit Fischen hatte, kann man ebenso erklären.

Eine nach wie vor offene Frage ist die nach der Beweiskraft der *Irrgartenversuche*, die hier angeführt seien, weil CHURCHILL (1916) Goldfische in einem Labyrinth abgerichtet hat.

Bekanntlich haben die älteren Untersucher die Leistungen im Irrgarten auf Kinästhetik zurückgeführt, also auf ein propriozeptives Erlebnis. Indessen ist dieses allein nicht entscheidend und bedeutet — so sehr es auch scheinen mag — keine Erinnerung an ein Verhalten von besonderer Form. Denn DORCUS und GRAY (1932) haben nach der Durchschneidung von Gliedermuskeln bei Ratten und LASHLEY hat nach Verletzung des Kleinhirnes festgestellt, daß ein vor dem Eingriff richtig durchlaufener Irrgarten auch nachher auf demselben Wege, aber mit anderen Bewegungen, durchwandert wird.

DASHIELL machte bei Rattenversuchen mehrere Wege im Irrgarten zum Ziel möglich und fand, daß die Tiere bald diesen, bald jenen Weg einschlugen, wenn er nur in der Richtung zum Ziel führte. RUCH hat festgestellt, daß Wege, die vom Ziel fortführen, weniger häufig eingeschlagen werden als solche, die die Richtung zu ihm hin haben. Der Richtungssinn spielt beim Zurechtfinden eine unbestreitbar große Rolle.

Indessen muß nach den wichtigen Ergebnissen von HONZIK (1933) das Labyrinth noch infolge eines irgendwie beschaffenen Ortserlebnisses beherrscht werden. Er hat „Kurzschlüsse“ (short cuts) eingeführt, durch die die Ratten einen Teil des Irrgartens abschneiden konnten. Und doch sind sie jenseits des Kurzschlusses wieder fehlerfrei gelaufen.

Unter diesen Umständen brauchen wir den Ratten und den anderen in Irrgärten geprüften Tieren keine Erinnerung an die Form des zurückgelegten Weges zuzuschreiben. Auch die Versuche, die B. SCHMID mit Hunden angestellt hat, die sich durch fremdes Straßengewirr von München wieder nach Hause zurückfanden, sind Irrgartenversuche. Wie es kommt, daß die Tiere sich in der einen Richtung angezogen und in einer anderen abgestoßen fühlen, bleibt nach wie vor ein Rätsel. Darum werde ich die Irrgartenversuche bei der Erörterung der höheren tierischen Verhaltensweisen nicht mehr erwähnen.

Wo Fische anscheinend ein Verhalten besonderer Form erlernt haben, läßt es sich auf die von den Wahrnehmungen ausgelöste Erregtheit zurückführen. Auch der Irrgartenversuch beweist nicht mehr.

Trotz des Einwandes, die Verhaltensforschung betreibe eine „Psychologie ohne Seele“, ist die Rolle der Erregtheit, die sich ohne weiteres mit der der Gefühle der Menschen vergleichen läßt, oft erwähnt worden. MONAKOW und MOURGUE sprechen von „Protopathien“, die als biologische Formen des Gefühls aufgefaßt werden. McDUGALL (1) sieht im Antrieb, also einer Erregtheitsfolge, die wesentliche Wirkung des Wahrnehmens. Nach ihm besteht eine der niedersten Gedächtnisleistungen im „attachement of impulses to new objects“. Daß der Antrieb aus der Erregtheit folgt, meint auch KRETSCHMER. Unter ihm versteht er „diejenige Seite der Gesamtaffektivität, die den sensomotorischen und assoziativen Leistungen der Hirnapparate zufließt“. Die Assoziation zwischen Wahrnehmen

und Erregtheit bildet nach BLEULERS Auffassung vom gebrannten Kind eine „Wirkungseinheit“, was der hier am Verhalten der Fische auseinandergesetzten Erklärung der Assoziation durchaus entspricht. In der Umweltlehre von UEXKÜLL spielt die „Tönung“ des von den Tieren Wahrgenommenen eine große Rolle. Es ist der Schmerz, den ein Hund erleidet, der dem Stock den „Prügelton“ verleiht.

Daß die Erregtheiten, die den Allgemeingefühlen der Menschen entsprechen, genau wie andere Reize wahrgenommen werden, ist sehr unwahrscheinlich. Aufnehmende Sinne sind nicht bekannt, weshalb die zweite der zum Nachweis eines Sinnes erforderlichen Bedingungen (O. KOEHLER 1928), nämlich die Angabe des Aufnahmeorganes, nicht erfüllt ist.

In der Psychiatrie spricht man bei krankhaftem Auftreten einer Erregtheit von Anfällen, während krankhaft vorkommende Wahrnehmungen Halluzinationen heißen. Auch das ist ein Grund, beide getrennt zu betrachten.

Die Gedächtnisleistungen der Fische gehen nicht über das Behalten von Erregtheiten und ihres Zusammenfallens mit Wahrnehmungen hinaus. Sehr viele Lernleistungen höherer Tiere lassen sich entsprechend erklären.

III. Das Erlernen von Bewegungen.

Die niedersten Tiere, die sich an die Form früherer Bewegungen erinnern können, sind die Reptilien. Um das zu beweisen, müssen an einer Wahrnehmung zwei Verhaltensweisen möglich gemacht werden, damit nach diesen, nicht nach jener gewählt wird.

Um einer von zwei Verhaltensweisen die Erfolgsaussicht zu nehmen, ohne daß das geprüfte Tier es merken kann, habe ich (1934) bei Versuchen mit Schnappschildkröten (*Chelydra*) vor der Beute Schirme aus Zelluloid angebracht. Das Futter war über einem waagrecht vorstehenden Blechrahmen befestigt, der sich an einer senkrecht aufgehängten Metallplatte befand (Abb. 1). Es konnte je nach der Art der hinter diesem Schirm angebrachten Lockmittel entweder von unten her durch den Blechrahmen hindurch (Abb. 1) oder von vorn und vor ihm her erreicht werden (Abb. 2).

Den hier erforderlichen Beweis brachten Versuche mit zwei von den Schildkröten sicher unterschiedenen Zielen. Ein Stück Mehlwurm war stets von unten her, ein Stück Regenwurm immer von vorn her erreichbar. Bald stellte sich heraus, daß die beiden Tiere die beiden Verhaltensweisen wohl beherrschten. Sie kamen aber nicht dazu, diese bestimmten Zielen zuzuordnen. Die Schildkröten führten bald die eine, bald die andere der erlernten Bewegungen aus, ohne zu behalten, zu welchem Ziel sie gehörten.

Bei der Beurteilung des Lernens sind also zwei Fragen unter allen Umständen zu unterscheiden:

1. welche Gedächtnisinhalte gebildet werden;
2. welche Ursachen sie zum Aufleben bringen.

Durch das Ziel wird ein Reptil erregt; das ergibt nun nicht nur einen einfachen Antrieb, sondern löst erlerntes Verhalten aus, ein Verhalten, das bei früheren Versuchen Erfolg gebracht *hat*. Damit ist aber nicht gesagt, daß es beim Wahlversuch mit zwei Zielen und

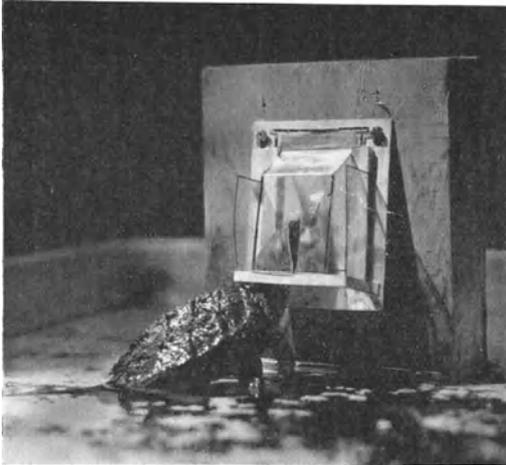


Abb. 1. Schildkröte bei der Abrichtung auf Verhaltensformen. Sie hat erfolgsgemäß den Kopf durch den Blechrahmen hochgestreckt und schnappt nach dem Futter. (Zur Verdeutlichung sind die Zelluloidschirme vor der Aufnahme mit schwarzen Rändern versehen worden, was bei den Versuchen nicht der Fall war.)

zwei Verhaltensmöglichkeiten auch Erfolg bringen *wird*. Die Bedingungen für die Auswahl der Bewegungen liegen zeitlich zurück. Darum sei hier kurzerhand von rückbedingtem Verhalten gesprochen. Was fehlt, ist eine Beziehung zwischen dem Ziel und der erlernten Bewegung und nicht die Wahrnehmung, sondern die Erregtheit ist die Ursache des Auflebens eines Erinnerungsinhaltes. Wahrscheinlich betrifft dieser das zuletzt geübte Verhalten, so daß man hier die Theorie von „frequency and recency“ (WATSON 1914) anwenden könnte.

Anders ausgedrückt lernen die Reptilien nach dem Gegensatz: Erfolg — kein Erfolg, nicht nach dem Gegensatz: guter Erfolg — schlechter Erfolg.

Bei diesen Tieren wird zum erstenmal ein Gedächtnisinhalt gebildet, der einem Einfall vergleichbar aus dem Erinnerungsschatz auftauchen kann. Was von Amphibien bekannt ist, zeigt keine wesentliche Überlegenheit gegenüber den Fischen und man darf vermuten, daß die Vervollkommnung des Nervensystems der ersteren vor allem der Fortbewegung auf dem Lande dient, eine Neuheit in der Entwicklung, bei der es zu keinem Fortschritt in der Gedächtnisleistung gekommen ist.

Was bei Reptilien im Einzelfall von den Erinnerungsinhalten auflebt, hängt nicht von der Beschaffenheit des Zieles ab, sondern von der Erregtheit, die es verursacht. Man kann sie mit einem Wind vergleichen, der das hochbläst, was am wenigsten widersteht.

Es liegt nun nahe zu vermuten, daß die Besonderheit des Gedächtnisses der Reptilien von den Verbindungen des Thalamus mit dem Vorderhirn einerseits und dem Rückenmark andererseits abhängt. Nach KAPPERS gibt es bei ihnen zum erstenmal Hinterstrangkern mit Projektion auf den Thalamus. Dieser besitzt sowohl eine aufsteigende als auch eine absteigende Verbindung mit dem Vorderhirn, welche letztere den Amphibien noch fehlt.

In der Zerstreuung eines Menschen, die nach JANET eine Vorstufe der Hysterie bedeutet, ist die Beziehung zwischen Ziel und Handeln gestört, mag man ein Buch an einen falschen Platz legen oder statt Tinte Tusche in einen Füllfederhalter füllen. Geisteskrankheiten, bei denen Störungen dieser Art das Bezeichnende sind, können darum als psychische Atavismen gelten. Wenn nun bekannt werden sollte, von welchen Unvollkommenheiten des Nervensystems der Reptilien die Grenzen ihrer Leistungen abhängen, dann hat beim Kranken die Feststellung der genannten Störung auch diagnostischen Wert. So ergibt sich ohne weiteres die Wichtigkeit und Brauchbarkeit der kausalen Analyse primitiven Verhaltens.

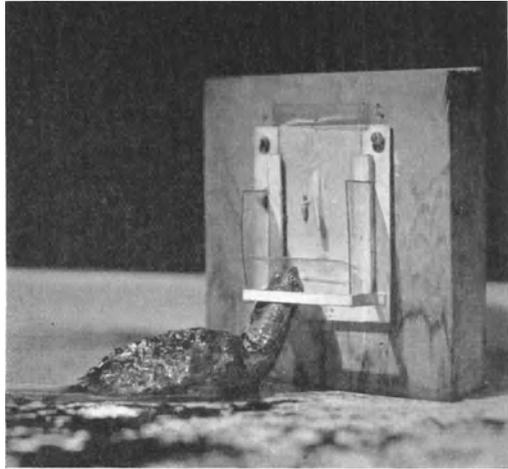


Abb. 2. Schildkröte bei einem „Fehler“ vor der Einrichtung mit zwei Verhaltensmöglichkeiten. Sie schiebt den Zelluloidschirm, der das Futter trägt, empor, so daß die Beute vor ihr zu fliehen scheint. Sie hätte — was vorher eingeübt war — bei diesem Lockmittel den Kopf vor dem Blechrahmen hochstrecken müssen.

IV. Die erlernte Beziehung zwischen Ziel und Handeln.

a) Die gebundene Erinnerung.

Bekanntlich vergessen Hunde sehr schnell, wo etwas vor ihnen verborgen wurde, wenn das Versteck nicht durch besondere Eigenschaften ausgezeichnet ist. Ein Hund sucht — wie die Alltagserfahrung lehrt — einen Ball recht lange unter einem Schrank; und zwar erheblich längere Zeit noch, als es HUNTER bei seinen Versuchen mit „aufgeschobener Reaktion“ festgestellt hat. Aber das Versteck unter einem Möbel ist von allen anderen Dingen im Raum verschieden, während der Forscher zwischen drei gleich aussehenden Türen wählen ließ. In diesen Fällen war das Merkmal (ein Licht),

das stärker als andere hätte erregend wirken können, bald nach Versuchsbeginn entfernt worden. Hunde sind nicht imstande, die Erinnerung an etwas früher Wahrgenommenes frei aus dem Gedächtnis aufleben zu lassen.

Dem entsprechen die Ergebnisse von Futterwahlversuchen mit verschiedenen Lockmitteln in gleichen Gefäßen [FISCHEL (3)]. Solange

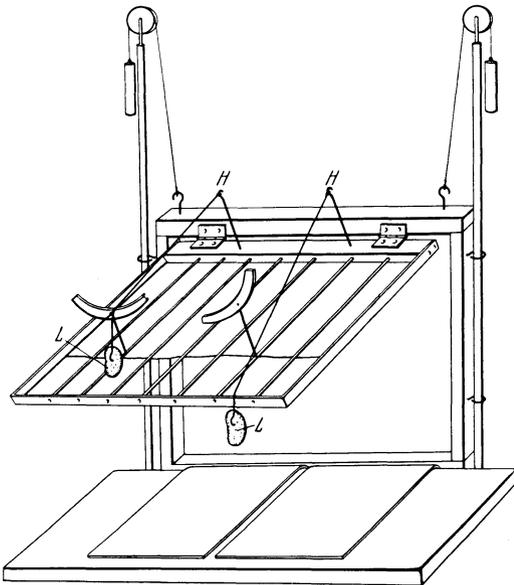


Abb. 3. Versuchseinrichtung mit zwei Zielen und zwei Verhaltensmöglichkeiten. Die Türe kann entweder vorgestoßen (hier dargestellt) oder emporgeschoben werden (Abb. 4). Jedesmal ist für den von jenseits kommenden Hund nur eines der beiden Lockmittel (L) erreichbar. Er ist an einer Leine so befestigt, daß er nur den Kopf unter der von ihm auf die eine oder andere Weise bewegten Türe vorstrecken kann. Hier ist das rechts hängende Lockmittel erreichbar. Das andere weicht infolge der Querstellung der Gabelzinken nach oben hin aus.

beide offen vor ihm liegen, frißt ein Hund Fleisch in der Regel vor einem schmackhaften Brot. Verbirgt man nun beide vor den Augen des Tieres in gleich aussehenden ungefähr 2 m voneinander entfernten Kästen, so läuft der Hund zu einem beliebigen Kasten und nicht sofort zu dem mit dem bevorzugten Bissen.

Der Geschmack des Futters ist eine Wahrnehmung, die *nach* dem Aufsuchen des Behälters erlebt wird. Dieser ist durch Assoziation mit der beim Fressen vorkommenden Erregtheit zu einem anlockenden Merkmal geworden. In PAWLOWs Ausdruckswiese bildet der Kasten den bedingten, das Futter den unbedingten Reiz. Was nun *nach* dem Wahrnehmen dieses letz-

teren Reizes noch erlebt wird, kann nach den Ergebnissen von PAWLOW nicht zum bedingten Reiz werden. Es ist beim Wahlversuch mit zwei Futtersorten der Geschmack des jeweiligen Bissens, der auch wirklich auf die Entscheidungen des Hundes keinen Einfluß hat.

So stimmen also die Ergebnisse der russischen Schule in der hier fraglichen Hinsicht mit denen der Verhaltensforschung gut überein.

Von der Erinnerung abhängende Ziele gibt es bei Hunden also nur innerhalb des Wahrnehmungsbereiches. Nun ist die Frage, ob sie unter den erlernten Verhaltensweisen diejenige auszuwählen vermögen, die zu einem besonderen Ziele hinführt.

Um eine Antwort zu bekommen, ist eine Versuchsanordnung nötig, an der sich zwei verschiedene Ziele setzen lassen und wo vor einer gleichbleibenden Wahrnehmung zwei verschiedene Handlungen möglich sind. Darum habe ich eine Tür eingerichtet, die entweder vorgestoßen oder hochgeschoben werden kann [FISCHEL (3)].

Auf der dem Hunde abgewandten Seite hängen an zwei Haken (H in Abb. 3) die Lockmittel: Fleisch und Biskuit.

Die Türe hat zwei Rahmen, von denen der innere vorgestoßen werden kann, während der äußere zum Hochschieben eingerichtet ist. Durch jede der beiden Handlungsmöglichkeiten kann nur eines der beiden Ziele erreicht werden.

Abb. 3 zeigt die Türe vorgestoßen. An zwei Gitterstangen sind waagrecht vorstehende Gabeln angelötet, deren Zinken gedreht werden können. Bei Querstellung (links in Abb. 3) wird der am Faden herabhängende Bissen mit hochgeschoben, so daß der Hund, der an seiner Leine nicht unter der Tür durchkriechen kann, ihn vor sich herschiebt, ohne ihn zu erreichen. Die Zinken der anderen Gabel stehen senkrecht. Also erscheint beim Vorstoßen der Tür das hier hängende Lockmittel unten am Rahmen und kann vom Hunde abgebissen werden. Um die Gabeln seinen Blicken zu entziehen, ist ein großer Teil des Gitters mit Papier verkleidet.

Hat der Hund den ganzen Rahmen hochgeschoben, so hängt das linke Futterstück frei vor ihm (Abb. 4). Unter dem anderen ist in einer Nute am untersten Rahmenteil ein „Sperrblech“ eingehängt, das das Lockmittel über ihm bei dieser Türstellung für den jenseits stehenden Hund unerreichbar macht.

Von Versuch zu Versuch wird nun gewechselt, und zwar so, daß dasselbe Futter bald rechts bald links, auf die gleiche Weise erreichbar ist. Nach einiger Übung erinnern sich Hunde wirklich daran, welches Verhalten Fleisch einbringt und welches das andere Ergebnis hat. Erfolg haben sie bei jeglichem Handeln; sie entscheiden sich aber stets zuerst für die Tätigkeit, die den bevorzugten Erfolg hat. Daß sie wirklich zwischen Verhaltensmöglichkeiten wählen, ist damit bewiesen¹.

Nur Affen leisten mehr. Von den übrigen Säugern gilt also: *Vor wahrnehmbarem, bekanntem Ziel bewirkt die Erregtheit das Auf-*

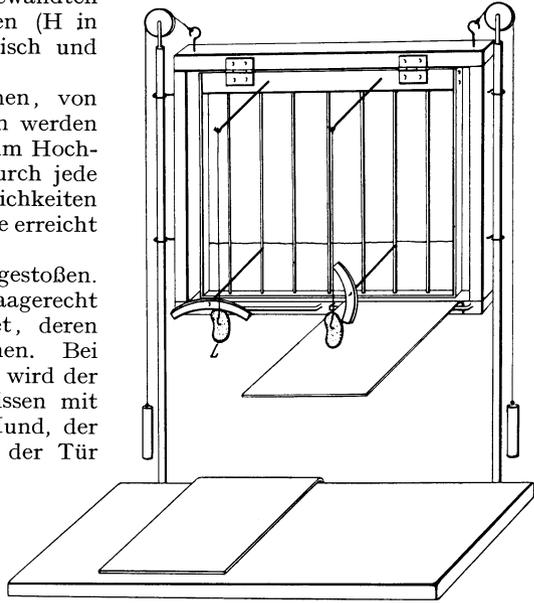


Abb. 4. Die ganze Türe ist hochgeschoben und das links hängende Lockmittel L ist erreichbar. Das andere kann der Hund nicht erlangen, weil ein „Sperrblech“ eingehängt ist.

¹ Dieses Untersuchungsverfahren ist von der gewöhnlich ausgeführten Wahldressur dadurch verschieden, daß das Tier in keiner Weise zu einer Entscheidung gezwungen wird. Es kann nach Belieben handeln und wird unter allen Umständen „belohnt“, wenn auch verschieden.

leben der Erinnerung an dasjenige Verhalten, das früher vor diesem Ziel zum Erfolg geführt hat.

In ihrer Geschicklichkeit, Bewegungen zu erlernen, sind Hunde den Reptilien nur dem Grade nach überlegen. Die eigentliche Überlegenheit der Säugetiere besteht in der Beziehung, die bei ihrem Lernen zwischen den Zielen und bestimmten Verhaltensformen entsteht¹.

Die Leistung ist aber durchaus rückbedingt² und vom Wahrnehmen des Zieles abhängig. Verkleidet man die ganze Tür so mit Papier, daß der Hund die Lockmittel nicht mehr sehen kann, dann tut er nicht mehr zunächst das, was ihm Fleisch einbringt. Irgendeine Handlung wird einfach probiert und abgebrochen, wenn sie nicht den erstrebten Erfolg hat. Ein Hund wählt also zwischen Handlungsmöglichkeiten nicht nach der Art des noch vollständig zukünftigen Ergebnisses; Wahrnehmungen, die zeitlich vorausliegen, spielen keine Rolle. Vor dem Gitter erinnert er sich wohl an die Verhaltensmöglichkeiten, aber nicht an die Ergebnisse, es sei denn, daß sie von vornherein im Sinnesbereich liegen.

Das ist für das Gebrauchshundewesen außerordentlich wichtig und erfahrenen Praktikern wohl bekannt. MOST und BÖTTGER empfehlen in ihrem bekannten Abrichtungsbuch nur Tätigkeitswörter zum Ermahnen eines Hundes, z. B. „siz“, „hols“ usw.

Man muß sich klarmachen, daß schon mit der an Wahrnehmungen gebundenen, erinnerten Erregtheit und mit dem Behalten der dazugehörigen Bewegungen außerordentliche Leistungen möglich sind. Wie sehr ein Hund geneigt ist, nach einer erregenden Wahrnehmung ein früheres Verhalten zu wiederholen, also rückbedingt zu handeln, beweisen die Versuche von B. SCHMID zur Feststellung der fernsten Grenze beim Erkennen des Herren. Die Tiere liefen immer wieder dahin, wo ihr Herr beim vorigen Versuch gewesen war.

Daß Hunde — noch mehr aber Füchse und Marder — auch auf feine Wahrnehmungen achten, wissen wir alle. Daß eine Wahrnehmung bevorstehende Erregtheit auslösen kann, ist ebenfalls bekannt. Der Hund freut sich, wenn sein Herr zu Hut und Stock

¹ Im Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie erwähnt SPATZ die von Psychiatern oft herangezogene Ansicht von ANTON, nach der die Bewegungen der Menschen von zwei Systemen abhängen, „von welchen das eine die Bewegungen anregt, während das andere die Anregung verteilt und hemmt“ (Bd. 10, S. 372). Ersteres könnte es bei Reptilien geben, letzteres nur bei Säugetieren.

² Rückbedingt kann das Handeln eines Menschen an einer neuen Schreibmaschine sein, die eine andere Tastenverteilung hat. Ziel ist wie früher das Erscheinen eines bestimmten Buchstaben — also etwas Zukünftiges. Getan wird besonders bei Müdigkeit das Gewohnte und so statt des erwarteten ein anderer Buchstabe geschrieben. Der Fehler ist als Anwenden rückbedingten Verhaltens ohne weiteres verstehbar.

greift, was aber nicht beweist, daß er einen Spaziergang in den Wald, nicht über Wiesen erwartet. Und wenn das Tier auf den Befehl: „Zur Post“ sich abrichtungsgemäß dorthin begibt, so geschieht das infolge des mit dem Wort verbundenen Erinnerens an Bewegungen, nicht infolge eines das Gebäude betreffenden Gedächtnisinhaltes.

Auch WARDEN und WARNER haben bei einem besonders begabten Hund festgestellt, daß nur Wörter, die Tätigkeiten betreffen, sicher beantwortet werden, was bei solchen, die einen Gegenstand betreffen, nicht der Fall ist.

Das einfache Erlernen einer Handlung ist also eine stammesgeschichtlich ältere Leistung als das Zuordnen einer bestimmten Verhaltensform zu einer bestimmten Wahrnehmung. Ob ersteres eine Funktion des Hirnstammes und letzteres der Großhirnrinde ist, bleibe dahingestellt. LASHLEY meint, daß die Funktion des Cortex die Leistung „tieferer Zentren“ nur erleichtere. Das könnte Folge einer verminderten Hemmung sein, und zwar könnte durch die Vorgänge in der Rinde die zu einer Wahrnehmung gehörende erlernte Bewegungsform enthemmt und somit ausgeführt werden. Indessen hat LASHLEY seine Versuche nur mit Wahlapparaten und Irrgärten durchgeführt. In diesen kann man vielleicht das Lernen von Bewegungen prüfen, in jenen unter allen Umständen nur das Behalten von Wahrnehmungen. Darum lassen diese Untersuchungsergebnisse keine Schlüsse auf die Beziehung zwischen Ziel und Handeln zu. Der Ausschaltungsversuch am Gehirn kann erst dann brauchbare Ergebnisse bringen, wenn die psychologische Analyse des ursächlich Verschiedenen am Verhalten zu Ende geführt ist.

Erreicht ein Tier vor Hindernissen sein Ziel sofort, so ist man geneigt, ihm höhere Fähigkeiten als rückbedingtes Verhalten zuzuschreiben. Ein Zwang zu dieser Folgerung besteht indessen nicht; auch rückbedingt kann eine Aufgabe in einem Zuge und gewissermaßen plötzlich gelöst werden¹. Es gibt Ratten, die den Deckel einer Kiste ohne weiteres öffnen [MCDUGALL (3)], es gibt Hunde, die einen kurzen Umweg ohne weiteres nehmen [FISCHEL (3)]. Sie scheinen

¹ Anmerkung bei der Korrektur. Das Verhalten des von SPINDLER und BLUHM [Z. vergl. Physiol. 21 (1935)] neuerdings untersuchten Seelöwen, der Umwege um ein Gitter und eine Kiste herum ausführen mußte, kann man entsprechend erklären. Das Tier begab sich richtig auf den Umweg, kehrte aber dreimal zurück, als das Ziel hinter der Kiste nicht mehr zu sehen war. Nach längerer Pause ging dann der Seelöwe „in glattem Zuge ohne Aufenthalt langsam vom Fisch fort durch die Tür hindurch und dicht um den Kasten herum zum Ziel“. Das ist mehr als ein Verhalten nach Versuch und Irrtum, es läßt sich nur auf einen das Handeln betreffenden Einfall zurückführen, der unmittelbar den Versuchsbedingungen angepaßt wird. Was der Seelöwe vom Ziel behalten hat, verrät das Ergebnis nicht. Es würde schon dann zustande kommen, wenn das Tier ausschließlich bestrebt wäre, eine lockende Stelle jenseits des Gitters zu erreichen.

es also nicht nötig zu haben, die Beziehung zwischen Ziel und Handeln erst zu erlernen. Nun ist aber der Ratte das Einzwängen des Kopfes in Ritzen und dem Hund das Umgehen von Hindernissen bekannt. Andere Verhaltensmöglichkeiten stehen bei den betreffenden Versuchen kaum zur Wahl, so daß eine Entscheidung zwischen Bewegungsformen nach dem voraussichtlichen Erfolg nicht bewiesen ist. Daß sie tatsächlich nicht vorliegt, folgt aus Versuchen mit mehreren Betätigungsgelegenheiten und zwei Zielen, von denen z. B. das eine durch Umweg, das andere durch Fadenziehen erreichbar ist. Bei Hunden stellt sich da heraus, daß das, was allenfalls beim Fadenziehen näher kommt, gar nicht erstrebt wird. Das Lockmittel bleibt liegen und das Tier führt nun um des anderen, eigentlich erstrebten Zieles willen den Umweg aus.

Ein schönes Beispiel unmittelbarer Aufgabenlösung berichtet BIERENS DE HAAN (2) von einem jungen Nasenbären, der nicht darauf kam, eine Kiste unter eine hochgehängte Frucht zu schieben. Statt dessen kletterte er am Käfig hoch und zu der Stelle des Gitterdaches, wo das Lockmittel hing. Hier zog er es am Faden zu sich heran.

Ein Beweis für das „Verständnis eigener Handlung“ scheint mir das aber insofern nicht zu sein, als das Tier dieses Verhalten wohl kaum aus Handlungsmöglichkeiten, sondern nach Wahrnehmungen gewählt hat. Die Frucht hängt hoch, und es ist nicht widerlegt, daß der Kleinbär dadurch — also eine Wahrnehmung — angelockt, auf gut Glück hochklettert ist. Das Ziehen am Faden ist rückbedingt, was anzunehmen die übrigen Leistungen der Kleinbären nahelegen. Auch McDougall hat bei Waschbären keine unmittelbaren Aufgabenlösungen beobachtet.

b) Die freie Erinnerung.

Daß ein Tier sich an die Beschaffenheit eines Gegenstandes erinnert, ohne ihn wahrzunehmen, kann nur durch Wahlversuche mit mehr oder weniger beliebten Futtersorten nachgewiesen werden. Beide müssen aber unbedingt gefressen werden; denn die Ablehnung des minderen Futters darf nur eine Folge der Erinnerung an ein besseres sein.

Schon Regenwürmer sind wählerisch (MANGOLD). Worauf eigentlich die Futterbevorzugung beruht, ist in der Regel nicht bekannt¹. Erst in neuerer Zeit hat man die Futterwahl durch Aufstellen von

¹ Anmerkung bei der Korrektur. Infolge einer Unregelmäßigkeit habe ich das letzte Heft von Bd. 15 des J. comp. Psychol. (1933) erst vor kurzem gesehen. Wie wichtig es ist, Tiere nicht nur abzurichten, sondern auch beliebig wählen zu lassen, beweisen die Versuche von WALTON, der mit dem „Vorzugsverfahren“ (preference method) zeigte, daß Ratten Blau anderen Farben vorziehen, also farbentüchtig sind. HAUSMANN (dieselbe Zeitschrift, Bd. 13 und 15) hat die Futtervorliebe von Ratten studiert. Sie haben süß bevorzugt, indessen nur soweit, als der tägliche Kalorienbedarf es zuließ. Das wurde durch Kontrollversuche mit Saccharin bewiesen.

Beliebtheitsreihen wissenschaftlich studiert (MASLOW, YOUNG, KATZ, BAYER).

Ein deutliches Streben nach Futter besonderer Art allein auf Grund freier Erinnerung ist bis jetzt nur bei Pflanzenfressern nachgewiesen, und zwar bei Affen (TINKLEPAUGH), Nagetieren und Ziegen [FISCHEL (I, 4)]. Im Gegensatz zu dem, was im vorigen Abschnitt von Hunden gesagt ist, behalten diese Tiere Reize, die erst *nach* denjenigen wirken, die man in PAWLOWS Ausdruckweise die unbedingten nennen muß¹. Geruch und Aussehen eines Blattes Wegerich (*Plantago*) veranlaßt ein Meerschweinchen zum Zubeißen, welches letzteres ein unbedingter Reflex ist. Der eigentliche Geschmack der Pflanze wird erst *nach* dem unbedingten Reiz erlebt. Und ein Meerschweinchen, das Melde (*Atriplex*) kennengelernt hat, zögert vor Wegerich, sucht umher und frißt zuerst jene [FISCHEL (4)].

Das stimmt mit den Ergebnissen der Versuche überein, die MATTHES zu ganz anderen Zwecken, nämlich zur Feststellung der Funktion des JACOBSONSchen Organes, angestellt hat. Dabei war eine Giftwirkung, die erst längere Zeit *nach* dem Verzehren eines besonders riechenden Futters erlebt wurde, die Ursache des Wählens der Meerschweinchen.

PAWLOW hat seine Ergebnisse nur mit Hunden gewonnen; sie entsprechen in sehr wesentlichen Punkten den psychologisch bei Hunden gefundenen Tatsachen. Demgegenüber gibt es aber auch eine Übereinstimmung zwischen den psychologisch gefundenen Leistungen der Meerschweinchen und ihrem Verhalten bei sinnesphysiologischen Untersuchungen.

Daß die zu freier Erinnerung befähigten Tiere einen Gedächtnisinhalt bilden können, der bei Lebewesen mit nur gebundener Erinnerungsfähigkeit nicht vorkommt, ist unbewiesen. Wahrscheinlich handelt es sich nur um einen Unterschied in den Möglichkeiten, den Gedächtnisinhalt aufleben zu lassen. Dem Hund fällt der Geschmack des Fleisches erst ein, wenn er es sieht oder ein ihm unmittelbar assoziiertes Merkmal wahrnimmt. Eine Ziege erinnert sich dagegen auch ohne besondere Wahrnehmung an den Geschmack bevorzugten Futters².

¹ Mit Reizen sind hier Wahrnehmungen, nicht Erregtheiten, gemeint, ein gewöhnlich nicht berücksichtigter Unterschied. Man kann also nicht MORGANS klassisches Beispiel vom Lernen des Hühnchens gegen die hier vertretene Auffassung anführen. Das Tierchen sieht die bittere Raupe, pickt, erlebt einen Geschmack (Wahrnehmung) und eine Widerwärtigkeit (Erregtheit). Von nun an verschmäht es diese Raupenart; nicht, weil der Geschmack, sondern weil die Widerwärtigkeit behalten ist. Der Anblick und nicht die Erinnerung an den Geschmack der Beute erregt dann später das junge Tierchen.

² Irgendwie muß das beliebtere Futter „angenehmer“ als das andere wirken. Mit dieser Behauptung lassen sich dann die Ergebnisse der Verhaltensforschung an die physiologische Untersuchung des Entstehens der

Wichtig ist, daß die freie Erinnerung an das bessere von zwei Zielen oft erst am minderen Lockmittel auflebt, also am Ende einer Handlung. Meerschweinchen sind [FISCHEL (4)] einfach zu einem beliebigen Futter gelaufen und haben sich erst dann um das bessere bemüht, wenn sie zufällig auf das mindere gestoßen waren. Auch bei Mäusen kam es vor, daß sie am bevorzugten Futter nahe vorbeiliefen, das andere fanden, um sich blickten und nun das andere entdeckten. Es ist ein Verhalten wie das eines Menschen, dem in einem Laden einfällt, daß er in einem anderen Geschäft besser hätte kaufen können, woran schon vorher zu denken ihm durchaus möglich gewesen wäre.

Das Abnehmen der freien Erinnerung bei alternden Menschen, die sich mehr und mehr mit naheliegenden Dingen beschäftigen, kann man als Absinken auf eine tiefere Stufe der psychischen Entwicklung auffassen. Und immer ist das Festhalten an einem fernen Ziel eine hohe Leistung. Gestörte Zielsetzung bei normalem Handeln ist bei Geisteskrankheiten nicht selten. Dabei bleibt die stammesgeschichtlich ältere Leistung erhalten. Die Bedeutung der jüngeren Leistung, also des freien Erinnerns an Ziele, nimmt noch heute innerhalb der Menschheit zu. Denn in primitiven Sprachen kommen nach SZÉKELY auffallend viel Tätigkeitswörter vor. Ferner fand FROHN bei der Untersuchung des Denkens taubstummer Kinder eine ungewöhnlich starke Neigung zum Schildern von Tätigkeiten.

V. Die unmittelbare Beziehung zwischen Ziel und Handeln.

Man kann nicht behaupten, daß die bis jetzt besprochenen Tiere beim ersten Handeln unter neuen Umständen ihren Erfolg ausschließlich dem Zufall verdanken. Die ursprünglich oft vorhandene Vorliebe für Löcher oder Spalten, ferner auf gut Glück probiertes, früher erlerntes und allenfalls auch instinktives Verhalten hat ohne weiteres Aussicht auf Ergebnisse. Darum verraten nur gelegentlich Mißerfolge eines verständig erscheinenden Tieres, daß sein Handeln rückbedingt ist.

Gefühle anschließen. Im Gegensatz zur Theorie von JAMES-LANGE entscheiden nach Ansicht neuerer Untersucher Vorgänge im basalen Thalamus darüber, „wether or not a stimulus shall give rise to emotional feeling“, wie BARD es in seinem großen Referat ausdrückt. Bei Hunger muß das ursprünglichste Stimulans im Chemismus des Blutes liegen. So erregt, gehen vom Thalamus Impulse aus, und zwar einerseits motorische, die entweder angeborene Suchbewegungen oder erlerntes Verhalten ekphorieren, und andererseits afferente Impulse zur Großhirnrinde, die dort Wahrnehmungen aus dem Gedächtnisschatz ekphorieren. Der freie Erinnerungsinhalt müßte aber auf den Thalamus weiter erregend zurückwirken, womit erklärt wäre, warum minder beliebtes Futter verschmäht wird. Ähnlich wie ich es hier auseinandersetze, unterscheidet auch CANNON eine allgemeine Erregtheit von höheren Vorgängen, die er als besondere Gefühle anführt: „The peculiar quality of the emotion is added to simple sensation when the thalamic processes are aroused“.

Seit W. KÖHLERs Versuchen mit Schimpansen ist die Geschicklichkeit der Affen beim Erreichen eines Zieles auf kürzestem Wege oft erörtert worden. NELLMANN und TRENDELENBURG haben den Ausdruck: „Unmittelbare (primäre) Aufgabenlösung“ eingeführt. Es ist, als ob das Tier bei ihr den Erfolg seines Handelns von vornherein voraussehe.

Die Tatsache, daß es unmittelbare Aufgabenlösung gibt, folgt zwingend aus dem Vergleich; und zwar am besten der Leistungen beim Kistenverschieben durch Kleinbären und Affen [BIERENS DE HAAN (1, 2)] und beim Hindernisversuch mit denselben Tieren [McDOUGALL (3)]. Immer war beim Affen wenigstens die Andeutung zu einem ohne weiteres erfolbringenden Verhalten zu sehen, das anzuwenden die niederen Säuger erst lernen mußten. Der Nasenbär von BIERENS DE HAAN konnte wohl eine Kiste versetzen, kam aber erst nach längerer Übung dazu, sie unter eine hochgehängte Frucht zu schieben. Grundsätzlich das gleiche Ergebnis hatten die KELLOGGS bei diesem Versuch mit einem 10 Monate alten Kinde und einem 7 $\frac{1}{2}$ Monate alten Schimpansen. Daß erwachsene Schimpansen dieser Aufgabe gewachsen sein können, lehren KÖHLERs Versuche mit seinem Schimpansen „Sultan“.

Auf weitere Versuche mit unmittelbarer Aufgabenlösung brauche ich nicht einzugehen; es kommt auf die Frage nach den psychischen Inhalten an, die die Ursache der Erfolgsbedingtheit des Verhaltens sind. Mit dem Begriff der Einsicht sind sie nicht gegeben; PERKINS wie auch LASHLEY brauchen ihn zur Kennzeichnung des Wählens nach Verhältnissen. CLAPARÈDE meint, daß Einsicht „fait figure d'une explication toute verbale“. Meine Umschreibung der Einsicht als die Fähigkeit, die unmittelbar erfolbringendes Verhalten ermöglicht, hält BIERENS DE HAAN (2) für zu eng.

Inzwischen sind durch KELLOGG sowie durch GUILLAUME und MEYERSON neue Ergebnisse bekanntgeworden, die weitere Analyse ermöglichen. Es könnte sein, daß in der Psyche eines Affen vor einer neuen Aufgabe ein neuer, das Verhalten betreffender Inhalt entsteht; ihm fällt also eine Handlungsmöglichkeit ein, er erfindet sie. Das Erfinden hält BÜHLER für „die spezifische Leistung des Intellektes“.

Die andere Möglichkeit ist nun die, daß ein schon vorhandener Gedächtnisinhalt in neuer Weise angewandt wird. Eine einfache Anpassung des Verhaltens an wesensverwandte Umstände muß dabei ausgeschlossen sein. Die Ratte, die am Hebelkasten von McDOUGALL einen Riegel zu bewegen gelernt hatte, beherrschte danach auch andere Riegel, eine Leistung, die nicht hierher gehört¹. Die erregende Wirkung des bekannten Gebildes kann zu erlerntem Verhalten eine

¹ Der Versuch beweist, daß die Ratte nicht maschinenhaft, sondern mit Verständnis handelt. Er zeigt aber nicht, welche psychischen Inhalte dabei im Spiele sind.

rückbedingte Beziehung haben. Das ist aber bei den Schimpansen KÖHLERS, die mit Strohhalmen nach Ameisen angelten, nicht der Fall. Möglich ist aber, daß das neue Ziel die Erinnerung an das bekannte Verhalten mit Stöcken wachgerufen hat.

W. N. und N. A. KELLOGG unterscheiden das Lernen vom „intelligent behavior“, welches letzteres mit unmittelbarer Aufgabenlösung übereinstimmt. Auf eine Analyse gehen sie nicht ein. Ihre Versuchsergebnisse beweisen aber, daß der junge Schimpanse weder den Kisten- noch den Umwegversuch unmittelbar beherrscht. Er hat das erfolgreiche Verhalten erst nach und nach gefunden¹.

Beim Versuch mit hochgehängtem Ziel und darunterzuschiebendem Stuhl war der Affe 14½, das gleichzeitig geprüfte Kind 17 Monate alt. Beide haben erst nach einigem Hin und Her gelernt, den Stuhl an die günstigste Stelle unter das Ziel zu schieben. Als das „Werkzeug“ dann an anderer Stelle des Zimmers stand, erwies sich das Verhalten als rückbedingt, besonders beim Kind, das den Stuhl in deutlicher Wiederholung früherer Bewegungsformen nicht zielgerichtet durchs Zimmer schob.

Sie waren damit dem erwachsenen Nasenbär von BIERENS DE HAAN (2) unterlegen. Dieses Tier „wußte von drei verschiedenen Stellen aus durch Schieben und Kanten die Kiste unter das Brot zu bringen“ (S. 202). Allerdings erst, nachdem das zielgerichtete Verhalten erlernt war.

Der Vergleich der Bestleistung erwachsener Schimpansen mit der des Nasenbären zeigt, daß bei jenen die unmittelbare Aufgabenlösung vorkommen kann, bei diesen aber nicht; es sei denn, daß sie sich als rückbedingt erklären ließe. Der Versuch der KELLOGGs zwingt nun damit zu rechnen, daß die fragliche Verhaltensweise irgendwo erlernt ist. Also ist die unmittelbare Aufgabenlösung als zielbedingtes Anwenden eines bekannten Verhaltens zu erklären. Im Gegensatz zu den übrigen Säugetieren tut ein Affe das, was Erfolg bringen wird; er entscheidet sich nach dem bevorstehenden Ergebnis. Darum sei hier im Gegensatz zum rückbedingten von *vorbedingtem Verhalten* gesprochen.

Die Frage ist nun, warum ein Affe sein Verhalten unmittelbar auf ein bevorstehendes Ergebnis bezieht? Möglich ist, daß dem

¹ Anmerkung bei der Korrektur. Die groß angelegte Untersuchung von YERKES: „Modes of behavioral adaptation in chimpanzee to multiple choice problems“ [Comp. Psychol. Monogr. 10, Nr 1, Serial Nr. 47 (1934)] habe ich erst nach Abschluß meiner Niederschrift erhalten. Nur ein einziger Satz daraus sei hier angeführt: „Learning, as biological process, does not necessarily involve discovery“ (S. 107). Auf die Sonderfrage nach dem Erfassen von Beziehungen in verschiedenen Wahrnehmungsgestalten bin ich in meinem Vergleich des Verhaltens der Wirbeltiere nicht eingegangen, um das wichtigere Problem der Beziehung zwischen dem Wahrgenommenen überhaupt und dem erlernten Handeln ausführlicher erörtern zu können.

Hund vor einem Ziel irgendein bekanntes Verhalten einfällt, ohne daß er sich an dessen besonderen Erfolg erinnert. Dann würde das Ziel und das Verhalten einen unmittelbar ekphorierbaren Gedächtnisinhalt bilden, nicht aber die Beziehung zwischen beiden. Letztere könnte es bei Affen geben.

Eine andere Erklärungsmöglichkeit wäre die, daß der Affe das Verhalten, das ihm einfällt, innerlich probiert. Zu letzterem wäre demnach ein Hund nicht imstande. Im Denken der Menschen besteht ein solcher Unterschied. Denn es können uns Verhaltensweisen einfallen, deren Erfolgsaussicht danach noch überlegt oder in der Vorstellung probiert werden muß.

Was bei den Tieren zutrifft, entzieht sich dem Urteil. Das Versuchsergebnis ist aber gesichert. *Affen können ihre Erfahrungen vorbedingt anwenden, während die übrigen Säugetiere die ihrigen nur rückbedingt einzusetzen vermögen*¹.

Vorbedingtes Handeln ergibt gute Erfolgsaussicht, so daß die Lösung einer Aufgabe nicht selten plötzlich da ist. An sich ist das aber kein Beweis für die Vorbedingtheit. „Die Plötzlichkeit, auch die Direktheit der Lösung ist kein Kriterium für Verständnis einer Situation“ (BIERENS DE HAAN). Auch rückbedingtes Handeln kann jäh in einem Zuge durchgeführt werden. Verständnis schließt die Rückbedingtheit nicht aus. Also darf unter keinen Umständen ein Hund oder ein Waschbär hinsichtlich seines Verstehens beim Bilden und Anwenden von Erfahrungen als den Affen unterlegen gelten. Die Sonderstellung und die ursächliche Verschiedenheit des vorbedingten Verhaltens gegenüber dem rückbedingten wird von diesen Überlegungen aber nicht betroffen, auch dann nicht, wenn es selten ist.

Eine Handlung hat oft *mehrere Folgen*, von denen Affen gewöhnlich nur eine erwarten. Manchmal werden sie beim Kanteln von Kisten durch das dabei entstehende Geräusch erschreckt. Ebenso scheinen sie vom Einstürzen eines Kistenbaues überrascht zu werden.

Die Folgerung, daß Tiere die Statik nicht beachten, wie man es auch vom Verwenden der Strohhalme als „Stockersatz“ behaupten kann, geht zu weit. Zum richtigen Urteil über die Leistungen eines Affen gehört Kenntnis dessen, was er von der Zukunft überhaupt zu erwarten vermag (worauf er also sein Handeln beziehen könnte) und was er vernachlässigt.

¹ Erklärt ist das Verhalten durch solche Ergebnisse der Analyse selbstverständlich nur insofern, als wirkende Einzelvorgänge abgegrenzt sind. Über die sich aus ihnen ergebende Synthese ist nichts gesagt. Die vorbedingte Beziehung zwischen Ziel und Handeln kommt nicht durch Zusammenhängen von Vorgängen zustande. Wahrscheinlich ergibt sich vorbedingtes Verhalten aus einer Ganzheit, zu der Ziel, Bewegungsform und als ihnen gleichwertiges Glied der Vorgang gehört, der die Beziehung zwischen ihnen herstellt.

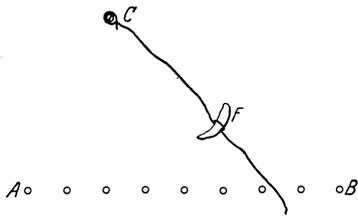


Abb. 5. Schema des Bindfadenversuches nach GUILLAUME und MEYERSON. Die schrägliegende Schnur ist gegenüber dem Gitter A B bei C festgebunden. Sie muß vom Affen so weit nach links gebracht werden, daß die Frucht F (verhältnismäßig zu groß gezeichnet) näher zum Gitter und in Reichweite kommt.

In dieser Hinsicht sind die Versuche von GUILLAUME und MEYERSON mit Schnur und Hilfsschnur wichtig. Sie haben eine Reihe von Affen mit einer schrägliegenden Schnur (Abb. 5) geprüft, die so weit zur Seite gezogen werden mußte, daß die Frucht in Reichweite kam. Bei einigen Versuchen mußte die Schnur auch senkrecht bewegt werden. Die Ergebnisse teile ich zusammengefaßt in einer Tabelle mit.

Ergebnisse von GUILLAUME und MEYERSON bei Versuchen mit einfacher Schnur

Pavian	<i>Cercocebus</i>	<i>Cercopithecus</i>	Gibbon	Orang	7 Schimpansen						
					1	2	3	4	5	6	7
—	?	+	—	?	+	+	+	+	+	+	—
—	?			+							
+	+										

Ein — bedeutet Fehlschlag, ein + Erreichen des Zieles. Durch ein Fragezeichen sind zweifelhafte Ergebnisse vermerkt.

Durchaus versagt hat außer einem Schimpansen, der sich vor Fäden zu fürchten schien, nur der Gibbon.

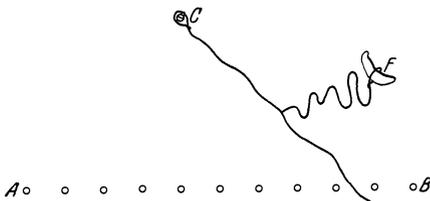


Abb. 6. Schema der Versuchsanordnung mit Schnur und Hilfsschnur (nach GUILLAUME und MEYERSON). Die bei C festgebundene Schnur muß so weit nach links gebracht werden, daß die Hilfsschnur in Reichweite kommt. An ihr kann die Frucht F durch die Gitterstäbe A B herangezogen werden.

Anders ist es aber bei der Verwendung einer Hilfsschnur (Abb. 6). Bei diesen Versuchen hat sich ein deutlicher Unterschied zwischen den Menschenaffen und den übrigen Primaten herausgestellt, wie die nachstehende Tabelle zeigt.

Ergebnisse von GUILLAUME und MEYERSON bei Versuchen mit Schnur und Hilfsschnur

<i>Chrysogaster</i>	Mandrill	Pavian	<i>Ateles</i>	2 Mangaben, 2 <i>Cercopithecus</i>	Gorilla	3 Schimpansen			Orang
						1	2	3	
—	—	—	?	—	+	+	+	+	
+	—	—	?	—		—			
—		—	?	—					
—		—							

Beim Ziehen an einer Hilfsschnur wird zunächst nur diese bewegt und die am Ziel befestigte Schnur dadurch gestrafft. Erst jetzt

kann sich das Lockmittel bei weiterem Hantieren an den Fäden bewegen. Das warten die niederen Affen nicht ab. Sie geben auf, sobald sie bemerken, daß ihre Bemühungen keine unmittelbare Bewegung der Frucht zur Folge haben. Also reicht ihre Vorwegnahme zukünftiger Ereignisse nicht über das Ergebnis *einer* Handlung hinaus. Die Menschenaffen wissen aber auch eine Kette von Handlungen aneinanderzureihen.

Außerordentlich wichtig wäre es zu erfahren, warum der Gibbon so wenig leistet. Von seinem Versagen berichten alle Untersucher durchaus übereinstimmend. Mit den Anthropomorphen ist er nicht direkt verwandt, sondern hat sich „vielmehr als Parallelfarm aus niederen Affen entwickelt“ (MAX WEBER). Ob die morphologischen und physiologischen Unterschiede in den parallelen Entwicklungszweigen die psychische Verschiedenheit verständlich machen, ist eine zukünftigen Untersuchungen vorbehaltene Frage.

Wir alle wissen, daß das Denken der Menschen beim Abschätzen des Ergebnisses längerer Tätigkeitsreihen schließlich auch verschwimmen kann. Offensichtlich haben wir es mit einem steigenden Anteil der Zukunft beim Entscheiden über Handlungen zu tun. Bei niederen Affen betrifft er nur eine Handlung, bei Menschenaffen einige (nur beim Kistenbau und verwickeltem Stockgebrauch sind mehr als drei nachgewiesen) und schließlich bei Menschen eine Vielheit von Handlungen, die nicht in Zahlen zu umschreiben ist.

Irrtümer eines Affen schließen vorbedingtes Handeln nicht aus. Ich habe einen gesehen, der einen Stuhl, auf dem ein zum Spielen begehrtter Hammer lag, an den Käfig gezogen hat. Das gelang aber nicht, weil ein Holzklötz auf dem Boden lag, den das Tier wohl hätte beachten können. Aus der Enge der von den Affen berücksichtigten Zukunft erklären sich ihre „guten Fehler“¹.

Bis jetzt ist nur vom Verhalten der Affen gegenüber Zielen innerhalb des Sinnesbereiches die Rede gewesen. Zur Untersuchung standen die Wege oder die Mittel, durch die etwas erreicht wurde. Bei der Untersuchung der Ziele selbst mit verborgenen Lockmitteln hat sich eine auffallende Unterlegenheit der platyrrhinen Affen unter den catarrhinen herausgestellt. Der beste *Cebus* von MASLOW und HARLOW hat bei aufgeschobener Reaktion nach nur 15 Sekunden noch richtig gewählt. Die Altweltaffen leisteten Entsprechendes nach 1 Stunde Aufschub. Aus diesen und früheren Ergebnissen stelle ich

¹ BIERENS DE HAAN (1) berichtet, daß sein *Cebus* eine Stange unter der hochgehängten Frucht aufgerichtet habe, um schnell hinaufzuklettern. Vielleicht hatte der Affe nicht „bedacht“, daß sie umfallen würde. Gleich darauf lehnte er sie an die Wand und stieg hoch. Jetzt hatte er aber den zu großen Abstand vom Ziel nicht berücksichtigt. Es ist, als ob immer nur eines der bevorstehenden Ereignisse oder Ergebnisse das Verhalten des Tieres bestimme.

im Anschluß an die von HARLOW (1) umschriebenen Affengruppen folgende Übersicht ihrer Leistungen bei Versuchen mit einfacher aufgeschobener Reaktion zusammen:

1. *Lemuroidea*: 5 Sekunden.
2. *Platyrrhina*: 15 Sekunden.
3. *Hylobatidae*: 15 Sekunden.
4. *Catarrhina*: 60 Sekunden und mehr.
5. Anthropomorphae: 120 Sekunden und mehr.

Nun steht nach BIERENS DE HAAN (1) der *Cebus* in der Fähigkeit zum Bauen dem Menschenaffen grundsätzlich nicht nach. Schon der erste Versuch mit einer Kiste zeigte ein Bestreben des Tieres, sie unter das Ziel zu schieben, was allerdings erst nach einigem Lernen zuverlässig ausgeführt wurde. Daran, daß der Affe versucht hat, vorbedingt sein Handeln auf den Erfolg zu richten, kann kein Zweifel sein.

Bei den weiteren Bauversuchen mit dem *Cebus* wurde vor seinen Augen eine Büchse in einen Nebenraum getragen. Als er sie nun vermißte und mit den nun vorhandenen Kisten nicht bis zum Ziel gelangen konnte, beschäftigte er sich einen Augenblick anderweitig. Dann ging er zum Bau und plötzlich in den Nebenraum. Hier spielte er aber mit der Büchse und schien seine Arbeit vergessen zu haben.

Da hier kein Wählen zwischen zwei Verstecken vorliegt, ist nicht unbedingt bewiesen, daß die Erinnerung an die Büchse das Tier zum Aufsuchen des Nebenraumes veranlaßt hat. Und der Wert des Versuches wäre größer, wenn im Nebenraum zwei dem Tier gleich gut bekannte Gegenstände lägen, von denen nur einer zum Bauen verwendbar sein dürfte. Als Erfahrungen rückbedingtes Verhalten ermöglichten, hat der Affe beim zweiten Versuch die Büchse in einem Zuge zum Bau geholt.

Im Gegensatz zum *Cebus* hat der Schimpanse „Sultan“ von W. KÖHLERS Versuchstieren eine verborgene Kiste sogleich nach ihrem Auftauchen in der Erinnerung auch zum Bauen herangeschleppt.

Die Verschiedenheit der Leistungen der beiden Affenarten bei „aufgeschobener Reaktion“ macht den Unterschied im Verhalten gegenüber dem verborgenen Gegenstand ohne weiteres verständlich. Die Ergebnisse der Einsichtsprüfung und der Gedächtnisuntersuchung gehören beide zum Urteil über den Leistungsgrad einer Tiergruppe.

Die Überlegenheit der niederen Affen gegenüber den übrigen Säugetieren betrifft das Handeln, und zwar seine Vorbedingtheit, nicht die Ziele. Also haben wir wieder wie schon tiefer in der Wirbeltiergruppe Entwicklungsfortschritte getrennt nach jenen beiden. Und wieder ist der das Handeln betreffende der stammesgeschichtlich ältere Fortschritt. Die Bedeutung des Zieles wird erst nach weiterer Entwicklung größer.

Bei Zielen im Sinnesbereich ist das Verhalten der nicht anthropomorphen Affen vorbedingt.

Das Verhalten der Menschenaffen kann auch bei Zielen, die nur in der Erinnerung gegeben sind, vorbedingt sein.

Nicht das Behalten eines Zieles noch das Erlernen einer verwickelten Bewegung ist die höchste in der Tierwelt vorkommende Leistung. Es ist vielmehr das unmittelbar zielgemäße Einsetzen einer bekannten Verhaltensform.

VI. Zusammenfassung.

Der Fortschritt in der psychischen Entwicklung der Wirbeltiere betrifft das Behalten von Erregtheiten und Wahrnehmungen, das Erlernen von Bewegungen und deren rückbedingtes oder vorbedingtes Anwenden. Bei rückbedingtem Verhalten wird von der Tätigkeit derselbe Erfolg wie in der Vergangenheit erwartet. Als vorbedingt ist hier das Anwenden eines Verhaltens gekennzeichnet, das um eines bei ihm noch nicht erlebten Erfolges willen ausgeführt wird.

Danach geordnet lassen sich die Ergebnisse der Verhaltensforschung mit Wirbeltieren wie folgt zusammenstellen:

Tiergruppe	Gedächtnisinhalte, also Erinnerung an			Einsetzung der erinnerten Bewegung		
	Erregtheiten	Bewegungen	Wahrnehmungen	nicht zielbezogen	zielbezogen	
					rückbedingt	vorbedingt
Fische	+	—	—	—	—	—
Reptilien	+	+	—	+	—	—
Carnivore Mammalia	+	+	—	+	+	—
Herbivore Mammalia	+	+	+	+	+	—
Affen	+	+	+	+	+	+

Literatur.

- BARD, PH.: The neuro-humoral basis of emotional reactions. MURCHINSON: The Foundations of Experimental Psychology. Worcester 1929.
- BENIUC, M.: Bedeutungswechsel der Dinge in der Umwelt des Kampffisches *Betta splendens* REGAN. Z. vergl. Physiol. **18**, 437—458 (1933).
- BIERENS DE HAAN, J. A.: (1) Werkzeuggebrauch und Werkzeugherstellung bei einem niederen Affen. Z. vergl. Physiol. **13**, 639—695 (1931).
- (2) Über die Verwendung der Kiste als Schemel bei einigen Procyoniden. Z. Psychol. **131**, 193—215 (1934).
- BLEULER, E.: Mnemismus, Psychoide. Schweiz. Arch. Neur. **33**, 177—197 (1934).
- BÜHLER, K.: Die geistige Entwicklung des Kindes. Jena 1931.
- CANNON, W. B.: (1) Bodily changes in pain, hunger, fear and rage. New York 1920.
- (2) The JAMES-LANGE theory of emotions. Amer. J. Psychol. **39**, 106 bis 124 (1927).

- CHURCHILL, E. P.: The learning of a maze by goldfish. *J. animal. behavior* **6**, 247—255 (1916).
- CLAPARÈDE, E.: La Genèse de l'Hypothèse. *Arch. de Psychol.* **24**, 1—154 (1934).
- DASHIELL, J. F.: Direction orientation in maze running by the white rat. *Comp. Psychol. monogr.* **7**, Nr 2 (1930).
- DORCUS, R. M. and W. GRAY: The rôle of kinaesthesia in retention by rats. *J. comp. Psychol.* **13**, 447—451 (1932).
- FISCHEL, W.: (1) Weitere Untersuchung der Ziele der tierischen Handlung. *Z. vergl. Physiol.* **11**, 523—548 (1930).
- (2) Methoden zur psychologischen Untersuchung der Wirbeltiere. *ABDERHALDENs Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden, Abt. VI, Teil D, S. 233—338.* 1932.
- (3) Das Verhalten von Hunden bei doppelter Zielsetzung und doppelter Handlungsmöglichkeit. *Z. vergl. Physiol.* **19**, 170—182 (1933).
- (4) Über bewahrende und wirkende Gedächtnisleistung. *Biol. Zbl.* **53**, 449—472 (1933).
- (5) Gedächtnisversuche mit Schildkröten. *Zool. Anz.* **107**, 49—61 (1934).
- FROHN: Untersuchungen über das Denken. *Arch. f. Psychol.* **55**, 495—523 (1926).
- GEMELLI, A.: Über das Entstehen von Gestalten. *Arch. f. Psychol.* **65**, 207 bis 268 (1928).
- GUILLAUME, P. et I. MEYERSON: L'usage de l'instrument chez les singes. L'intermédiaire lié à l'objet. *J. de Psychol.* **28**, 481—555 (1931).
- HARLOW, H. F.: Comparative behavior of primates. III. Complicated delayed reaction tests on primates. *J. comp. Psychol.* **14**, 241—253 (1932).
- HARLOW, UEHLING and MASLOW: Comparative behavior of primates. I. Delayed reaction tests on primates from the lemur to the orang-utan. *J. comp. Psychol.* **13**, 313—344 (1932).
- HERTER, K.: (1) Dressurversuche an Fischen. *Z. vergl. Physiol.* **10**, 688—711 (1929).
- (2) Dressurversuche mit Igel. *Z. vergl. Physiol.* **18**, 482—515 (1933).
- HONZIK, C. H.: Cerebral control in the maze learning of rats. *J. comp. Psychol.* **15**, 95—133 (1933).
- HUNTER, W. S.: The delayed reaction in animals and children. *Behavior Monogr.* **2**, Nr 1, Serial Nr 6 (1913).
- JANET, P.: *Der Geisteszustand der Hysterischen.* Leipzig u. Wien 1894.
- JANZEN, W.: Untersuchungen über Großhirnfunktionen des Goldfisches. *Zool. Jb., Physiol.* **52**, 591—628 (1933).
- KAPPERS, C. U. A.: *Die vergleichende Anatomie des Nervensystems der Wirbeltiere und des Menschen.* Harlem 1921.
- KATZ, D. u. R. KATZ: Psychologische Untersuchungen über Hunger und Appetit. *Arch. f. Psychol.* **65**, 269—320 (1928).
- KELLOGG, W. N.: *The ape and the child.* New York 1933.
- KRETSCHMER, E.: *Körperbau und Charakter.* Berlin 1926.
- LASHLEY, K. S.: (1) *Brain mechanism and intelligence.* Univ. Chicago Press 1929.
- (2) Basic neural mechanisms in behavior. *Psychologic. Rev.* **37**, 1—24 (1930).
- (3) Mass action in cerebral function. *Science (N. Y.)* **73**, 245—254 (1931).
- MCDUGALL, W.: (1) *An outline of psychology.* London 1923.
- (2) Notes on instinct and intelligence in rats and cats. *J. comp. Psychol.* **7**, 145—175 (1927).
- (3) Insight and foresight in various animals: monkey, raccoon, rat and wasp. *J. comp. Psychol.* **11**, 237—274 (1931).

- MANGOLD, O.: Versuche zur Analyse des chemischen Sinnes des Regenwurmes. Forschgn u. Fortschr. **7**, 411 (1931).
- MASLOW, A. H.: Comparative behavior of primates. VI. Food preferences of primates. J. comp. Psychol. **16**, 187—198 (1933).
- MASLOW and HARLOW: Comparative behavior of primates. II. Delayed reaction tests on primates at Bronx Park Zoo. J. comp. Psychol. **14**, 97—107 (1932).
- MATTHES, E.: Geruchsdressuren an Meerschweinchen. Z. vergl. Physiol. **16**, 767—788 (1932).
- MONAKOW u. MOURGUE. Biologische Einführung in das Studium der Neurologie und Psychopathologie. Stuttgart u. Leipzig 1930.
- MORGAN, CH.: Instinkt und Erfahrung. Berlin 1913.
- MOST, K.: Leitfaden für die Abrichtung der Polizei- und Sanitätshunde auf wissenschaftlicher Grundlage. Berlin 1917.
- NELLMAN u. TRENDELENBURG: Ein Beitrag zur Intelligenzprüfung niederer Affen. Z. vergl. Physiol. **4**, 142—200 (1926).
- NOLTE, W.: Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lokalisation des Assoziationsvermögens im Fischgehirn. Z. vergl. Physiol. **18**, 255 bis 280 (1933).
- PACHE, J.: Formensehen bei Fröschen. Z. vergl. Physiol. **17**, 423—463 (1932).
- PERKINS, F. TH.: A further study of configurational learning in the goldfish. J. of exper. Psychol. **14**, 508—538 (1931).
- RUCH, F.: Goal direction orientation, generalized turning habit and goal gradient as factors in maze learning in the rat. J. comp. Psychol. **17**, 225—233 (1934).
- RUSSEL, E. S.: Detour experiments with sticklebacks. J. of exper. Biol. **8**, 393—410 (1931).
- SCHMID, B.: (1) Vorläufiges Versuchsergebnis über das hundliche Orientierungsproblem. Z. Hundeforsch. **2**, 1—26 (1932).
— (2) Wie weit sieht der Hund, und auf welche Entfernung erkennt er seinen Herrn. Z. Hundeforsch. **3**, 209—237 (1933).
- SEARS, R. R.: Effect of optic lobe ablation on the visuomotor behavior of goldfish. J. comp. Psychol. **17**, 233—267 (1934).
- SZÉKELY, L.: Prinzipielles zu der Frage, ob die Tiere menschliche Wörter „verstehen“ können. Kritische Bemerkungen zu der Arbeit von E. G. SARRIS. Z. Psychol. **126**, 376—384 (1932).
- THORNDIKE: Animal intelligence. New York 1911.
- TINKLEPAUGH, O.: An experimental study of representative factors in monkeys. J. comp. Psychol. **8**, 197—236 (1928).
- UEXKÜLL u. KRISZAT: Streifzüge durch die Umwelten von Menschen und Tieren. Berlin 1934.
- WAGNER, H.: Über den Farbensinn der Eidechsen. Z. vergl. Physiol. **18**, 378—392 (1933).
- WARDEN and WARNER: The sensory capacities and intelligence of dogs. Quart. Rev. Biol. **3**, 1—28 (1928).
- WATSON, J. B.: Behavior, an introduction to comparative psychology. New York 1914.
- WOJTUSIAK, R. J.: Über den Farbensinn der Schildkröten. Z. vergl. Physiol. **18**, 393—435 (1933).
- YOUNG, P. TH.: Relative food preferences of the white rat. 2. J. comp. Psychol. **15**, 149—167 (1933).

Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls.

Von LORE MARX, Kopenhagen.

Mit 12 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	245
II. Systematik	245
III. Entwicklungsstadien	246
a) Metamorphose und Neotenie	246
1. Dotterstadium	247
2. Larvenstadium im strengen Sinne	248
3. Prämetamorphisches Stadium	250
4. Metamorphisches Stadium	253
b) Transplantate	258
c) Weitere Entwicklung	258
d) Farbwechsel	262
IV. Einflüsse von Anlage und Umwelt	265
a) <i>Ambystoma tigrinum</i> (Ostrasse). Freiwillige Metamorphose	265
1. Lebensweise, Jahreszeit	265
2. Nahrungsaufnahme	267
3. Luftatmung	269
4. Variationen	271
b) <i>Ambystoma tigrinum</i> (Westrasse). Schwache Neotenie	272
c) <i>Ambystoma mexicanum</i> . Ausgeprägte Neotenie	273
V. Experimentelle Eingriffe in den Hormonhaushalt	280
a) Zufuhr von Schilddrüse	280
1. Verlauf der Metamorphose	280
2. Semiambystoma	284
3. Verhalten der einzelnen Organe	286
4. Stoffwechselwirkung und Schädigung	288
5. Metamorphosewirkung verschiedener Substanzen	289
6. Funktion der larvalen Schilddrüse	296
b) Zufuhr von Hypophyse	299
c) Exstirpation der Schilddrüse	301
d) Exstirpation der Hypophyse	302
1. Kaulquappen	302
2. Urodelenlarven	303
a) Folgen der Operation	303
β) Ansätze zur Metamorphose	304
γ) Metamorphose	305
3. Vollmolche	306
4. Wasserhaushalt	307
5. Substitution	308
6. Zusätze	309

	Seite
e) Histologie der Schilddrüse	310
1. In verschiedenen Lebensaltern	310
2. Bei neotenen Tieren	315
3. Unter experimentellen Bedingungen	318
f) Funktion und Histologie der Hypophyse	320
g) Thymus	321
Literatur	324

I. Einleitung.

Es erregte großes Aufsehen, als es Frl. v. CHAUVIN (1876) glückte, die Verwandlung von Axolotln zu erzwingen. Tieferen Einblick über den Weg, auf dem diese Veränderung des Organismus zustande kommt, brachten erst viel spätere Erfahrungen über die Abhängigkeit der Froschmetamorphose von inkretorischen Organen. 1912 löste F. GUDERNATSCH durch Verfütterung von Schilddrüse an Kaulquappen vorzeitig die Metamorphose aus, 1914 unterdrückte L. ADLER einer Anregung von R. GOLDSCHMIDT folgend die Metamorphose durch Hypophysenexstirpation. Schon 1913 wiesen BABÁK und LAUFBERGER nach, daß die Schilddrüse auch beim Axolotl Metamorphosewirkung hat. Damit war eine lange Reihe von Hormonversuchen an Amphibien eröffnet. Unter den Urodelen bildet der Axolotl seiner Neotenie wegen das beliebteste Objekt. Diese Versuche haben eine Fülle von Ergebnissen zutage gefördert und unsere Kenntnisse über die Wirkungsweise von Hormonen zu einem guten Teil begründet. Während aber vieles von den gewonnenen Erfahrungen rasch Allgemeingut geworden ist, wenn auch manchmal in einer verzerrten und sensationellen Aufmachung, sind manche in Fachzeitschriften zerstreute Mitteilungen über einen Kreis von Spezialisten wenig hinausgedrungen.

Wenn hier versucht wird, einige Bedingungen für die Metamorphose des mexikanischen Axolotls aufzuzeigen, soweit sie sich nach den bis heute vorliegenden Befunden übersehen lassen, so soll diese Zusammenstellung einerseits demjenigen die Arbeit erleichtern, der den Axolotl oder andere Schwanzlurche als Testtier verwenden will. Der Gegenstand ist aber auch an sich reizvoll genug, um sich mit ihm zu beschäftigen. Manche Fragen, vor allem die Schilddrüsenwirkung, sind eingehend durchforscht und über die Abhängigkeit der Pigmentierung von Hormonen und Außenbedingungen besteht eine umfangreiche Literatur. Untersuchungen über lebenswichtige Vorgänge wie die Atmung oder die Arbeitsteilung zwischen Haut, Nieren und Kiemen beim Wasser- und Salzaustausch sind noch lückenhaft.

II. Systematik.

An den ersten von A. v. HUMBOLDT und (nach SWINGLE 1922a) 1863 von Marschall FOREY aus Mexiko in Europa eingeführten Axolotln fiel HUMBOLDT und CUVIER die große Ähnlichkeit mit Larven von Lungenmolchen auf.

Da die Axolotl sich aber in diesem larvenartigen Zustand fortpflanzen und ihre Landform nicht bekannt war, mußte CUVIER sie dennoch als *Siredon pisciformis* unter die perennibranchiaten Formen einreihen. Erst als sich 1865 unter der im Jardin des plantes gezogenen Brut 4 Tiere verwandelten, wurde ihre systematische Stellung klar. Es sind Angehörige der amerikanischen Art *Ambystoma tigrinum*, deren Entwicklung aber gewöhnlich schon auf der kiementragenden Stufe zum Stillstand kommt. Die Landform ist schwarz-gelb gezeichnet wie unsere Feuersalamander, denen sie anatomisch sehr nahesteht.

E. R. DUNN vereint die Familien der Salamandriden und Ambystomiden mit den lungenlosen Plethodontiden in der Unterordnung der *Salamandroidea*. Wie schon KINGSBURY und REED richtet er sich bei der Klassifizierung hauptsächlich nach dem schalleitenden Apparat. Dieser besteht bei *Salamandra* und *Ambystoma* aus einer mit dem Perioticum verwachsenen Columella (Homologon des Dorsalteils des Hyomandibulare und Steigbügelstiels), die mit dem innerhalb des ovalen Fensters gelegenen Operculum genannten Knochen keine Verbindung hat. Im Gegensatz zu den Salamandriden zugehörigen Tritonen ist ein Stylus vorhanden, von dem das Aufhängeband des Zungenbeins entspringt. Salamandriden wie Ambystomiden besitzen an den Vorderfüßen 4, an den Hinterfüßen 5 Zehen (Variationen kommen vor). Unterschiede zwischen Salamandriden und Ambystomen: Wirbel der Salamandriden opisthocöl, der Ambystomen amphicöl; bleibende Gaumenzähne von *Salamandra* in zwei S-förmigen, nach hinten leicht divergierenden Reihen, auf der Innenseite von zwei Fortsätzen der Gaumenbeine, bei Ambystomen (Querzahnmolchen) in einer geraden Querreihe, evtl. mit kleiner Lücke in der Mitte, oder in zwei nach vorn konkaven Bögen, die einen stumpfen Winkel einschließen, am hinteren Rand der Pflugscharbeine. Die äußerste Zahngruppe kann den Zusammenhang mit der Reihe verlieren (BREHM, III. Aufl., Bd. 7, S. 778). Larvale Gaumenzähne bei Salamandriden und Ambystomen auf einem zum Oberkiefer parallelen Bogen, der sich bis zum Außenrand der inneren Nasenöffnung erstreckt (BREHM), bei *Ambystoma* (POWERS) durch eine mittlere und zwei seitliche Einschnürungen auf der Höhe der inneren Nasenöffnungen in vier Gruppen geteilt.

III. Entwicklungsstadien.

a) Metamorphose und Neotenie.

Die Metamorphose bedeutet für geschwänzte Amphibien keine so tiefgreifende Umwälzung wie für Anuren, wo nicht nur Kopf und Rumpf erst zu diesem Zeitpunkt eine neue Form annehmen, die Gliedmaßen erstarken und der Schwanz schrumpft, sondern auch die Vorniere von der Urnieren abgelöst wird und die Umbildung des Mauls und Darmverkürzung zusammen mit dem Auftreten des vorwiegend optisch ausgelösten Schnappreflexes den Übergang von der Detritusnahrung zu einer räuberischen Lebensweise zur Folge hat. Wenn auch einzelne Individuen in der Entwicklung zurückbleiben und bei manchen Arten eine lange Larvenperiode die Regel ist — beim Ochsenfrosch 2 Jahre — so vermögen die Tiere doch nicht, sich im Kaulquappenzustand fortzupflanzen. Immerhin kann die Spermatogenese beim Ochsenfrosch (SWINGLE 1923) schon kurz vor der Verwandlung in Gang kommen. Bei Urodelen fällt die Metamorphose vergleichsweise in ein viel späteres Entwicklungsstadium

und sie ist weder für das Leben des Individuums noch den Bestand der Art mehr notwendig. Schon unter unseren heimischen Molchen finden sich neben extremen Formen wie dem stets neotenen, d. h. sich nicht verwandelnden und in der Larvengestalt geschlechtsreifen Olm und auf der andern Seite dem Alpensalamander, der seine Larvenperiode unter natürlichen Bedingungen im Mutterleib durchmacht und als verwandelter Molch geboren wird, auch nur gelegentlich neotene Arten wie die verschiedenen Teichmolche.

Ambystoma mexicanum bildet das Gegenstück zu unseren Teichmolchen, denn bei ihm ist Metamorphose die Ausnahme und Neotenie die Regel. Nah verwandte nordamerikanische Formen zeigen verschiedene Grade von Neotenie. Die Unterscheidung zwischen *A. mex.* und der Ost- und Westrasse von *A. tigrinum* gründet sich weniger auf die — sehr variablen — anatomischen Merkmale als auf die verschiedene Bereitschaft zur Metamorphose (biologische Rassen). (Die von BAIRD und COPE unterschiedenen zahlreichen Lokalrassen der nordamerikanischen Form hält POWERS für phänotypische Varianten.) — Ein weiterer Faktor, der neben der Rasse das Verhalten der Larven gegenüber verschiedenen Umweltbedingungen bestimmt, ist die (von Alter, Temperatur usw. abhängige) Entwicklungsstufe, die die Tiere zur Zeit der Beobachtung erreicht haben. Die meisten Autoren geben deswegen Alter oder Größe und Gewicht ihrer Versuchstiere an. Physiologisch bedeutungsvolle Ausdrücke wie „neoten“ oder „erwachsen“ werden in verschiedenem Sinn gebraucht. Hier sollen nur nahezu ausgewachsene Tiere, die das Alter der Geschlechtsreife erreicht haben, darunter verstanden werden. Jüngere Tiere werden durch die von Mrs. WILDER geprägten Bezeichnungen am schärfsten charakterisiert. Deshalb soll versucht werden, auch die Entwicklungsstufe von Axolotln durch die für die sich besonders langsam entwickelnde lungenlose *Eurycea* aufgestellten vier Larvenstadien zu unterscheiden. Dabei muß noch manche Unsicherheit in Kauf genommen werden, an welcher Stelle einzelne Befunde verschiedener Autoren nun einzureihen seien.

I. Dotterstadium.

(So UHLENHUTH und deutsche Autoren. Bei WILDER postembryonales Stadium genannt.) Die Larven haben die Eihüllen gesprengt, liegen aber, solange sie nicht gestört werden, ruhig am Boden. Sie sind etwa 1 cm lang. Rachen und Aftermembran, Kiemen und Flossen vorhanden. Ektoderm enthält viele Flimmerzellen und bereits einige Chromatophoren. Schilddrüse auf dem „Zellstrengstadium“ mit intrazellulärem Kolloid.

Für die Abhängigkeit des Volums vom Außenmedium vermag ADOLPH (1926, 1927c, *Rana catesbyana* und *pipiens*) keine allgemeine

Regel aufzustellen. Hypertonische Lösungen führen nur zu einer leichten Schrumpfung.

2. Larvenstadium im strengen Sinne.

Zu Beginn dieses Stadiums ist der Dotter fast aufgezehrt, die Larve schwimmt frei umher und ernährt sich aktiv. Ihre Hauptnahrung bilden Daphnien. Alle Tiere gleichen sich in Bau und Lebensweise. Der Körper hat annähernd Spindelform. Sein Umriss ist glatt und Kopf, Rumpf und Schwanz heben sich schlecht voneinander ab. Die Nasenlöcher stehen am vorderen Rand des Kopfes. Unterkiefer kürzer als Oberkiefer. Hautfalten an Unter- und Oberlippe rollen sich beim Schließen des Mauls ineinander und dichten es ab.

Manche Larven von *A. tig., mex.* und (UHLENHUTH 1928, auf dem 2,5-Zehenstadium) *maculosum* besitzen auf frühen Entwicklungsstadien sog. Balancers, einen zapfenartigen Vorsprung auf jeder Seite vor den Kiemen. Bei *A. punctatum* (NICHOLAS) ist das Organ gut ausgebildet und wird durch eine bindegewebige Membran gestützt.

Das *Ektoderm* besteht aus zwei Schichten. Der unteren Schicht gehören die sog. LEYDIGSchen Zellen an, sehr große, auf Hämatoxylin-Eosinschnitten helle Zellen mit groben Granula. (Aus ihrem Bau wurde vielfach auf drüsige Funktion geschlossen, die Abgabe von Sekret aber nicht einwandfrei beobachtet. Auch WILDER hält die Abgabe eines giftigen Sekrets, das die Haut vor der Ansiedlung von Parasiten schützt, für möglich.) Ihre Hauptaufgabe erblickt WILDER in der mechanischen Festigung der Haut vermöge ihres hohen Turgors. Wo die Haut dünn und biegsam ist, auf Kiemen, Flossen, Gelenken und der Innenseite der Gularfalte, fehlen bei *Eurycea* die LEYDIGSchen Zellen. Bei Salamanderlarven findet sie STEEGER auch auf Kiemen und Flossen; nur der obere Flossenrand sei beinahe frei. Bei *Triton*-Larven erhält er in den Granula Oxydasereaktion und vor der Metamorphose diffuse Dopareaktion über die ganze Zelle.

Flimmerzellen erhalten sich bis zuletzt auf den äußeren Kiemen und verursachen kleine Wirbelströme im Wasser. Im Gegensatz zu anderen Autoren findet THEIS sie auch noch am übrigen Körper, doch werden sie hier immer seltener. Nach außen schließt sich das Ektoderm durch eine dünne Cuticula (THEIS: sehr dünne eigentliche Cuticula über senkrecht gerieftem „alveolärem Ektoplasma“) ab. Den zwischen die Epithelzellen eingestreuten Schleimzellen fehlt die Cuticula. — Am Kopf und in drei Reihen an den Flanken liegen die *Seitenorgane*, Sinnesorgane zur Wahrnehmung von Wasserströmungen. Es sind Gruppen von Stützzellen und sekundären Sinneszellen, die mit dem Ramus lateralis vagi, am Kopf mit dem Facialis und Glosso-pharyngeus in Verbindung stehen.

Die Cutis besteht aus einer Lage straffer Fasern ohne Gefäße.

Die ganze Körperoberfläche beteiligt sich am Stoffaustausch. Kalzium und Magnesiumsalze (UHLENHUTH 1918d, g), Jod, Schilddrüsen und thyreotropes Hypophysenhormon (HOSKINS und HOSKINS 1920, Kaulquappen) im Aquarienwasser gelöst sind wirksam. NAQUIJIMA: Kaulquappen nehmen Peptone, Alkohol und gewisse Vitamine (Oryzamin) durch die Haut auf. PÜTTER, ROMEIS u. a., siehe GUDERNATSCH (1929): reagieren vor dem Erscheinen der Hinterbeine oft noch nicht auf hochmolekulare Schilddrüsenextrakte (vgl. S. 252). Für gewöhnlich wird Wasser aufgenommen, doch kann es in stärker hypertonischen Lösungen auch abgegeben werden. Es scheint, daß auch Salze in beiden Richtungen die Haut passieren (ADOLPH 1927 a, c). Gewicht und Volum der Kaulquappen von *R. pip.* und *cat.* sind dem osmotischen Druck des Außenmediums umgekehrt proportional. In Wasser Erholung. Konzentrierte Lösungen von Harnstoff erhöhen das Gewicht, in Konzentrationen unter 0,4 molar irreversible Abnahme.

Vorniere in Funktion. Die Osmoregulation liegt nach ADOLPH zwar wesentlich der Haut ob. Immerhin sind Kaulquappen mit angeborenen (MCCLURE, chemische Behandlung des Laichs) oder operativ gesetzten Defekten der Pronephrose (SWINGLE 1918a) ödematös.

Atmung. Neben der Haut und den äußeren Kiemen beteiligen sich Mundschleimhaut und innere Kiemen am Gaswechsel. Das Atemwasser wird durch das Flimmerepithel der kurzen Nasenhöhlen in langsamem gleichmäßigem Strome den inneren Kiemen zugeleitet und tritt durch die vier Kiemenpalten aus. Die Weite der Kiemenpalten ist durch Muskeln regulierbar. Im übrigen beteiligt sich die Muskulatur nur durch gelegentliches ruckweises Anziehen der Kiemenbögen, so daß die äußeren Kiemen eine schlagende Bewegung ausführen, an der Atmung.

Die *Augen* sind klein. Ein knorpeliger Skleralring schützt die Augäpfel und hindert sie, über ihre Umgebung vorzutreten. Die kugelförmige kleine Linse liegt mitten in der Pupille. In Ruhe (dauernd?) auf die Nähe akkommodiert. Iris blaßgelb.

Es bilden sich paarige *Extremitäten*. Anders als bei der Kaulquappe erscheinen die Vorderbeine zuerst. (WILDER bezeichnet die Anwesenheit von Gehwerkzeugen bei der freischwimmenden Larve als Anachronismus.) Bei *A. tig.* der Ostrasse (UHLENHUTH 1928c) dauert die Zehendifferenzierung halb so lange wie die sämtlichen Larvenstadien. Die Haut an den Zehen besteht bei *Eurycea* aus mindestens drei Lagen sehr flacher Zellen. Die oberste Lage wird gewechselt. LEYDIGSche Zellen fehlen. Während also die Haut auf den Kiemen im Zustand des Dotterstadiums verharret, erreicht sie an den Zehen schon im 2. Larvenstadium den erwachsenen Zustand. [Auch bei Kaulquappen (JORDAN und SPEIDEL 1923, *R. cat.*) Haut und Bindegewebe der Hinterbeine ähnlich wie beim Frosch.]

Während der Differenzierung der 4. — 8. Zehe bildet die Schilddrüse Primärfollikel. Bald danach wird sie von einem venösen Gefäßnetz versorgt. Am Ende des 2. Larvenstadiums [UHLENHUTH 1928c, *A. tig.* (Ostrasse) WILDER, KUHN beim Salamander nach der Geburt] sammelt sich Kolloid in der Schilddrüse.

Skelet rein knorpelig.

3. Prämetamorphisches Stadium.

Sein Beginn ist bei *Eurycea* durch Einsenkung einer Furche im mittleren Drittel zwischen äußerem Nasenloch und innerem Augenwinkel und einer weißlich durch die Kehlhaut schimmernden Verknochnerung am Hinterende des Basibranchiale II, dem Os thyreoideum gekennzeichnet. Die Furche im Ektoderm wird zur Nasolakrimalrinne (BORN 1877, WILDER) indem sie sich schließt und von ihrem Vorderende ein Zellstrang durch die knorpelige Nasenkapsel knapp vor und über den JAKOBSONSchen Organen, seitlichen kleinen Blindsäcken, zum Nasenepithel wächst, während ihr Hinterende eine Verbindung mit dem Augenwinkel bekommt.

Knochenbildung und schärfere Differenzierung der Muskulatur haben schärfere Modellierung der Körperoberfläche zur Folge. Die Tiere können sich bei Mangel an Daphnien auch an andere Beutetiere gewöhnen, spezialisieren sich nach POWERS aber meist wieder auf eine Art.

Haut mehrschichtig, Cuticula dicker. Die LEYDIGSchen Zellen ordnen sich in zwei Reihen an (REIS 1926). Sie sind jetzt zwei- oder mehrkernig, Kernteilung meist amitotisch. Der Zelleib kann sich nach WILDER noch teilen, nach STEEGER nicht. Die Außenlage der Haut kann flockig abgestoßen werden. Sie enthält die meisten Mitosen und bildet in der Schulter und Hüftgegend von *Eurycea* oft kleine Höcker, die WILDER für rudimentäre Schuppen hält. Ähnliche Erhabenheiten sieht STEEGER bei hypophysopriven Tritonen an Stellen, wo die LEYDIGSchen Zellen erhalten sind. Etwa in derselben Anordnung wie diese Höcker senken sich später Nester sich lebhaft teilender Zellen aus der unteren Hautschicht in die Tiefe. Sie differenzieren sich rasch zu azinösen, sekrethaltigen Drüsen. Die Anwesenheit dieser noch sehr kleinen, mehrzelligen Drüsen bezeichnet die Endphase der prämetamorphischen Periode. Von zusammengesetzten azinösen Drüsen erscheint die intermaxillare und vielleicht noch andere; internasale Drüsen funktionieren schon bei der larvalen *Eurycea*. Bei *Salamandra maculosa* bemerkt THEIS Kerngruppen, die die Anlagen der großen Giftdrüsen der Rückenmitte und Parotis darstellen, schon bei vierbeinigen Embryonen, Knospen der Schleim- und kleinen Giftdrüsen und gemischten Drüsen im „mittleren Larvenstadium“.

Atmung. Während des 3. und 4. Larvenstadiums verfügen die Tiere über dreierlei Atemmechanismen. 1. Gaswechsel durch die Körperoberfläche. Diese wird durch die Stärke des Ektoderms erschwert, doch können die äußeren Kiemen außerordentlich üppig werden und erreichen dann (POWERS) den Höhepunkt ihrer Ausbildung erst im Beginn der metamorphischen Periode, Kiemenschlag fast regelmäßig (WILDER, *Eurycea*; BABÁK 1913b, *Proteus*). Unter weniger günstigen Umständen bleiben die äußeren Kiemen nur kümmerlich erhalten und diese primitive Form der Atmung hat neben der aktiven Aufnahme von Wasser oder Luft offensichtlich nur noch geringe Bedeutung. 2. Buccopharyngealatmung. Die Nasenschleimhaut (*Eurycea*) hat keine Zilien mehr. Durch langsames Senken des Mundbodens wird Wasser in die Nase eingesogen (zur Beobachtung etwas Farb- oder Tuschesuspension vor die Schnauze gespritzt) und durch rasches Heben nach BRUNER (*Necturus* und *Ambystoma*-Larven) zu den Kiemenpalten ausgetrieben. Die Kiemen schlagen (POWERS, Larven der Ostrasse alle 20 Sekunden) beim Heben des Mundbodens kräftig nach rückwärts und abwärts. Segelklappen am Ausgang der Choanen (BRUNER 1914a, Anlage schon bei 14 mm langen Tieren erkennbar, bei 80—240 mm langen *Ambystoma*-Larven Klappen in Funktion) verhindern ein Zurückströmen des Wassers. POWERS gibt indessen an (Larven jünger als die von BRUNER beschriebenen Exemplare?), die Hauptmenge des Wassers trete wieder zu den Nasenöffnungen aus. Das durch die Kiemenpalten ausgepreßte Wasser werde nach rückwärts und abwärts unter die Vorderbeine getrieben und komme den äußeren Kiemen nicht zugute. BRUNER berichtet, das Wasser trete gelegentlich auch zwischen den Lippen aus. — GEGENBAUR (nach BRUNER) vermutet, daß die JAKOBSONSchen Organe schon bei Anuren und Urodelenlarven arbeiten. Nach SEYDELS Theorie (1895, nach BRUNER 1914b) prüfen sie nur das durch die Choanen ausströmende Wasser oder Luft, während die Nase das angesogene Medium untersuche. Solange keine nasale Expiration besteht, BRUNER: bei Monosmaten, bleiben die JAKOBSONSchen Organe daher auf einer niedrigen Entwicklungsstufe. 3. Lungenatmung. Die Larve steigt zur Wasseroberfläche empor, hebt den Mundboden rasch und 1. Aspiration, bei verschlossenen Kiemenpalten wird das Maul über dem Wasserspiegel schnell geöffnet. 2. Expiration, sogleich, oft noch während das Maul geöffnet ist, wird die Leibeswand eingezogen und die Lungen dadurch entleert. 3. Inspiration, eine peristaltisch von vorn nach hinten ziehende Welle preßt die Luft aus dem Maul in die Bronchien. Der Druck verschließt die Choanen durch die Segelfalte und die Kiemenpalten werden aktiv geschlossen gehalten. Danach werden die Bronchien durch die Glottis abgeschlossen und die überschüssige Luft kann aus dem Maul oder den Kiemenpalten entweichen. Danach wird die buccopharyn-

geale Wasseratmung wieder aufgenommen. Die Nase bleibt auch während des Luftschnappens wasserhaltig. — Bei der Ostrasse und dem mexikanischen Axolotl ist die Neigung zur Lungenatmung sehr verschieden stark. *Necturus* kommt nach BRUNER bei $13\frac{1}{3}^{\circ}$ ohne Luftatmung aus, bei etwas über 20° hole er in 1 Stunde 7—9mal Luft.

Das *Volumen* (ADOLPH 1927c, 4—10 Wochen alte, 22—800 mg schwere *A. punct.*, Metamorphose beginnt mit 13 Wochen) nimmt in über 0,1 molarer Kochsalzlösung weniger ab, als bei jungen Larven oder verwandelten Amphibien, in schwächeren Lösungen meist zu. *Ambystoma*-Larven und Kaulquappen von *R. temp.* [HIRSCHLEROWA, Schilddrüse arbeitet früh. Gewicht (ROAF, nach ADOLPH) in 0,4 molaren Salzlösungen am höchsten] verhalten sich damit gegenüber Elektrolyten schon ähnlich wie erwachsene Amphibien. Frösche (DURIG, nach ADOLPH, *R. temp.*; ADOLPH, *R. pip.*) in 0,12 molarer Lösung, *Triton cristatus* (E. OVERTON; E. L. BACKMAN und G. G. SUNDBERG, nach ADOLPH) in 0,14 molarer Lösung am schwersten. Erhöhung der Permeabilität durch organische Verbindungen (Zucker, Harnstoff) ist für die späten Larvenstadien kennzeichnend. In 0,8 molarer Rohrzuckerlösung nehmen *Ambystoma*-Larven zu, in stärkeren Lösungen (1927d) schrumpfen *Ambystoma*-Larven und alte Kaulquappen mehr als in Kochsalzlösung.

Niere. Die Vorniere (WATERMAN, nach WILDER, *Spelerpes*) wird zu Anfang der prämetamorphischen Periode rückgebildet. Gleichzeitig erscheint der MÜLLERSche Gang [DUBOIS und BEAUMONT, *Triton*; BURNS und BUYSE, *A. tig.* (Westrasse)]. Exkretion und Hämatopoëse gehen an die Urniere über. Deren Interstitium ist aktiver als die Milz, liefert aber vorwiegend weiße Blutkörperchen. Die Erythrozyten vermehren sich in Milz und strömendem Blut.

Iris gelb. Beim Feuersalamander (UHLENHUTH 1913) wird ihr Ton mit dem Alter wärmer.

Beine je nach Gebrauch sehr ungleich ausgebildet.

Skelet teilweise verknöchert. Auf die Neubildungen am Schädel kann hier nur verwiesen werden. Unter anderm wird das Kiefergelenk nach rückwärts verlagert und der Maulspalt so erweitert. Schnauze sehr breit. Unterkiefer kürzer und breiter als der Oberkiefer. Als eine vordere Zahnleiste entsteht das Maxillare (von WILDER nicht von einem Lippenknorpel, sondern einem demopalatinen Knochen abgeleitet) und bildet mit dem Vomer zusammen den harten Gaumen (sekundäre Choanen). Die dorsale Verbindung der Kiemenbögen geht verloren und durch die Umformung ihrer Knorpel und Muskulatur gewinnt der Mundboden die für die Kehlatmung nötige Beweglichkeit. Das Vorderende der Chorda weicht zurück. — Vom Hörskelet im aquatischen Stadium nur die Columella. Sie steht mit dem Squamosum in Verbindung und inseriert am ovalen Fenster.

4. Metamorphisches Stadium.

Der neotene Zustand entspricht beim Axolotl nach WILDER dem frühmetamorphischen Stadium. Die Larven erreichen es mit 6 Monaten oder wenig früher. Große azinöse Hautdrüsen ohne Ausführung. Skelet teilweise verkalkt, auch in der Form nicht völlig larval. (*Typhlomolge* steht auf derselben Stufe. *Necturus* und *Proteus* werden durch lavalen Schädel und frühmetamorphische Haut charakterisiert. Haut von *Cryptobranchus*, *Siren* und *Amphiura* verhornt; im übrigen *Amphiura* als Degenerationsform der erwachsenen, *Siren* der spätmetamorphischen Phase aufgefaßt.)

Haut. Außer Wasser fühlt sich der Körper klebrig an und die Tiere vermögen zu klettern. Vielleicht geben die azinösen Drüsen also jetzt schon durch die Haut hindurch Sekret ab. Die Azini werden von Kapillaren und Pigmentzellen umspinnen und die Zwischenräume zwischen den Drüsen von einer Schicht lockeren, gefäßreichen Gewebes erfüllt, die breiter ist als die sie unterlagernde dichte Cutiszone und als das Ektoderm. Im Ausgang des metamorphischen Stadiums ist die Hautoberfläche über jedem Drüsenazinus trichterförmig eingedellt. Die Vertiefung reicht aber nicht bis zur Drüse hinunter. Gruppen von Azini vereinigen sich zu Lippen, äußeren Nasen-, Kloaken- und (zuletzt) Zungendrüsen.

Die LEYDIGSchen Zellen gehen bei spätmetamorphischen Tieren an Zahl zurück, bei *Eurycea* am Bauch, wo auch die Drüsen rascher wachsen, früher als am Rücken. Sie liegen (*Axolotl*, REIS 1926) weniger dicht und nur noch in einer Reihe. Die Granula der degenerierenden Zellen (STEEGER, *Tr. vulgaris*) zerfallen, färben sich dunkel und treten durch pseudopodienartige Plasmafortsätze in Interzellularräume oder die Unterhaut aus. Kurz vor der Häutung schlägt die Reaktion des Plasmas um. Die völlig eingedrückten Zellen lassen sich vorübergehend nicht mehr färben und nehmen später saure Farbstoffe an.

Die Oberfläche der Haut (REIS, WINTREBERT u. a.) ist glatt und glänzend. Ihre Außenschicht schilfert bisweilen in größeren Fetzen ab. Die Cuticula wird dicker und im entscheidenden Stadium verhornt die oberste Zellreihe völlig. Die Kerne sind dann nicht mehr sichtbar, werden von THEIS aber noch gefunden. Schon während sich bei Salamanderlarven-Molchzeichnung zeigt, treten sog. Flaschenzellen auf, die später die Hornschicht an der lebenden Haut befestigen sollen. Die einzelligen Drüsen fehlen nach der Verhornung. An Stelle der weiten Krater liegen etwas über die Haut hervorragende, an ihrem Eingang gleichfalls von verhornten Zellen ausgekleidete enge Poren als Mündung der jetzt wegsamen Drüsenausführgänge. Auch die zusammengesetzten Drüsen erhalten Ausführgänge. Nachdem noch eine zweite Hautschicht abgestorben und verhornt ist, wird die

äußere in wenig großen Stücken abgestreift (Häse der Flaschenzellen nach THEIS mit abgestoßen). Die Neuromasten sinken in das Corium ein und werden zu von Hornwarzen der Epidermis bedeckten Tastflecken oder (so bei *Triton*) entfernen sich nur wenig von der Oberfläche und ihre Stütz- und Deckzellen verhornen. Die Zehen (CHAUVIN) bekommen Hornspitzen.

Die 1. Häutung von *A. mac.*, *tig.* oder *op.* (UHLENHUTH 1918f) dauert oft nur 2—5 Stunden und ist bei Temperaturen zwischen 20 und 30° immer innerhalb 24 Stunden vollendet. In kühler Umgebung beansprucht sie dagegen 1 bis mehrere Tage. Das Bevorstehen der Metamorphose läßt sich an dem Vortreten der Augäpfel, der Lidbildung, Abrundung der Schwanzspitze, oft auch an der beginnenden Flossen und Kiemenreduktion erkennen. Doch können sich diese Veränderungen mit Ausnahme der Augenlider wieder zurückbilden. Die Schnauze spitzt sich zu und GRANT (1931b) nennt ferner bei *A. jeffersonianum* das Stumpfwerden der Finger und eine der Atrophie vorausgehende milchige Trübung der Flossen. Die Häutung tritt bei *A. jeff.* 1—3, bei *A. op.* 1—2 Tage nach diesen Zeichen ein. Zugleich nehmen die LEYDIGSchen Zellen ab und zu Beginn der Häutung sind sie unter der Gularfalte (dort wurden Hautproben entnommen), schon fast verschwunden.

Atmung und Kreislauf ändern sich während dieser Periode. Bis kurz vor der Häutung und bei neotenen Arten noch länger bleiben die Kiemen in Funktion. Die (bei *Eurycea* gleichzeitig mit der Bildung der Hornschicht und der Rückbildung der Kiemen verlaufende) Vaskularisierung des Coriums gleicht die Erschwerung der Hautatmung wieder aus. Die Fähigkeit zur buccopharyngealen Wasseratmung bleibt bei Lungenmolchen zeitlebens erhalten. Verf. sieht schon bei einem Paar erwachsener mexikanischer Axolotl nur zu den Nasenlöchern, nicht zwischen den Kiemenspalten, Tusche austreten. Bei einem kräftigen ♂ mit 22 mm langen Kiemen folgten sich bei 22° und gedämpftem Tageslicht, solange das Tier sich völlig ruhig verhielt, die Kiemenschläge mit Pausen von mehreren Minuten, bei einem ♀ mit 14 mm langen Kiemen schon alle halben Minuten und häufig noch rascher. Ein mageres ♂ in einem etwas wärmeren hellen Raum schlug immer nach wenigen Sekunden die kümmerlich befransten Kiemen zurück. Verwandelte Tiere stoßen das Wasser nach HAY (1889) (von POWERS angeführt) alle 5—6 Sekunden durch das Maul, nach POWERS (1907) in Abständen von 10 Sekunden durch die Nase aus.

Die Lungenatmung wird vervollkommnet und gestattet schon Tieren auf dieser Übergangsstufe, sich längere Zeit außer Wasser aufzuhalten. Der Schluckakt mit Aspiration, Expiration und Inspiration bleibt derselbe, nur daß die Nasengänge lufthaltig sind und statt am innern am äußern Ende aktiv geschlossen und wieder

geöffnet werden. (*Eurycea* durch halbmondförmige Falte, deren Muskel an einem besonderen, Septomaxillare genannten Knochen inseriert. Lungenmolche nach BRUNER schon auf „spätem Larvenstadium“ 1 Dilator und 1—2 Konstriktoren an den äußeren Nasenlöchern.) (Frosch hält Nase während der Expiration geschlossen.) Die Pausen werden zur Ventilation der Rachenschleimhaut durch Kehlvibrationen bei geöffneten Nasenlöchern benützt. Sofort ein Tier von der Wasser- zur Luft- oder von der Luft- zur Wasseratmung übergeht, müssen Maul und Nase durch Schluck- und Würgbewegungen von dem vorigen Medium befreit werden. [E. BABÁK (1913b, c, d): Lungenatemzentrum chemisch reguliert, vom larvalen Zentrum der Buccopharyngeal-atmung abgeleitet, liegt beim Frosch im verlängerten Mark. Imago neues, reflektorisch durch Bewegung angeregtes, durch Sauerstoffmangel gelähmtes Kehlatemzentrum im Mittelhirn.]

Die JAKOBSONSchen Organe kommen jetzt erst zur vollen Ausbildung und dehnen sich stark nach vorne aus. Ihr Eingang rückt vor die Choanenöffnung.

Beim Schließen des Mauls werden die leistenartigen Kiefer gegeneinandergedreht, Lippenfalten rückgebildet. Beim Axolotl ist der Oberkiefer nur vorn leistenartig verbreitert. Seitlich sind die Lippenfalten noch erhalten.

Der Kiemenreduktion geht nach GRANT (1930a, *A. op.* und *Tr. viridescens*) eine allerdings reversible Kräuselung und Pigmentierung der Kiemenfransen voraus. Sie sind von kernlosem, nekrotischem Epithel bedeckt, in dem sich mit basischen wie sauren Farben färbare Klumpen befinden. Die Kiemenverkürzung setzt oft schon vorher ein, macht aber erst bei der Häutung reißende Fortschritte. Viele Larven, darunter die beiden Tiere von POWERS mit den längsten und dichtesten Kiemen, verlieren diese plötzlich fast innerhalb einer Nacht.

Im Zusammenhang mit der Rückbildung der Kiemen werden die *Aortenwurzeln* umgebaut. Von den 4 Kiemenarterien der Larve wird die vorderste (die embryonalen Arterienbögen mitgerechnet, ist es der dritte) zur Carotis und die folgenden (*Triton* 2. und 4. Paar) zu Aortenwurzeln. Ein Zweig des 4. Bogens versorgt die Lungen.

Die *Osmoregulation* ändert sich während der Metamorphose. Bei *R. pip.* beobachtet ADOLPH (1926, 1927d) 2 Tage nach dem Durchbruch der Vorderbeine zugleich mit dem Erlöschen der Kiemenfunktion und einer plötzlichen Veränderung der Hautzeichnung einen Umschlag. Von jetzt ab schwellen die Tiere in hypotonischen Lösungen an. Nach IHLE und Mitarbeitern fällt die Ablösung der Pronephros durch die Metanephros (bei Anuren) mit der Metamorphose zusammen. Die partiell neotenen *R. cat.* verhalten sich aber noch kurz vor der Metamorphose wie Kaulquappen von *R. pip.* Von *Ambystoma* ist das Übergangsstadium nicht untersucht.

Die *Flossen* der beiden letzten Larvenstadien sind ähnlich variabel wie die äußeren Kiemen. POWERS betrachtet Kiemen, Flossen und die Gruppe großer Drüsen auf dem Operculum als Reservegewebe. Doch zeigen die Flossen hungernder Larven der Ostrasse nicht die Fähigkeit, sich in einer folgenden Mastperiode wieder zu extremer Breite auszudehnen. Von Fr. v. CHAUVIN und BOULANGER ins Wasser zurückversetzte mexikanische Axolotl bekommen wieder breite Flossen. Während der Metamorphose werden die Flossen bei Exemplaren, die sich ungehemmt entwickeln, bis zur Häutung äußerst schmal. Nachher ist nur noch ein niedriger Grat übrig. Bei neotenen Tieren überdauern die Flossen mehrere Häutungen, schrumpfen aber vor den Kiemen. Ein Maßstab für den Fortschritt der metamorphischen Entwicklung (ZAWADOWSKY und LIPTSCHINA 1928b) des neotenen Tieres ist das Zurückweichen des Vorderendes der Rückenflosse vom Hinterkopf zur Schwanzwurzel.

Die *Augen* wachsen stark und erhalten Lider. Sie sind nun für das Fernsehen in Luft eingerichtet. Die Linse ist groß, etwas abgeflacht und liegt nun in der hinteren Augenkammer. Ein vom ventralen Hornhautrand entspringender Protractor lentis (STREULI) ermöglicht die Nahakkommodation. Meridional im Ziliarkörper verlaufende ventrale und dorsale Fasern wirken ihm entgegen. Der Skleralring schwindet und die Augen treten kurz vor der Häutung stark vor. Die Ausweitung der Augenhöhle (*Eurycea* resorbiert das Pterygoid) ermöglicht dem Tier, den Augapfel in seine Höhle zurückzuziehen. Die Iris wird schwarz, oft schon bei aquatischen Tieren. Bei jungen Molchen (*Sal. mac.*, UHLENHUTH 1913) enthält sie oft noch gelbe Einsprengungen. Auch an den dunkeln Stellen bleiben unterhalb der Melanophoren helle Pigmentzellen erhalten; daher ist die Umfärbung in der Aufsicht besser zu erkennen als im Schnitt.

Skelet. Im Stadium der Häutung im ganzen — besonders Kopf und Schwanz — verkürzt und verknöchert. Der Umbau des Schädels und die Umwandlung des Kiemenskelets zum Zungenbein kommen zum Abschluß. 4. Kiemenbogen resorbiert. An Land oder bei Tieren, die in seichtem Wasser sitzend schon zu dauernder Luftatmung übergehen, wird der Kopf aufrecht gehalten. Er richtet sich dabei ein wenig schräg nach oben oder steht waagrecht und wird dann durch den Hals über den Rumpf gehoben. Der Hinterkopf flacht sich ab und am Hirn deutet sich eine Scheitelbeuge an. Bei spätmetamorphischen Tieren wachsen 4 Nasenfortsätze und 1 mittlerer Gesichtsfortsatz über die Schnauze. Die sekundären Nasenöffnungen liegen erhöht und weiter hinten am Kopf als die primären. Sie sind eng und mit dem erwähnten Schließapparat ausgestattet. Die Kiefer werden bedeutend kräftiger und kommen zur Deckung. Die Schnauze verjüngt sich nach vorne und rundet sich ab. Die innere (Coronoid) Zahnreihe des Unterkiefers und die ihr opponierten Gaumenzähne

gehen verloren. Dafür wachsen weiter hinten bleibende Gaumenzähne. Die Columella verwächst mit dem Perioticum und das ovale Fenster gewinnt dafür durch das Operculum, einen neuen Knochen, der das ovale Fenster fast ausfüllt, und den an ihm inserierenden *M. opercularis* eine Verbindung mit dem Schulterblatt.

Ebenso wie das Skelet wird die Muskulatur kräftiger. Namentlich an den Muskeln der Kiemenbögen spielen sich beim Funktionswechsel auch ebenso eingreifende Einschmelzungen und Neubildungen ab wie am Skelet. Mit Ausnahme der Zungenbildung laufen aber alle diese Vorgänge im verborgenen ab.

Im Häutungsstadium nehmen die Tiere stark ab. Sie vermögen um diese Zeit [*A. tig.* der Ostrasse nach A. KUNTZ, von WILDER angeführt, 10 Tage lang, in warmer Umgebung (POWERS 1907) oft nur 1—2 Tage] nicht zu fressen. Doch halten fastende Larven ihr Gewicht lange Zeit konstant. UHLENHUTH (1927) beobachtet auch keine ausgiebige Kotentleerung, die den Gewichtssturz erklären könnte. Dieser beruht hauptsächlich auf der Entwässerung des Körpers. Alle Organe, besonders das lose Unterhautgewebe, werden kompakter. Die Asche nimmt kaum ab, die organischen Bestandteile etwas mehr. Der ganze Körper verkürzt sich. Der Darm verliert nach KUNTZ 45,8% an Länge und Gewicht (SPEIDEL; KUNTZ, Desquamation des Entoderms), das Pankreas nimmt ab und das Verdauungsvermögen sinkt vorübergehend. Schon POWERS hatte erkannt, daß der Stoffwechsel um diese Zeit außerordentlich beschleunigt ist und an den Organen zehrt. UHLENHUTH und KUNTZ beobachteten den Gewebszerfall auch im histologischen Präparat. SPEIDEL (1926) Massendegeneration roter Blutkörperchen und infolgedessen hoher Biliverdinhalt der Galle. — Verschiedene Beobachter können sowohl Larven wie verwandelte Tiere [POWERS, Ostrasse; v. CHAUVIN, Feuersalamander; WINTREBERT (1907), *A. mex.*; WILDER, *Eurycea*] ohne Schaden von der Wasseroberfläche absperren, während in Verwandlung begriffene Exemplare ersticken. Sogar den Tod von Tieren einer sich zwangsläufig verwandelnden Rasse und von *A. op.*, die an der Oberfläche Luft schöpfen konnten, aber keine Gelegenheit hatten, an Land zu gehen, führen WINTREBERT (1908a) und GRANT (1930a) auf Ersticken zurück. (Verf. bemerkt auf diesem Stadium oft Ödeme, so daß einige der auf Erstickung zurückgeführten Todesfälle auf einem Versagen der Osmoregulation beruhen mögen.)

Säugerembryonen machen eine der Amphibienmetamorphose ähnliche Entwicklung durch und L. B. AREY (bei SAUNDERS 1924. nach WILDER) spricht von der „äußeren Metamorphose“ menschlicher Embryonen von Ende des 2. und Anfang des 3. Monats beim Übergang aus dem „embryonalen in den fetalen Zustand“.

b) Transplantate.

Die Reihenfolge, in der die Organe sich umbilden, kann, wie noch ausgeführt werden soll, durch die Temperatur und Sauerstoffverhältnisse verschoben werden. Transplantationen haben ergeben, daß die Umbildung der einzelnen Körperteile vom Gesamtorganismus gesteuert wird (OPACKY; REIS 1926, 1930; STERN; UHLENHUTH 1913; WEIGL, Haut; UHLENHUTH 1921a, Haut und Auge; KORN-FELD, Kiemen.) Jüngere Transplantate erreichen die Stufe des Wirts, verwandelte Organe sinken aber nicht mehr auf die Larvenstufe zurück. Angeregte Organe, auch wenn sie morphologisch noch unverändert sind, vollenden die Metamorphose auf einem larvalen Körper selbständig.

c) Weitere Entwicklung.

Tiere, die sich ungehemmt entwickeln können, besitzen nach der 1. Häutung nur noch kurze Stummel der Kiemenäste ohne Fransen. Nach kurzer Zeit sind auch diese verschwunden. Auch die Kiemenpalten schließen sich bald nach der Häutung. Sie werden von vorn und oben her von dem sog. Operculum, der Verschlussklappe der 1. Kiemenpalte, überwachsen, ventral von der Gularfalte, die die Ausdehnung des Kiemenkorbs ermöglichte. Ein eckig über den Hals vorspringender Hinterkopf zeigt dann noch an, daß die Verwandlung erst vor kurzem stattgefunden hat. — Die Umwandlung neotener Tiere verläuft viel langsamer und vor allem allmählicher. Die Bildung der Hornschicht und Häutung bedeuten hier wohl einen irreversibeln Schritt, aber die ruckweise Beschleunigung der weiteren Umformung fehlt.

Haut. Die Verhornung erstreckt sich bei älteren Tieren über mehrere Zellreihen und reicht weit hinunter in die Drüsengänge. Von Zeit zu Zeit (v. CHAUVIN, *A. mex.* alle 10—14 Tage) wird die oberste Schicht im ganzen abgestreift. WILDER, *Eurycea*: während der Wachstumsperiode Mitosen in den zusammengesetzten azinösen Drüsen.

Schon vor der Häutung zeigen sich oft trübe helle Flecken. An Land nimmt zuerst der Grundton eine satte schwarze Farbe an; die gelben Querbänder kommen langsamer zustande. Von 6 bei 25° aufgezogenen *A. tig.* aus Long Island (UHLENHUTH 1918f) haben 5 sich nach 11 Wochen und 6 Tagen gehäutet und besitzen gleich viele gelbe Flecken, die sich rasch vergrößern. Bei 15° haben sich dagegen nach 22 Wochen und 2 Tagen erst 4 von 6 Larven gehäutet und erst nach 2 weiteren Wochen erscheinen einige sepiafarbige Fleckchen. (vgl. Abb. 1 und 2). Ähnlich POWERS. Auch (UHLENHUTH 1916) im Dunkeln aufgezogene Marmorsalamander färben sich erst an Land aus. P. KAMMERER, Feuersalamander: Zahl der gelben Flecken durch Feuchtigkeit, ihr Wachstum durch Wärme begünstigt. Neotenie drängt das Gelb noch nachhaltiger zurück als äußere Umstände, und verwandelte Tiere werden getupft statt getigert abgebildet.

Die meisten Mitteilungen über *Osmoregulation* handeln vom Frosch. Tümpelwasser oder gar destilliertes Wasser dringen nicht ein,



Abb. 1.



Abb. 2.

Abb. 1. *Ambystoma tigrinum* (Ostrasse) 32 Wochen und 2 Tage nach der Metamorphose, etwa 44 Wochen nach dem Schlüpfen. Bei 25° aufgezogen. Natürliche Größe. (Nach UHLENHUTH 1918.)

Abb. 2. *Ambystoma tigrinum* (Ostrasse) 22 Wochen und 3 Tage nach der Metamorphose, etwa 45 Wochen nach dem Schlüpfen. Bei 15° aufgezogen. Natürliche Größe. (Nach UHLENHUTH 1918.)

aber Elektrolyte erhöhen die Durchlässigkeit der Froschhaut enorm (ADOLPH 1927b). Nur in dünnen Salz-, vor allem Kochsalzlösungen

steigt das Körpergewicht an, das Maximum wird je nach der Art des Salzes bei einer andern Konzentration erreicht. In allen andern Lösungen fällt das Gewicht ein wenig, mit der Zeit Erholung oder neues Gleichgewicht. Wieder in Wasser Umschlag nach der Gegenseite. In situ wie in vitro dringt Wasser rasch von außen nach innen und langsam von innen nach außen durch die Haut. Der elektrostatische Druck der Haut wirke dem osmotischen Druck entgegen und verringere die Durchlässigkeit der Haut. HOUSSAY und BENEDETTO finden, daß die Eindiffusion von Wasser in mit 0,8% NaCl-Lösung gefüllte Hautsäcke von *Bufo arenarium* aufhört, wenn die Konzentration im Außenmedium 1,1% erreicht und bei noch stärkeren Überdrucken sich die Diffusionsrichtung umkehrt. Da die Tiere nicht trinken, fällt die Wasseraufnahme der Haut zu. Als Durchschnitt setzt ADOLPH (1927a) den täglichen Wasserwechsel des Frosches mit $\frac{1}{3}$, den des Menschen mit $\frac{1}{30}$ des Körpergewichts an.

In Salzlösungen steigt der osmotische Druck des Blutes (BRUNACCI, bei ADOLPH 1927b) noch über den Wert der Außenlösung und die Lymphe wird mit hypertonischen Lösungen isosmotisch. Der Harn bleibt immer hypotonisch zum Blut, an einzelnen Bestandteilen, z. B. Harnstoff, ist er aber reicher. Die Harnmenge bleibt im Wasser normalerweise konstant, fällt mit sinkender Temperatur, während das Körpervolum steigt (ADOLPH 1927b, zwischen 12 und 20° kleiner Volumanstieg). Konzentration des Mediums und (VAN DER HEYDE, nach ADOLPH) Temperatur ändern mehr die Konzentration als die Menge des Harns. Geringe Änderungen der Konzentration des Mediums wirkungslos. In 0,15 molarem NaCl wird fast kein Harn mehr abgeschieden. Subkutane Wasser-, Kochsalz- oder Harnstoffinjektionen erhöhen die Harnmenge ein wenig. In destilliertem Wasser wird chloridfreier Harn abgegeben. Die Niere vermag aber nicht, entsprechend den Bedürfnissen des Körpers Wasser einzusparen. Auf dem Trocknen hört die Diurese auf, aber die Haut gibt, auch wenn die Luft fast feuchtigkeitsgesättigt ist, dauernd Wasser ab. — Frösche und Kröten mit unterbundenen Ureteren nach McCLORE ödematös. Nach PRZYLECKY (von ADOLPH zitiert) bildet sich das Ödem innerhalb 12 Stunden wieder zurück. Entnierte Frösche (POHLE) weder ödematöse Haut noch übermäßig gefüllte Lymphsäcke.

Die Niere wurde (KERR, nach IHLE und Mitarbeitern) als Opisthonephros bezeichnet, weil sich der hintere Abschnitt beim ♂ durch mehrere ihm entgegenwachsende Sammelkanälchen entleert und so der Nachniere homolog ist. Bei geschlechtsreifen Tieren arbeitet nur noch der im Becken gelegene Nierenteil. Die Bauchniere der ♀♀ wird zu einem dünnen Strang rückgebildet; ihre Nephrostomata (BEAUMONT 1929, *Triton*) bleiben offen. Bei den ♂♂ bleibt sie teilweise erhalten und dient der Ausführung des Samens. Es fehlen

noch Angaben über den Zeitpunkt der Nierenrückbildung. WILDER vermutet, daß er mit der Pubertät zusammenfalle. Verf. findet bei einem die Larvenzeit mitgerechnet über 1 Jahr alten Feuersalamander noch lange Nieren. Das Hinterende war aber keulenförmig verdickt. Das spricht für allmähliche Reduktion. Bei Larven der Westrasse, deren Gonadenentwicklung durch Hypophysenvorderlappenextrakt künstlich beschleunigt worden war (BURNS und BUYSE), findet keine Rückbildung der Nieren statt. Manche Aufnahmen zeigen bei den ♂♂ hypertrophische Nieren. Im Text wird von einer Hypertrophie des WOLFFSchen Gangs bei beiden Geschlechtern berichtet und erhöhte Nierensekretion vermutet, aber keine Vermehrung der Tubuli festgestellt („Counts of tubule sections . . . did not indicate tubular hypertrophy of the kidney“).

Mit Ausnahme der Glomeruli wird die Niere von venösen Gefäßen gespeist. C. S. SMITH findet beim Frosch aber so starke arterielle Anastomosen der Pfortadern, daß Unterbindung der Venen oder Arterien die Sekretion wenig behindert.

Hämatopoëse. Die Milz von Ochsenfröschen ist nach der Verwandlung größer. Bildet (MALYTSCHEW, neotene Axolotl; DAWSON, *Necturus*) ausschließlich Erythrozyten und Thrombozyten, nach HARTMANN (bei DAWSON) auch Granulozyten. Vorderende der Nieren bildet bei geschlechtsreifen männlichen *Necturus* (CHASE, nach DAWSON) kein Blut mehr. Granulo und Lymphozyten aus Leberhilus und Kapsel verschiedener Urodelen. Lymphozyten auch aus Thymus, Fettgewebe, unter Ektoderm und Mundschleimhaut und Vorderende des ventralen Schwanzseptums. Nach Verlust der Milz und Leberherde ersetzen Endokard, Schwammgerüst des Herzens und das Epikard auf Conus und Truncus arteriosus rote und weiße Blutkörperchen.

Beim erwachsenen Tier belebt sich die Hämatopoëse im *Frühjahr* (DAWSON, Lymphopoëse bei *Necturus*; JORDAN und SPEIDEL, *R. pip.* für einige Wochen rotes Knochenmark).

Geschlechtsapparat. Die Geschlechtsreife kann im neotenen Zustand oder bei der Landform eintreten. *A. tig.* (Ostrasse) wird schon im 1. Frühjahr fortpflanzungsfähig. Die ausführenden Gänge zeigen erst nach der Metamorphose oder im entsprechenden Alter eine ungleiche Entwicklung: bei den ♀♀ trennt sich der MÜLLERSche Gang vom WOLFFSchen Gang, wird dick, weiß (undurchsichtige, dicke Wand) und legt sich in Schlingen; bei den ♂♂ bleibt er (Westrasse dauernd oder doch fast 1 Jahr lang) als dünne Röhre in der lateralen Wand des WOLFFSchen Ganges erhalten. Die verschiedenen Kloakendrüsen bleiben unscheinbar und schwellen nur während der Brunstzeit an. (Weibliche Kloake kleineren und kegelförmigen Wulst). Die Kloakentrippe (von außen nicht sichtbar) (BEAUMONT, *Triton*) der

♀♀ verkümmert im Lauf der Metamorphose. [Weitere Beobachtungen, die sich im Sinn eines geschlechtlichen Antagonismus deuten lassen, sind die völlige Obliteration des MÜLLERSchen Gangs bei mit Vorderlappenextrakt behandelten männlichen Larven und die Rückbildung des Ovars von künstlichen Zwittern (HUMPHREY 1932). BURNS, von HUMPHREY angeführt: durch Parabiose selten auch verweiblicht. WITSCHI (1932): Eierstöcke bei *A. mac.* in Parabiose mit Männchen nur in starken Rassen steril.]

d) Farbwechsel.

Der sog. physiologische Farbwechsel kaltblütiger Tiere kommt durch Veränderungen der Pigmentzellen zustande. Eine langsam verlaufende Umfärbung durch Pigmentschwund und Pigmentbildung wird als morphologischer Farbwechsel bezeichnet. Beim Embryo (SCOTT-GILSON, *Fun-dulus*) sind die melaninhaltigen Zellen amöboid beweglich, später sammeln sich beim Farbwechsel aber nur die Melaninkörnchen im Zentrum oder rücken in die Ausläufer ein. Die Zellform bleibt währenddessen erhalten; SCOTT beobachtet die farblosen Ausläufer und führt SPAETHS übereinstimmende Aufnahmen derselben Zelle in verschiedenen Expansionsperioden an. Die wichtigsten und beweglichsten Pigmentzellen der Molche sind die Melanophoren. Sie finden sich in der Cutis, auf den serösen Häuten und in Begleitung der Gefäße, eine kleinere Sorte im Ektoderm. Außerdem enthält das Ektoderm und bei Larven (Feuersalamander) auch die Cutis diffus gefärbte gelbe oder rötliche Lipophoren und die Cutis Leukophoren mit Guaninkristallen. Ursprünglich liegen die verschiedenen Chromatophoren gleichmäßig über die Körperoberseite zerstreut; bei älteren Larven nimmt ihre Zahl und die Pigmentierung der äußersten Ektoderm-lage zu und durch Trennung der dunkeln und hellen Zellen bildet sich ein weiches scharfes Muster heraus. Beim Vollmolch besetzen die dunkeln und hellen Pigmentzellen gesonderte Hautbezirke und die Pigmentierung des Ektoderms ist sehr stark, aber auf die schwarzen Stellen beschränkt. Dopareaktion des Ektoderms auch in heller Haut +, Basalschicht am dunkelsten. Cutismelanophoren —. Melaninkörnchen der Cutismelanophoren geraten in die Ektoderm-zellen (VILTER: albinotische Axolotl auf schwarzem Untergrund). Die hellen Pigmentzellen treten beim Axolotl erst vor der Metamorphose stärker in Erscheinung.

Da nun die Pigmentzellen sowohl selbst lichtempfindlich sind als auch durch das autonome Nervensystem teils direkt, teils durch Vermittlung von Hormonen und auf dem Weg über die Blutversorgung — O_2 -Mangel ballt — beeinflußt werden und bei verschiedenen Tierarten oder auf verschiedenen Entwicklungsstadien desselben Tiers der eine oder andere Mechanismus den Ausschlag gibt, wird die Regulation des Farbwechsels der Kaltblüter zu einem ziemlich komplizierten Vorgang. Hierüber HOGBEN (1924) und PARKER (1930), ferner (von Verf. nicht benutzt) G. H. PARKER (1932): Humoral agents in nervous activity with special reference to chromatophores. Die chemischen Regulatoren der Mollusken und Arthropoden sind mit denen der Wirbeltiere nicht identisch. Bei Fischen, Amphibien und Reptilien ballt (LIEBEN 1906, nach KROPP) Adrenalin die Melanophoren in Cutis und Ektoderm und streckt die Lipophoren. Als Antagonist wirkt ein Stoff aus dem Mittellappen der Hypophyse. Dieses Hormon wird durch Trypsin zerstört, kann also nicht verfüttert werden (HOGBEN und WINTON 1922). Durch Kochen in saurer Lösung von Vasopressin befreit. Weitere Spaltung bei

DIETEL (1933). Nach KROGH, DIETEL (1934) mit der die Kapillaren des Frosches engenden Substanz (nicht mit Vasopressin) identisch.

Bei *Fischen* sind die Pigmentzellen teilweise innerviert und können (Forelle, Hecht) sehr schnell reagieren (v. FRISCH 1911). Auf Reizung des Vorderendes der Medulla werden Elritzen blaß. Pigmentzellen am Rumpf durch den Sympathicus, am Kopf durch den Trigeminus innerviert, Mittelhirn scheint nicht beteiligt. Mittelhirn, vielleicht auch Vorderhirn können das Pigmentierungszentrum im verlängerten Mark hemmen und der Fisch wird dunkel. MILLS: *Fundulus*, antagonistische periphere Nerven geben Wirkstoffe ab. Implantation oder Exstirpation der Hypophyse (DESMOND) dagegen ohne Einfluß auf die Färbung von *Fundulus*.

Die langsame, humoral gesteuerte Umfärbung verläuft ähnlich wie bei Amphibien (Abolin, Adrenalin und Infundin auf Elritzen). KROPP, nach PARKER (1932): auch Extrakte aus Augen dunkeladaptierter Funduli strecken. Ballung auf Infundin (SCOTT-GILSON) nach PRZIBRAM eine Folge von Überdosierung. Auch bei verschiedenen Froscharten kehrt sich die Wirkung um, aber erst auf viel größere Gaben als bei der Elritze. B. ZONDEK sieht in der Ausbreitung der Erythrophen erwachsener (65—75 cm langer) Elritzen den geeignetsten Test für das pigmentwirksame „Intermedin“ der Hypophyse. Wirkung direkt. PECZENIK weist indessen nach, daß die Reaktion auf Pitraphorin Schering durch das verlängerte Mark sehr verstärkt wird. JORES und LENSSEN halten Intermedin nicht für identisch mit dem auf die Melanophoren wirkenden Hormon. Adrenalin, der Antagonist des Melanophorenhormons, ballt die Erythrophen nicht [auch nicht die viszeralen Melanophoren des Frosches, die (UYENO) auf Pituitrin und direkt wirkende Reize noch reagieren). Epiphysenextrakt ist wirksam. Der Einfluß der Keimdrüsen liegt weniger zutage als beim Bitterling. Nach STUTINSKY, RABAUD und DROUET (1934a) mißlingt die Erythrophenreaktion bei unreifen ♀♀, kann dagegen bei reifen ♂♂ auch auf Injektion von Extrakten aus Hoden und andern inkretorischen Organen und selbst aus Herzmuskel positiv ausfallen. Vgl. S. 264 Melanophorenreaktion (COLLIN und DROUET 1934b).

Farbanpassung durch die Augen vermittelt. Blinde Elritzen (v. FRISCH 1911) werden am ganzen Körper dunkel, wenn der Scheitelfleck belichtet wird. Exstirpation des gut ausgebildeten Stirnorgans (Endblase der Epiphyse) schwächt die Reaktion nur ab, und v. FRISCH schließt deshalb auf die Anwesenheit lichtempfindlicher Zellen in der Wand des III. Ventrikels. SCHARRER (1928): Dressur durch Belichtung der Zwischenhirnregion von blinden Elritzen. Bewegungsreaktionen blinder Kaulquappen (OBRESHKOVE) und (PARKER 1903) geköpfter Frösche gehen dagegen von Photorezeptoren der Haut aus. Fischchromatophoren sprechen nach SCHARRERS (1932) Vermutung auf Sekrete des Nucleus magnocellaris praeopticus und N. lateralis tuberosus an.

Die Retinamelanophoren behalten die Primärreaktion bei (SCOTT-GILSON, bei Abolin, *Fundulus*): Adrenalin und Licht strecken. Kälte (L. B. AREY, bei PARKER 1932) streckt ebenfalls. v. STUDNITZ: nach Injektion von Phosphorsäure, die er als Zerfallsprodukt der Zapfensubstanz ansieht, nehmen Zapfen und Pigment Hellstellung an, nach Injektion von Kalilauge rücken sie nach außen.

Amphibien. Junge Kaulquappen des Laubfrosches zeigen die Primärreaktion, werden im Licht dunkel und im Dunkeln blaß. Die Haut ist selbst lichtempfindlich, steht aber unter dem Einfluß von Rezeptoren im Scheitelfleck (Endbläschen der Epiphyse, bei *R. temp.* am besten ausgebildet). Verfütterung oder Injektion von Säugerepiphysen (McCord und ALLEN, SWINGLE 1921, ADDAIR und CHIDESTER) hellt Kaulquappen und

junge Funduli. Ballendes Hormon in Azeton vom Wachstumsfaktor getrennt. Reagierende Kaulquappen von *R. temp.* sprechen (HUXLEY und HOGBEN) nicht auf Nebenniere, Frösche, erwachsene Funduli und 4—9 Monate alte Axolotl aber nur auf Adrenalin an. Streckung bei Fröschen und isolierter Haut durch manche Schilddrüsen, Ovarial- und Gelbkörperextrakte, sowie klinische Erfahrungen führen COLLIN und DROUET (1934 b) zu der Vermutung, daß das Melanophorenhormon der Hypophyse von Schilddrüse und Ovar aufgenommen werde.

Bei älteren Kaulquappen stehen die Augen dem Farbwechsel vor, und die Tiere passen sich dem Untergrund an: *Sekundärreaktion*. Geblendete Exemplare behalten die Primärreaktion bei und Adrenalin dunkelt. Nach der Metamorphose beeinflussen (FUCHS, PRZIBRAM, ZIESKE) neben den Augen noch die Tastorgane an den Füßen die Stellung der Chromatophoren. Verschiedene Umstände, die auf die Inkretion einwirken, Temperatur und Brunst verändern die Färbung. Die Anpassung an den Untergrund wird durch helle Beleuchtung begünstigt. In völliger Dunkelheit (KOLLER und RODEWALD) verschwindet das Melanophorenhormon innerhalb einiger Minuten aus der Hypophyse und wird im Licht ebenso schnell wieder ersetzt. Kurzweiliges Licht wirksamer als langweiliges. Verklebung der Augen und (Opticusstumpf) selbst der Augenhöhle enukleierter Frösche hellt. Auf direkte Reize reagieren die Melanophoren noch, aber (FUCHS, v. FRISCH) im umgekehrten Sinn. Eine Minderheit wird auch unter intakten Laubfröschen (PRZIBRAM: nicht schwarz reagierende) nicht auf schwarzem Untergrund, sondern in der Dunkelkammer schwarz.

Bei verwandelten Ambystomen sind die Hautpigmentzellen nicht mehr beweglich. Larven von *A. tig.* zeigen anfangs die Primärreaktion (s. vorige Seite). Ein Scheitelfleck fehlt. Über 17 mm lange, sehend gewordene Larven (LAURENS 1917, HOGBEN und SLOME) reagieren auf einen Wechsel in der Beleuchtung zunächst mit der Primärreaktion und stellen sich rascher ein als jüngere Tiere, dann nehmen (HUXLEY und HOGBEN, unter dem Einfluß von Adrenalin und Infundin) die Pigmentzellen die entgegengesetzte Stellung ein. Tonisches Hellungszentrum in den Sehhügeln (BIEDERMANN). SCHARRER (1933): bei *Bufo vulg.* und *Cryptobranchus* Kolloidzellen im N. praeropticus, bei *R. temp.* und Tritonen nicht. Die Primärreaktion bleibt neben der Sekundärreaktion erhalten als Einfluß der Beleuchtung und Tagesrhythmus (LAURENS, *Ambystoma*-Larven; FISCHEL, PAULI, Salamanderlarven). v. FRISCH (1911): Tritonen und Salamanderlarven werden am ganzen Körper dunkel, wenn die Haut an irgendeiner Stelle vom Licht getroffen wird. Blinde Tiere zeigen die Primärreaktion. Verklebte Augen (BABÁK 1910) aber tätig. Die Melanophoren lang geblendeter Larven (KROPP) reagieren nicht mehr auf Adrenalin. (v. FRISCH: bei blinden Elritzen *streckt* Adrenalin die Melanophoren. UYENO: viszerale Melanophoren des Frosches

durch Adrenalin nicht geballt.) Dagegen (WORONZOVA 1928a, WORONZOVA und BLACHER 1929) verändert Hypophysektomie die Melanophoren von Axolotln so, daß sie sich auch auf unspezifische Reize strecken.

Melanophoren der *Retina* ziehen in hellem Licht ihre Ausläufer ein (FISCHEL, Salamanderlarven, Frosch; DETWILER und LEWIS; JORES: liegen vorn und schirmen so das Licht ab). Nach verschiedenen Beobachtern (s. PARKER 1932, S. 248) löst Dunkelheit aber nur bei Temperaturen zwischen 14 und 18° bei Fröschen und Kaulquappen Ballung, jenseits aber Streckung des Retinapigments aus. Augen von *Necturus* wenig temperaturempfindlich. (Normale) Beleuchtungsreaktion in transplantierten Augen von *Ambystoma*-Larven (LAURENS und WILLIAMS) verstärkt. Opticusschnitt (WISSLER 1934a) oder Nebennierenkauterisation (1934b) hindert die Melanophorenbewegung nicht. Durch Adrenalin aber (BATSCHAROWA, JORES) Hellstellung, durch das Melanophorenhormon der Hypophyse Dunkelstellung der Froschnetzhaut und [von BUSCHKE (1934) aber nicht bestätigt] Dunkeladaptation des Menschauges. Auch bei schilddrüsenbehandelten Kaulquappen nimmt das Retinapigment (TRENDELENBURG und KRAYER, S. 93) Hellstellung ein.

IV. Einflüsse von Anlage und Umwelt.

a) *Ambystoma tigrinum* (Ostrasse). Zwangsläufige Metamorphose.

1. Lebensweise, Jahreszeit.

Mexikanische Axolotl reagieren schlecht auf äußere Faktoren, deshalb sollen zuerst Erfahrungen bei leichter ansprechenden Arten angeführt werden. Namentlich J. H. POWERS hat über die Metamorphose (1903) und Variabilität (1907) von *A. tig.* der Ostrasse jahrelang Versuche angestellt und seine Aufmerksamkeit dabei auf viele Punkte gerichtet, die später neben der Beschäftigung mit hormonalen Einflüssen zurücktreten mußten.

Brunst. Erwachsene Tiere leben den größten Teil des Jahres an Land und graben sich unterirdische Gänge. Sie überwintern in Höhlen. Im Frühjahr trägt der Körper Brunstzeichen; die Färbung ändert sich bei *Ambystoma* nicht. Schon an Land treten Veränderungen auf, die als Anpassung an das Wasserleben gedeutet worden sind, wie seitliche Kompression des Schwanzes und evtl. ein schmaler dorsaler Flossensaum. Von Tritonen schreiben PÉZARD und CHAMPY, daß sie zur Brunstzeit wie als Larven wieder als Tagtiere leben, während sie sich im übrigen Jahr hauptsächlich während der Dämmerung betätigen. Der Glaskörper schwelle an, so daß das Auge kurz-sichtig werde, die Iris bekomme wieder ein Goldband und die eingesunkenen Seitenorgane rücken zur Oberfläche empor. Verwandelte *Ambystomen* kriechen bei der Jagd auf Beutetiere nach POWERS am Grund des Wassers ebenso wie an Land; bei den Paarungsspielen

schreiten die ♂♂ dagegen wieder nach Larvenart auf hochgespreizten Beinen.

Die ♀♀ werden befruchtet, indem sie den an der Spitze von Gallertkegeln abgesetzten Samen in die Kloake aufnehmen. Nach der Eiablage verlassen sie das Wasser, während die ♂♂ noch wochenlang in schattigen und an Nahrung reichen Gewässern zurückbleiben.

Metamorphose. Von freilebenden Larven in Nebraska verwandeln sich die ersten im Juni, die Hauptmasse in der zweiten Augushälfte. In Gefangenschaft dauerte die Larvenperiode bei 2 Tieren UHLENHUTHS etwas über 100 Tage, in andern Fällen länger oder kürzer. In den frühen Wintermonaten hat POWERS unter den verschiedensten Bedingungen nur sehr selten eine Metamorphose herbeiführen können. Bei einem leicht neotenen Stamm von *Trit. viridescens* aus Wood's Hole kann nach MORGAN und SONDHEIM NOBLE die Kiemenreduktion unterdrücken oder herbeiführen, indem er die Tiere im Aquarium läßt oder aufs Trockne setzt. Ausgewachsene aquatische Exemplare von demselben Fundort mit verhornter Haut und geschlossenen Kiemenpalten reduzieren nach MORGAN und SONDHEIM die kurzen äußeren Kiemen aber nicht während eines 7monatigen erzwungenen Landaufenthalts im Winter. (Die Kiemen schrumpften, breiteten sich im Wasser aber bald wieder aus.) Erhöhung der Temperatur wirkungslos. Dagegen verkürzte ein Teil der im Wasser gehaltenen Kontrollen ihre Kiemen im folgenden Mai freiwillig auf die halbe Länge. Larven der Ostrasse aus spät gelegten Eiern überwintern nach POWERS im Wasser, pflanzen sich im ersten Frühjahr neoten fort und verwandeln sich im Juni, also zur selben Zeit, wie genügend weit entwickelte Exemplare der diesjährigen Brut. Auch bei den schon verwandelten Molchen tritt im Sommer ein plötzlicher Umschwung ein, der in POWERS' dramatischer Schilderung wie ein Nachklang der Metamorphose wirkt: "these highly fed animals (die im Wasser verweilenden ♂♂) never maintain their condition more than a few weeks, the feeding impulse always tending to rhythm or irregularity, especially when the food supply is abundant. However constant this latter may be, the animals suddenly, without loss of health, lose their appetits entirely. Following this the body walls (oben "distend more and more, becoming loose and flabby") suddenly undergo a merked contraction, even while the animal is still in the water. The soft bodied, greedy meat-eater, of walrus-like proportions, that reveled in aquatic life, becomes in a day or two slender bodied, wiry, restless, and absolutely bent upon shifting its abode from the best of aquatic feeding grounds to even the most undesirable of terrestrial-conditions".

Worauf dieser Einfluß der Jahreszeit beruht, konnte noch nicht genügend geklärt werden. Die Temperatur ist nur einer unter mehreren Faktoren und vielleicht nicht der wichtigste. Während *Ambystoma-*

Larven im Sommer täglich fressen, nehmen sie im Winter nur ein- oder zweimal in der Woche Futter an und die Freßlust läßt sich durch Wärme wenig steigern, noch weniger die Metamorphosebereitschaft. Entsprechend der Nahrungsaufnahme kann das monatliche Wachstum im Sommer 4 cm erreichen, während es im Winter durchschnittlich nur 1 cm beträgt.

HUXLEY und HOGBEN und DOMS (nach DRASTISCH) fördern beim Feuersalamänder durch Wärme die Entwicklung und die Ausbildung der Kiemen. Larven der Ostrasse des Tigermolchs sind so hitzeempfindlich, daß sich ihre Entwicklung auf diese Weise wenig beschleunigen läßt. In Nebraska geht die Bevölkerung seichter, unter 1 Fuß tiefer Gewässer im Sommer zugrunde. Temperaturerniedrigung wird dagegen gut vertragen und UHLENHUTH (1918e und f) kann so die Larvenzeit von *A. tig.* und *op.* verdoppeln. — Die Neotenie in der Natur wird ja schon lange auf die Kälte der Gewässer zurückgeführt [v. SCHREIBERS, nach UHLENHUTH (1918f); G. GERMERSHAUSEN, nach MORGAN und SONDHEIM, Salamanderlarven; UHLENHUTH (1921a), Axolotl; B. WICHAND, nach MORGAN und SONDHEIM, *Trit. alpestris.*; HART (1918): nach kühlen Sommern überwintern Kaulquappen; Geburtshelferkröten überwintern in Deutschland und der Schweiz als Larven, in Frankreich aber nicht]. Auch künstlich konnte die Larvenentwicklung vielfach durch Kälte verzögert oder beschleunigt werden [L. ADLER, von HART (1920a) zitiert, Kaulquappen; nach TRENDELENBURG und KRAYER (S. 178) indessen auch in Wärme Larvenstadium verlängert; BOETTGER und SCHWARZ, *Trit. taen.*].

Von POWERS in gedeckte Zisternen eingesetzte Larven entwickelten sich sehr langsam und zeigten erst im 4. Sommer Anzeichen der bevorstehenden Umwandlung. Hier wirkten der Einfluß der Knappheit des Futters, der Kühle und Dunkelheit zusammen. Tiere in heller Umgebung (1907) sind besonders lebhaft, und POWERS spricht dem Licht auch einen fördernden Einfluß zu, veranschlagt diesen aber sehr niedrig, da die sich frühzeitig verwandelnden Larven meist keiner großen Wärme und Helligkeit ausgesetzt gewesen waren und auch in bedeckten Behältern die Metamorphose rechtzeitig eintritt. Beim Feuersalamander findet MARX eine hohe Metamorphosebereitschaft bei früh abgesetzten Jungen. Ein Vorversuch deutete auf beträchtliche Hemmung der Verwandlung durch Abschluß des ultravioletten Lichts. Die Metamorphose von Kaulquappen (ABDERHALDEN und HARTMANN) wird durch ultraviolettes Licht beschleunigt. DRIESCH meint, daß kurzwelliges Licht mit Ausnahme der ersten Embryonalstadien allgemein die tierische Entwicklung beschleunige.

2. Nahrungsaufnahme.

Die Temperatur und wohl auch die Lichtverhältnisse beeinflussen Stoffwechsellage und Freßlust. In der Nahrungsaufnahme sieht aber

POWERS das für die Metamorphose von Larven der Ostrasse ausschlaggebende Moment. Diejenigen, die mäßig und regelmäßig fressen, bleiben am längsten larval. Die Qualität des Futters soll neben seiner Menge kaum eine Rolle spielen. Von Pflanzen wurde nur *Lemna minor* genommen; ausschließlich damit genährte Tiere blieben klein und larval. [Auch von A. BRUNK mit Algen genährte *Alytes* (BREHM's Tierleben), wie von EMMET und ALLEN ausschließlich mit *Spirogyra* gefütterte Froschlarven können sich nicht entwickeln.] Die Ursache sieht SWINGLE (1923) in der Jodarmut von *Spirogyra*. Von TORNIER wurde (nach HART 1918) vermutet, daß pflanzliche Nahrung überhaupt für Kaulquappen unzureichend sei; Verf. hat aber einige mit Algen und angefaulten Landpflanzen gefütterte Kaulquappen aufgezogen. Fleichfütterung verzögert nach SPAUL (1923) die Metamorphose von Kaulquappen, wirkt nach KŘIŽENECKÝ und PODHRADSKÝ unberechenbar. Regenwürmer und Rindfleisch sollen die Metamorphose von *A. tig.* stimulieren. Indessen werden darüber keine genauen Versuche angeführt, etwa ein Vergleich von knapp mit Rindfleisch und reichlich mit Kerbtieren gefütterten Larven.

Das einfachste Mittel, die Verwandlung von *A. tig.* künstlich herbeizuführen, war die Entziehung des Futters. (Anuren ähnlich, BARFURTH, *R. esculenta* und *fusca*, nach RŮŽIČKÁ.) RŮŽIČKÁ zeigt, daß der Stoffwechsel hungernder *Tr. crist.* erhöht und die Zahl der Häutungen verdoppelt ist. Schon die unverhornte, larvale Haut wird häufig erneut. Ähnlich WILDER. Aquarientiere, die POWERS im Sommer 1 Tag nicht fütterte, verwandelten sich. Verschiedene Bedingungen, die Verweigerung des Futters zur Folge haben, wie Abschluß von der Wasseroberfläche, oft auch Einsetzen in seichtes Wasser (MORGAN und SONDHEIM müssen sogar zum Landaufenthalt gezwungene verwandelte Tritonen künstlich füttern) und regelmäßig eine übermäßige Fütterung lösen Metamorphose aus. Starke Schenkel und üppige Kiemen rühren von reichlicher Ernährung her und sind daher oft Vorboten der Verwandlung.

Wachstum. Je nach der Nahrungsaufnahme und der Dauer der Larvenzeit haben frisch verwandelte Molche eine verschiedene Größe. Die kleinsten von POWERS gemessenen Exemplare waren 10 cm lang und wogen 3 g. UHLENHUTH hält sich an die „Körperlänge“ von der Schnauze bis zum Hinterende des Kloakenspalts, da der Schwanz in Länge (und Form) stärker variiere als Kopf und Rumpf. Als Durchschnitt gibt er 65 mm an. — In kühler Umgebung entstehen besonders große Molche, denn das Wachstum wird zwar verlangsamt, aber nicht im selben Grad wie die Entwicklung. Temperaturerniedrigung um 10° (UHLENHUTH 1920b) kann ohne merkbare Wachstumshemmung ertragen werden. Noch größer werden neotene Tiere: Stücke, die den ersten Winter im Wasser verbracht haben, sind 20 cm lang, ein Tier, das jahrelang neoten geblieben war,

wurde nach seiner Verwandlung mit 33 cm Länge und 36 g Gewicht zum größten von POWERS' Molchen (gehörte aber möglicherweise der Westrasse an). An Land ist das Wachstum sehr gering und nur im Wasser nach der Fortpflanzung wird wieder viel gefressen.

UHLENHUTH (1920b) sucht nach einer mathematischen Beziehung zwischen den Geschwindigkeiten von Entwicklung und Wachstum. Unter gegebenen Umständen soll das Produkt aus der Wachstumsrate R , ausgedrückt in Tagesmillimetern (Alter bei der Metamorphose dividiert durch die Länge) und dem Alter bei der Metamorphose A konstant sein; $R \times A = k$. Unterernährung und kühle Umgebung hemmen beide das Wachstum, R wird klein. Aber die Larvenzeit A wird in kalter Umgebung verhältnismäßig noch mehr ausgedehnt und k wird groß, durch Unterernährung wird die Larvenzeit dagegen abgekürzt und k wird klein.

POWERS' Ansicht, daß das Temperament einer Larve auf ihre individuelle Metamorphoseneigung schließen lasse, bekommt für uns heute nach der Entdeckung der Rolle von Hormonen eine besondere Bedeutung. Lebhaft Exemplare verwandeln sich früh und träge spät. Manche wilden Larven gewöhnen sich in der Gefangenschaft schwer ein, und bei solchen unruhigen Tieren löst die Gefangenschaft Metamorphose aus. Auch niedriger Wasserstand hat je nach dem Benehmen der einzelnen Tiere entgegengesetzte Folgen. Die meisten Tiere verfallen in Trägheit und machen, soweit sie noch fressen, eine normale oder verlängerte Larvenzeit durch. 3 Stück bleiben lebhaft und verwandeln sich früh.

Im Gegensatz zu SCHUFELDT faßt POWERS seine Erfahrungen dahin zusammen, daß äußere Umstände wohl die Metamorphose auslösen oder ihr Tempo beeinflussen können, die Umwandlung aber, wenn sie erst begonnen habe, unaufhaltsam fortschreite.

3. Luftatmung.

Da M. v. CHAUVIN durch den Zwang zur Luftatmung die Metamorphose des mexikanischen Axolotls herbeiführen konnte und *A. tig.* und *mavortium* sich nach R. W. SCHUFELDT ebenfalls verwandeln, wenn die Sümpfe im Nordwesten von Neumexiko eintrocknen, hat POWERS auch bei der von ihm untersuchten Rasse nach Beziehungen zwischen Atmung und Verwandlung gesucht. Hier liegen die Verhältnisse aber anders. Die Lungenatmung kommt früh in Gang und ist schon für junge Larven lebenswichtig. Erst 2 cm lange Larven sterben, wenn ihnen etwa durch ein Drahtgitter der Zutritt zum Wasserspiegel versperrt wird. Ebenso bleiben ausgewählte ältere Larven mit besonders üppigen Kiemen allein in einem großen Aquarium mit frischem Wasser unter Wasser höchstens 24 Stunden, manchmal aber nur wenige Stunden am Leben. Dafür können die Tiere, wenn

nur der Zugang zur Oberfläche frei ist, in Wasser fortkommen, in dem Elritzen innerhalb weniger Minuten ersticken, und gedeihen in schmutzigen, sauerstoffarmen Viehtränken.

Die Häufigkeit des Luftschnappens wechselt sehr. Bei niedriger Temperatur steigen die Larven seltener auf. Mit dem Herannahen der Metamorphose werden die Abstände nicht kürzer. POWERS fand junge Larven, die oft zur Oberfläche aufstiegen und alte Larven mit prächtigen Kiemen, die ein tiefes Bassin bevölkerten, wurden plötzlich gemeinsam von diesem Bedürfnis ergriffen, bis es nach einigen Tagen ohne ersichtlichen Grund wieder erlosch.

Die Fundorte von in Umwandlung begriffenen Tieren sprechen gegen eine allmähliche Übersiedlung vom Wasser aufs Trockne. Schon im Frühsommer waren sie in 4—6 Fuß tiefem Wasser häufig, an seichten Stellen nahe dem Ufer aber selten. 1 Tier mit Flossen und Kiemen befand sich an Land.

Larven in einem Bassin verbargen sich tags in einer Spalte unter der Ufereinfassung und hielten an dieser Gewohnheit auch fest, als das Wasser soweit gefallen war, daß es den Spalt nicht mehr erreichte. Von einer „Anpassung an das Luftleben“ war aber wenig zu merken. Kiemen und Flossen litten allerdings, schwanden aber nicht wie bei der Metamorphose von der Basis aus, sondern wurden an der Spitze welk. Doch wurden die Flossen auch schlaff und hingen nach der Seite über wie bei mexikanischen Axolotln, die sich verwandeln wollen. Die meisten Tiere gingen ein. POWERS nahm die letzten in Pflege, vermochte aber nur 1 oder 2 zu retten, und diese nahmen schließlich Landform an.

Die Exstirpation der Kiemen einer Seite wird leicht ertragen und die Kiemen nur langsam und unvollkommen ersetzt, die Metamorphose wird aber durch diesen Eingriff nicht gefördert. Das einzig positive Ergebnis bestand in einer ähnlich wie bei der Verwandlung neotener Rassen verzögerten Kiemenreduktion bei Larven in fließendem Wasser, die bis zur Metamorphose den Abschluß von der Oberfläche aushalten konnten oder in stehendem Wasser hin und wieder Zutritt zur Oberfläche erhielten. In der Zwischenzeit verharrten sie regungslos am Grund. — An von der Oberfläche abgesperrten Larven des Feuersalamanders bemerkte v. CHAUVIN erst im Beginn der Metamorphose Erstickungserscheinungen. In kühlem (HUXLEY und HOBGEN, DOMS: in Wärme!), luftreichem Wasser werden die Kiemen mehr als doppelt so lang wie bei im Freien gefangenen Larven. In O₂-Atmosphäre (DRASTISCH) kümmerliche Kiemen mit zweischichtigem Epithel, stielrunder Schwanz. In Stickstoff enorme Kiemenentwicklung, ihr Epithel einschichtig und sehr dünn, Erythrozyten oval. Kiemenepithel wie Erythrozyten kleinkernig. Futter schlecht ausgenützt und auf Schilddrüsenzufuhr ungewöhnlich geringe Erhöhung des Stoffwechsels.

4. Variationen.

POWERS hält den Körper alter Larven für plastisch und die zahlreichen Typen, die sich ähnlich auch bei mexikanischen Axolotln finden, für funktionell bedingt. Er unterscheidet zunächst eine träge, plumpe Mast und Bodenform mit flachgedrückten Beinen und starken Schwimmhäuten und schlanke muskulöse, freischwimmende Larven, die mäßig und regelmäßig fressen. Die Schwimmform besitzt einen langen, hohen und spitzigen Schwanz; Flossen nicht besonders breit. Beine zylindrisch, hängen in Ruhe oder Narkose untätig herab und werden bei raschem Schwimmen an den Leib gepreßt. Zehen lang und spitz, ohne seitlichen Flossensaum. Auch die Beine einer nachträglich zur schwimmenden Lebensweise übergegangenen Larve werden außerordentlich schwach und klein. Es kommt aber nicht zu einer Einschmelzung von Gliedmaßen, wie sie unter besonderen Umständen von KLATT beobachtet wurde. Die typischen schwimmenden Larven verwandeln sich spät und werden meist zu Männchen. Bodenform entwickelt sich meist weiblich. Gelenke der Beine beim Kriechen und in Ruhe gebeugt. Starke Schwimmhaut. Zwischenform behält Gangart von Larven im ersten Sommer bei, die abgespreizten Beine berühren den Grund nur mit den Zehen. — Bei einer Salamanderlarve mit überzähligem Becken der Verf. blieben dagegen die nach oben gerichteten und also gebrauchsunfähigen Beine des Parasiten erst nach der Verwandlung an Größe zurück.

Kopfvarianten auf den Freßakt zurückgeführt. Wenn Daphnien reichlich und Ernährung leicht, hohe Köpfe mit schmalem Maulspalt. Im Dunkeln und bei Mangel an Daphnien schnellen die Larven aufgeradewohl mit aufgerissenem Maul vorwärts und bekommen dadurch ein weites Maul und niedrigen, breiten Kopf. Hunger führt ebenfalls zu breitem Maul und erweitert die Nasenlöcher trichterförmig.

Groteske Formen mit übergroßem Kopf, weitem, enorm stark bezahntem Maul, magerem Rumpf und unterentwickeltem Hirn leben kannibalisch. Manche Stücke verweigern jede andere Nahrung. Diese Larven wachsen rasch, sind empfindlich gegen Temperaturwechsel und Infektionen. Unter ihnen nur ein weibliches Exemplar; Männchen jedoch auch unter normalen Larven in der Überzahl. Meist neoten. Verwandlung langsam und Kiemen spät reduziert. Westrasse? Gewöhnliche Larven lassen sich selten durch Hunger an kannibalische Ernährung gewöhnen, entwickeln sich dann in ähnlicher Richtung, bis sie groß genug sind (18 cm), um ihre Altersgenossen mühelos zu überwältigen. — In letzter Linie soll auch in diesen Fällen die Reaktionsweise des Nervensystems der jungen Larve über Lebensweise und künftige Gestalt entscheiden. Umstimmung schwer, aber möglich; selbst ältere Tiere ändern noch ihren Typus.

Durch die Metamorphose werden die individuellen Unterschiede größtenteils ausgeglichen. Die geringfügigen Varianten der Molche teils von der Larvenform, teils vom Ablauf der Metamorphose abgeleitet. Neue Züge treten an Land kaum auf. Nervensystem besonders konservativ: 3jährige Tiere gehen wie Larven mit gespreizten Beinen, verwandelte „Kannibalen“ behalten ihr träges und heftiges Wesen bei. Im allgemeinen wird die individuelle Eigenart um so mehr verwischt, je langsamer die Metamorphose abläuft, und die einzelnen Organe werden in derselben Reihenfolge angegriffen, in der sie schon bei Larven je nach der Ernährung hypertrophieren oder eingeschmolzen werden. Die Schwimmhaut, die sich in Hunger und Metamorphose als recht widerstandsfähig erweist, bleibt manchmal noch bei grabenden Molchen erhalten.

Eine außergewöhnlich verzögerte wie beschleunigte Metamorphose können sowohl zu einer Entwicklungshemmung [UHLENHUTH (1918f): in Kälte oder bei 30° Zungenbildung unterdrückt, larval angeordnete Gaumenzähne] wie zu einer über das gewöhnliche Maß hinausgehenden Entwicklung führen (POWERS: durch Hunger zur Verwandlung gezwungene wüchsige Sommerlarven bekommen stielrunde Schwänze wie Marmorsalamander, alte Larven, die sich zögernd, scheinbar gegen große innere Widerstände im Herbst verwandeln konnten, vorspringende Unterkiefer).

Beim Molch ist der Schwanz noch am variabelsten. Bei wild gefangenen Exemplaren kaum seitlich komprimiert, wird er bei jahrelang dem Wasser ferngehaltenen ♀♀ völlig zylindrisch. Die bei wasserlebenden Molchen beobachtete Schwanzhypertrophie läßt sich auch durch Mast kriechender und größtenteils auf dem Trocknen lebender Molche erzielen. Ihre Form (♂♂ lange spitze, ♀♀ hohe fleischige Schwänze) ist geschlechtsbedingt, und für gute Ausprägung der sekundären Geschlechtsmerkmale ist reichliche Ernährung Voraussetzung.

b) *Ambystoma tigrinum* (Westrasse). Schwache Neotenie.

Die Tiere bleiben in ihrer Heimat (SWINGLE) „beträchtliche Zeit“ larval und werden zu Experimenten über die künstliche Auslösung der Metamorphose benützt. „Koloradoaxolotl“ reagieren aber viel leichter als die mexikanische Form. SMITH und SMITH (1923): “As is well known, the axolotl in its native habitat may retain its larval condition for long periods, even becoming sexually mature. When treated with thyroid, when placed in unfavorable conditions or when transported to a lower and warmer region it rather promptly metamorphoses.” B.W. SCHUFELDT hat die Verwandlung von *A. marmoratum* und *tig.* im Nordwesten von Neumexiko beobachtet (nach BABÁK 1913e¹) und sieht in der Erwärmung, dem Eintrocknen des

¹ Science (N.Y.) 6, 263 (1885).

Wassers und dem Überangebot an Futtertieren, die sich in den austrocknenden Sümpfen zusammendrängen, beschleunigende Faktoren. Wiederfüllung der Gewässer soll dagegen halbverwandelten Tieren die Rückkehr zur aquatischen Form ermöglichen.

10—35 cm lange Larven, die SWINGLE (1922a) aus Neumexiko bezogen hatte, verwandelten sich in der Zeit zwischen Ende Mai und September und unter mehreren Dutzend Tieren blieb ein einziges neoten. SWINGLE stellt die Tatsache fest, daß das auslösende Moment in diesem Fall die Überfahrt nach New-Haven ist. Alter und Größe der Tiere sind nicht von Bedeutung. Auf die Erörterung des Umstandes, der beim Transport wirksam wird, Hunger oder eine Besonderheiten des Milieus, läßt er sich nicht ein, wendet sich aber gegen die Meinung, daß hohe Lage und Kälte einer Gegend die neotenen Rassen hervorbringe. Neumexiko habe ein mildes Klima und der mexikanische Axolotl werde in Deutschland seit vielen Generationen neoten weitergezüchtet. — Merkwürdigerweise beziehe Nordamerika seine Aquarientiere nicht aus Mexiko, sondern aus Europa.

Zur Frage der Erbllichkeit der Neotenie liegt wenig Material vor. Von neotenen *Tr. taen.* (nur das ♀ neoten?) erhalten BOETTGER und SCHWARZ Nachkommen, die sich verwandeln; M. v. SWINDEREN¹, von MORGAN und SONDHEIM angeführt) von einem neotenen ♀ und einem normalen ♂ 30 Junge, von denen die Hälfte neoten bleibt.

c) *Ambystoma mexicanum*. Ausgeprägte Neotenie.

Mexikanische Axolotl sollen sich nach BREHMS Tierleben in ihrer Heimat zweimal im Jahr fortpflanzen, in Gefangenschaft aber keine bestimmte Laichzeit mehr einhalten. Nach Mitteilungen, die ich der Freundlichkeit von Herrn D. BODENSTEIN verdanke, läßt sich die Fortpflanzung jederzeit, im Frühjahr aber vielleicht besonders leicht, durch Abkühlung des Wassers erzwingen. Land- und Wassertiere v. CHAUVINS aus, wenn man ihre Versuchsserien nummeriert, der VI., Ende April geschlechtsreif. Landtiere kleiner und geschlechtlich aktiver als Wassertiere. — DUMÉRILS Axolotl im Jardin des plantes führten im Februar und 6 Wochen später wieder Paarungsspiele aus und setzten 1 Tag später die Eier ab. Bei einem Paar kräftiger Axolotl findet Verf. im März und April 11 Tage nach dem Abbläichen wieder zwei Spermatothoren und nach weiteren 15 Tagen wieder Laich. DUMÉRILS Larven schlüpften nach 28—30 Tagen, die von Verf. bei 13—14° aufgezogene Brut entwickelte sich fast ebenso langsam. BODENSTEIN findet bei Temperaturen um 15,5 und 24° schon nach 18 und 11 Tagen Larven außerhalb der Eihüllen. (WILDER: *Eurycea*, Entwicklungsstufe der frisch geschlüpften Larven nicht einheitlich. Beunruhigte Embryonen sprengen die Eihüllen früh.)

Die freilebenden Axolotl (H. GADOW 1903², nach SWINGLE) gelten in Mexiko als neoten. SWINGLE (1918b) hebt hervor, daß in der Umgegend des Sees Xochimilco in der Nähe der Stadt Mexiko, der viele Axolotl beherbergt, noch nie ein verwandeltes Tier gefunden

¹ Tijdschr. nederl. dierkd. Ver. 19. (1925).

² Through southern Mexiko; bei Ch. Scribnes a. sons N.Y. (1908).

worden sei und erwägt, ob eine besondere Jodarmut dieses Sees zur Neotenie geführt haben könne. Dagegen vermuten WINTREBERT (1907) und BABÁK (1913e), daß sich die Neotenie erst in der Gefangenschaft herausgebildet habe. Aus dem Namen Ascholotl, auf Deutsch Wasserzwilling, und Malereien von Metamorphosestadien von Fröschen auf Tongefäßen schließt KRUMBIEGEL, daß die alten Mexikaner auch mit der Metamorphose des Axolotls vertraut gewesen seien. Unter gefangenen Axolotln ist die freiwillige Verwandlung außerordentlich selten. JENSEN (nach SWINGLE 1922b) erlebte einen Fall. DUMÉRIL beobachtete die Metamorphose zum erstenmal. Bei seinen späteren Fällen bleibt aber zweifelhaft, ob die Verwandlung durch innere Ursachen eingetreten war, oder weil er einen Teil der Kiemen und Kiemenregenerate 5—6mal abgeschnitten hatte. Unter Tausenden von Tieren, die BABÁK im Lauf von 10 Jahren gezogen hat und in ZAWADOWSKYs großer Zucht (1927a) verwandelte sich keine Larve, und beide Autoren halten den europäischen Stamm daher für vollkommen neoten.

1875—1876 gelang es M. v. CHAUVIN erstmalig, die Metamorphose des mexikanischen Axolotls beliebig herbeizuführen, indem sie den Larven allmählich das Wasser entzog und sie so zur Luftatmung zwang. 6—8 Monate alte Tiere neigen am meisten zur Verwandlung. Die Metamorphose alter Tiere geht im Frühjahr und Sommer (v. CHAUVINs Versuch III, 26 Monate alte Tiere verwandeln sich nach 13monatigem Landaufenthalt bei warmem Wetter mit 12 Häutungen, 1 halbverwandelttes Tier aus Versuch VI, das fast 15 Monate lang bei 12 bis 14° tagsüber an Land gelebt hatte, innerhalb 46 Tagen mit 12 Häutungen) rascher vonstatten als im Winter. Um ihre Tiere für die bevorstehenden Strapazen zu kräftigen, erhöht v. CHAUVIN vor jeder Veränderung die Temperatur auf 17—23° und vermehrt so die Freßlust. Diesen Umstand hat POWERS kritisiert. Von seinen Erfahrungen am nordamerikanischen Axolotl ausgehend, meint er, daß die erzwungene Luftatmung nur indirekt, infolge des sie begleitenden Hungerzustandes wirksam gewesen sei. WINTREBERT und BOULANGER haben aber bei an Land lebenden Axolotln Erfolg, während (WINTREBERT 1907) plötzliche Futterentziehung unwirksam ist. Auch einleitende Temperaturerhöhung ist unwesentlich, erleichtert aber wahrscheinlich die vor- und rückläufige Verwandlung. Bei fastenden Axolotln kommt es nach ZAWADOWSKY und PERELMUTER (1927a), ZAWADOWSKY und LIPTSCHINA (1928b) nur bis zu leichtem Exophthalmos und geringer Flossenreduktion. NOBLE (1924) bringt zwar verschiedene andere Urodelen durch Hunger nicht dazu, die Kiemen vollständig zu reduzieren, *Necturus* tut es aber, wenn auch sehr langsam. WINTREBERT (1907) hält mittleren Feuchtigkeitsgehalt der Luft (halbbedecktes Aquarium) für besonders förderlich. Seine Axolotl gingen gern schon im aquatischen Zustand an Land, besonders, wenn ihnen

ein dunkler Unterschlupf geboten wurde. In feuchtigkeitsgesättigter Luft fühlen sie sich völlig wohl, die Entwicklung führe aber nicht weiter als bis zu einem mäßigen Schwund der Kiemen und Flossen, der sich bei neuerlichem Aufenthalt im Wasser noch nach 2 Jahren wieder ausgleichen könne. Unter allzu trockener Luft leiden Tiere mit unverhornter Haut dagegen so sehr, daß sie sich gleichfalls nicht weiterentwickeln.

HOGBEN kann mexikanische Axolotl nicht durch erzwungene Luftatmung in die *Ambystoma*-Form überführen und UHLENHUTH schreibt (1921a), beim Koloradoaxolotl sei es oft schwer, beim mexikanischen oft überhaupt nicht möglich, auf diesem Weg ans Ziel zu kommen. Mexikanische Axolotl (v. CHAUVIN: $6\frac{1}{2}$ — $7\frac{1}{2}$ Monate alte, 14—16 cm lange Larven des IV. Versuches in kühlem, gut durchlüftetem Aquarium) entwickeln sich unter günstigen Umständen nach der aquatischen Richtung; groß, lange Kiemen, wenig Lungenatmung. „Das Erlernen der Luftatmung“ ist deshalb die Vorbedingung für die Verwandlung und gibt oft, aber doch nicht immer, auch den Anstoß zur weiteren Umformung.

Axolotl jenseits des Metamorphosealters reagieren auf die Sauerstoffverhältnisse nämlich entgegengesetzt wie (vgl. S. 270) larvale Urodelen: in engen Gläsern gehaltene Tiere, die häufig an der Oberfläche Luft aufnehmen müssen, haben schwache Kiemen und hohe Metamorphosebereitschaft (4—6 Monate alte Larven aus Versuch I nach 12—14, 1 schwächeres Tier nach 24 Tagen verwandelt, 24 in großen, mit kühlem, luftreichem Wasser gespeisten Aquarien aufgezogene Tiere des IV. Versuches dagegen in seichem Wasser unruhig, schlagen um sich und verletzen sich die Flossen, gehen dann schließlich freiwillig an Land und müssen zur Fütterung täglich 1 Stunde in Wasser gesetzt werden. Ihre Kiemen bleiben noch wochenlang größer als bei den Larven des I. Versuches während der aquatischen Zeit und die Verwandlung dauert 48—277 Tage). Ein 2 Jahre und 10 Monate altes, völlig zum Axolotl rückverwandelt Tier (Versuch V), das tagsüber in gekochtes Wasser kommt, schnappt heftig nach Luft und geht nach 11 Tagen zum zweitenmal aufs Trockne. Die weitere Entwicklung schreitet im nächsten halben Jahr aber nur sehr langsam vor, um sich dann plötzlich rasch zu beenden (innerhalb 6 Tagen Kiemenstummel und helle Flecken). Zwei von BOULANGER in sauerstoffarmem (mit gekochtem Wasser versetztem fauligem) Wasser gehaltene, etwa 6—8 Monate alte Axolotl steigen dagegen nicht besonders oft zur Oberfläche und gehen nach 19 und 22 Wochen ein.

Den Ablauf der äußeren Veränderungen zeigen BOULANGERS Umrißzeichnungen (Abb. 3) besser als viele Worte. Stadium I stellt das völlig larvale, 10,5—13,8 cm lange junge Tier, Stadium VIII den jungen Molch 2 Wochen nach dem Verlassen des Wassers dar. Beim Übergang von Stadium III zu IV, 8—12 Wochen nach Versuchs-

beginn, muß die *1. Häutung* stattgefunden haben (von BOULANGER nicht vermerkt). Auf Stadium IV hat der Kopf sich verkürzt und

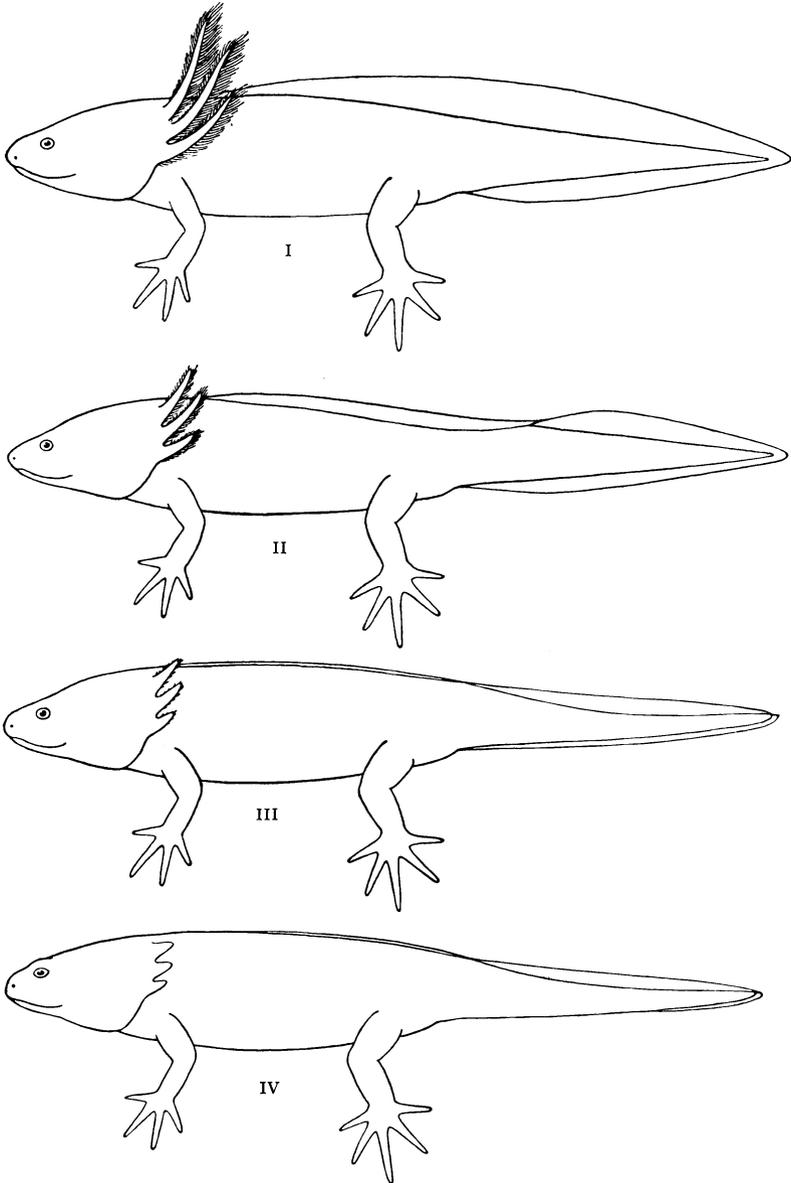
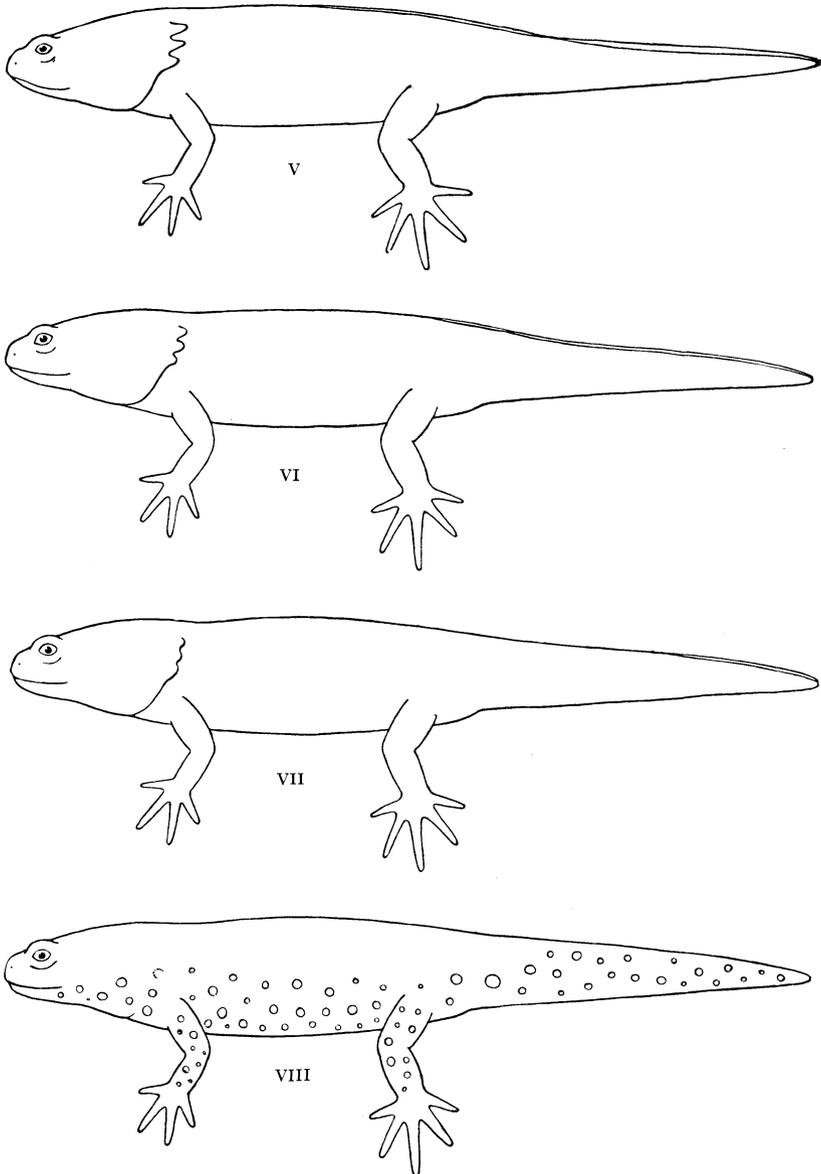


Abb. 3. Übergangsstadien bei der Metamorphose halbjähriger

eine Schwellung über den Augen kündigt die Bildung des Oberlids an. 7—8 Tage später Stadium V, Exophthalmos, Oberlid fertig und

Unterlid im Werden. Nach weiteren 7—9 Tagen, auf Stadium VI, besitzen die Tiere beiderlei Lider, heben den Kopf aus dem Wasser und



A. mexicanum. Natürliche Größe. (Nach BOULANGER 1913.)

gehen, wenn ihnen dazu Gelegenheit geboten wird, aufs Trockne. Nach 2 weiteren Wochen kommt die Umwandlung dann zum Abschluß.

(Zwischen Stadium I und II liegen 2—3, zwischen Stadium II und III 10—20, zwischen VI und VII 1 Woche.) Mit Ausnahme der letzten Stadien hatten die Tiere zweimal wöchentlich gefressen. — v. CHAUVIN gibt für ihre ersten Versuche, zu denen sie ebenfalls halbjährige Larven verwandte, eine viel kürzere Dauer der Umwandlung an. Ihre Tiere machten dabei 7—12 Häutungen durch. Die Fleckenzeichnung stellte sich bei BOULANGERS Ambystomen als letzte Veränderung, bei v. CHAUVINS Tieren schon einige Tage vor Vollendung der Metamorphose ein. Vgl. UHLENHUTH (1918f), S. 258: Erscheinen der Fleckenzeichnung bei sich rasch und langsam entwickelnden Exemplaren der Ostrasse. v. CHAUVIN bemerkt sogar bei wasserlebenden, nicht in Versuch genommenen halbjährigen Larven vorübergehend helle Flecken. Auf diesem Alter machen die Tiere also ein kritisches Stadium durch, wenn die Entwicklungsimpulse auch meist zu schwach sind, um sich durchzusetzen. Besonders deutlich war die Zeichnung bei den Nachkommen von verwandelten Ambystomen (Versuch VII), die häufig nach Luft schnappten. Als einjährige Tiere benutzten einige auch sofort die Möglichkeit zum Verlassen des Wassers, alle 20 häuteten sich nach wenigen Tagen und wandelten sich im Lauf von 10—23 Tagen um.

Frl. v. CHAUVIN glaubt, das Leben der Eltern in Luft oder Wasser bringe bei den Nachkommen die Neigung hervor, im selben Medium zu leben. Ähnlich BABÁK (1913e): in einer die Neotenie begünstigenden Umgebung „vergessen die Molche im Lauf der Generationen sich zu verwandeln“. „Es ist wahrscheinlich, daß auch noch eine andere von den, soviel ich weiß, vier bisher nach Europa importierten Arten die Metamorphose aufgegeben hatte.“ Und KAMMERER will bei Salamandern und Geburtshelferkröten ebenfalls eine Nachwirkung der elterlichen Lebensweise (Brutpflege) feststellen. — Bei Warmblütern (SAINTON und SIMONNET): Federdepigmentierung bei den Nachkommen hyperthyreoidisierter Hühner.

Merkwürdig ist der langsame Ablauf und die abnorme Reihenfolge der Veränderungen bei Larven, die (5 von 7 Versuchen) vorher noch nicht an Luftatmung gewöhnt waren. Luftatmung kommt ziemlich rasch (Versuch III in 12 Tagen) in Gang und einige Zeit später gehen die Tiere mit langen Flossen und Kiemen schon an Land. Danach schreitet die Entwicklung dann oft monate- oder jahrelang außerordentlich langsam weiter oder scheint stillzustehen. (Bei einem Tier in Versuch II 18 Wochen, bei 3 Tieren in Versuch III 13 Monate.) Derartige Tiere sind später Semiambystoma genannt worden. Ein täglicher Aufenthalt im Wasser trägt dazu bei, diesen seltsamen Zustand beständig zu machen. Die Flossen werden schlaff und ihr Vorderende weicht zurück. Die Schwanzflosse kann lang breit bleiben. Das $2\frac{1}{2}$ jährige Semiambystoma aus Versuch V hat nach 15 monatigem Landaufenthalt einen um die Hälfte

vershmälerten Schwanz. Flossenkamm schmal, hängt schlaff zur Seite und zieht nur über $\frac{1}{3}$ des Rückens; larvaler Kopf mit flachliegenden Augen und larvale Haut; Kiemenäste kurz, auf dem Trocknen an den Körper gepreßt, tragen an der geschützten Innenseite einige Fransen. In seichtes Wasser eingesetzt, ist dieses Tier während der ersten 10 Tage unruhig, blaß (Melanophoren ballen sich nach Adrenalinausschüttung), frißt kaum und vermag sich nur kriechend fortzubewegen. Ebenso ungeeignet sind die Semiambystomen für den Landaufenthalt, denn ihre schlüpfrige Haut hält Fremdkörper fest und trocknet leicht aus. POWERS und v. CHAUVIN suchen derartige Tiere daher durch Bürsten und Besprengen zu schützen. Trotzdem gehen manche Stücke ein. Die Semiambystomen müssen zum Teil im Wasser gefüttert werden und pflanzen sich, solange sie auf diesem Übergangszustand verharren, nicht fort. (In Versuch VI vier bei 12—14° und nachts im Wasser gehaltene Tiere mit 3 Jahren $8\frac{1}{2}$ Monaten noch unfruchtbar.)

Wie langsam die Entwicklung noch nach der Häutung vorschreiten kann, zeigt die Umwandlung eines der oben erwähnten vier Semiambystomen aus Versuch VI: am 8. I. zu ununterbrochenem Landleben gezwungen. 20. I. erste Häutung, Flossen und Kiemen erhalten, Haut dunkel und glänzend. Wieder Wasser geboten, in dem sich das Tier auch jede Nacht über aufhält, angewöhnte oder angeborene Neigung? Vgl. POWERS' Tiere in Erdsplatt. Ende März noch dunkle, glänzende Haut. Ab 25. 4. begibt das Tier sich nur noch vor den Häutungen ins Wasser. Anfang Mai Exophthalmos, Lidbildung, Hornspitzen an den Zehen, Kopfform larval, Kiemenstümpfe, Schwanz noch schmalen Flossensaum. Mitte Juli *Ambystoma*-Haut mit matten weißen Flecken, noch kurze Kiemenstummel. Bis zum Schluß der Kiemenpalten Mitte August 64mal gehäutet. — Ein Tier WINTREBERTS (1908a, b) fühlt sich nach $5\frac{1}{2}$ monatigem Landaufenthalt im Wasser sofort wieder wohl, frißt und schnappt selten nach Luft, nimmt aber im allgemeinen Molchform an, verliert Flossen und Schwimmhäute und macht fetzige Häutungen durch. Die hintere Hälfte der Vomerzähne fehlt noch beim Tod nach 8 weiteren Monaten, Zunge vorhanden, aber Zungenbeinapparat fast larval. Kiemen werden zuerst sehr üppig, gehen später verloren; beim Tod Kiemenpalten im oberen Teil noch offen, von den kleinen Opercula bedeckt. Hoden groß und Kloake dick.

Ein Rückschlag zur neotenen Form verläuft rascher. Bei dem erwähnten Semiambystoma aus Versuch V röten sich die Kiemen im Wasser am 2. Tag, und am 6. Tag sprossen neue Fäden und die Flossen richten sich wieder auf. Am 30. Tag ist die Rückverwandlung vollkommen, das Tier munter und kräftig und seine Kiemen länger als die mancher von jeher im Wasser lebender Axolotl. Zwei 3 Jahre und $8\frac{1}{2}$ Monate alte Semiambystomen aus Versuch VI, die noch an das

Wasserleben gewöhnt waren, deren Kiemen aber doch $\frac{2}{3}$ ihrer ursprünglichen Länge eingebüßt haben, fressen und schwimmen sofort, nach etwas über 1 Woche erholen sich Flossen und Kiemen, und die Haut hat metallisch glänzende Flecken, aber erst nach 4 Monaten, im Mai, ist die Axolotlform völlig erreicht. Körpergröße und Kiemenlänge bleiben hinter dem Maß von Altersgenossen zurück. BOULANGER Rückkehr aus Stadium II (kein stationärer Zustand, daher nicht mit den CHAUVINSCHEN Versuchen vergleichbar) innerhalb 8 und 15 Tagen. Auch von Stadium III aus Rückkehr rascher als Metamorphose. v. CHAUVIN bemerkt indessen, der Rückschlag lasse sich schwerer auslösen als die Vorwärtsentwicklung und gelinge nur ausnahmsweise auch bei anderen Urodelenarten. Die Entwicklung 6—8 Monate alter, schon halb verwandelter Axolotl vermag WINTREBERT (1907) durch Zurückbringen ins Wasser nicht mehr aufzuhalten. v. CHAUVIN: *gehäuteten Axolotln*; BOULANGER: auf Stadium IV, "critical stage", *Rückbildung nicht* mehr möglich.

V. Experimentelle Eingriffe in den Hormonhaushalt.

a) Zufuhr von Schilddrüse.

1. Verlauf der Metamorphose.

Einen zusammenfassenden Bericht, namentlich über die von ihm selbst und die von B. ROMEIS ausgeführten Kaulquappenversuche, bringt F. GUDERNATSCH (1933). — Außerhalb des Stamms der Wirbeltiere vermag die Schilddrüse noch bei Ascidien die Verwandlung herbeizuführen (WEISS, *Ciona* in Lösung), bei Insekten aber nicht.

BABÁK und LAUFBERGER (1913e) fanden die Verfütterung von 4 Bissen trockener Rinderschilddrüse im Lauf einer Woche an „schon etwas erwachsene *Ambystoma*-Larven“ ausreichend, um die Metamorphose herbeizuführen. HART (1917, 1920b) wiederholt ihren Versuch „an Hunderten von jungen Axolotln“. Bei 2 erwachsenen Axolotln HUXLEYs dauerte die Verwandlung 6 Wochen. Nach 4 Wochen hatten sie das kritische Stadium hinter sich, 1 Woche später hatten sie die Kiemenresorption vollendet, aber erst nach einer weiteren Woche verließen sie das Wasser. Junge Tiere HUXLEYs und HOGBENS brauchten 24—32 Tage, erwachsene bis $1\frac{1}{2}$ mal solange. Nach HUXLEY und CREW veranlaßt eine Thyreoidemahlzeit mexikanische Axolotl, schon nach 10—12 Tagen an Land zu gehen oder bleibt völlig wirkungslos. NAGEL verfüttert an etwa 60 g schwere Axolotl mit der Schlundsonde mit 3tägigen Abständen 5mal 0,2 bis 0,4 g Thyreoiddispert (Krause) oder Thyroxin in etwas Wasser. In Thyreoidinlösung bemerken B. M. und E. V. ZAWADOWSKY (1926) starke individuelle Unterschiede und die Metamorphose dauert mindestens 25—40 Tage. 0,1 g Thyreoidin pro Liter hatte gute Wirkung, die Schwelle zur Auslösung der Verwandlung schien bei 0,000001 g

zu liegen [Kaulquappen, ROMEIS, nach H. ZONDEK (1924b) noch durch Thyroxin in 5 milliardenfacher Verdünnung ein wenig beeinflußt; *Bufo* (ALLEN 1932a) durch Thyroxin 1 : 200 000 000 nach 18 Tagen verwandelt]. (B. M. ZAWADOWSKY und Mitarbeiter 1927c) 10 g schwere Axolotl verwandeln sich innerhalb 3—4 Wochen nach Injektion von 0,03—0,1 mg Thyroxin in die Leibeshöhle, nach Injektion der für die Metamorphose nötigen Mindestmenge von 0,01 mg dauert die Umwandlung 9 Wochen. Mit artfremden Schilddrüsen oder thyroxinspeichernden Geweben implantierte halbjährige Tiere brauchen 3—6 Wochen (ZAWADOWSKY und PERELMUTER 1927a) und erreichen in der 2. oder 3. Woche Phase 1 (s. unten). Während sich freiwillig umwandelnde Axolotl vor oder nach Beginn der Kiemenreduktion an Land gehen und erst später in das kritische Stadium treten und sich häuten, spielt sich die durch Schilddrüse erzwungene Verwandlung im Wasser ab, und der Verlust von Kiemen und Flossen fällt in die Endstadien.

Durchgangsstadien von erwachsenen (2jährigen, 19—20 cm langen, 70—80 g schweren) Exemplaren von ZAWADOWSKY und LIPTSCHINA (1928b) beschrieben und abgebildet (Abb. 4). Neotenes Tier: Kiemenfäden im Mittel 1,0—1,3 cm lang, etwa 6,3 % der Körperlänge. Rückenflosse entspringt vor dem Schultergürtel, ihre Länge macht etwa 76 % der Körperlänge aus. **Andeutungen** der Metamorphose, wie sie auch infolge ungünstiger Verhältnisse aller Art [ZAWADOWSKY und Mitarbeiter (1927c), Tyrosin- oder Tryptophaninjektion; ZAWADOWSKY und PERELMUTER (1927a), Gifte] eintreten können, stellen sich nach 8tägigem Aufenthalt in $\frac{1}{10}$ % Thyroxinlösung ein. Undeutlicher Exophthalmos, leicht reduzierte Kiemenblättchen und Kiemenstrahlen, Rand der Rückenflosse verdickt. 8—18 Tage nach Versuchsbeginn **1. Phase** der Metamorphose erreicht. Deutlicher Exophthalmos. Kiemenstrahlen mehr verkürzt, anfangs noch reich befranst, aber bald kümmerlich. Fäden noch 40—50 % der anfänglichen Länge. Flossen dickrandig, verschmälert, manchmal nur noch 10 % der Anfangshöhe; ihr Vorderende weicht zurück. In der **2. Phase**, vom 18. bis 26. Tag ab, Exophthalmos maximal. Kiemenstrahlen auf die halbe Länge, 3,5—2 % der Körperlänge reduziert. Blättchen gehen meist verloren. Flossen schmal, Vorderende weicht von dicht hinter dem Schultergürtel bis zur Rückenmitte oder Becken zurück, 73—55 % der Körperlänge. Matte Flecken auf Rücken und Seiten. Am 34.—39. Tag (gehäutet?) **3. Phase**: Exophthalmos maximal, Kiemenstrahlen noch 1—2 % der Körperlänge. Schwanzflosse beginnt am Becken und weicht noch mehr zurück. Schwanzende spitzt sich zu. Fleckung deutlich. Kopf und Rumpf nehmen *Ambystoma*-Form an. — Nach NAGEL verschmälert sich während der Rückbildung des Kiemenapparats die Schädelbasis, der Kopf verkürzt sich und die Kiefer kommen zur Deckung (Röntgenaufnahmen). In den Ausnahmefällen, in denen Schnauze den vordern Rand des Unterkiefers nicht erreicht, Überdosierung vermutet. — **4. Phase** beginnt nach 55—66 Tagen. (Entspricht zusammen mit der 3. Phase den + + + ASIMOFFS. 1. und 2. Stufe stimmen in beiden Einteilungen überein.) Höckerförmige Kiemenreste 0,9 % der Körperlänge, offene Spalten. Dicke, schmale Flossen umsäumen den Schwanz. **5. Phase** (ASIMOFF + + + +): Spalten geschlossen, Rückenmitte vertieft.

Zur Auswertung von Thyroxinpräparaten bieten Axolotl Kaulquappen gegenüber die Vorteile (JENSEN 1920a), daß sie sich nicht

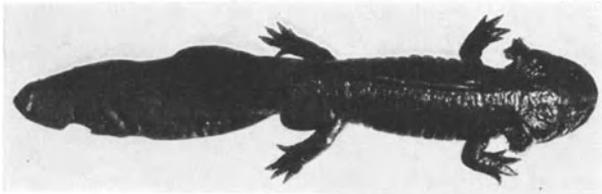
spontan verwandeln, das ganze Jahr verfügbar sind und (ZAWADOWSKY und PERELMUTER 1927a) nur auf „zusammengesetzte organische Jodverbindungen“ reagieren. Zu geringe Gaben rufen erst am Ende der 3. oder in der 4. Woche leichten Exophthalmos hervor, ohne daß die Verwandlung weitere Fortschritte macht. Auch rechtzeitiges Auftreten der 1. Phase wagen die Autoren nicht zu werten. Erst einen starken, von Kiemen- und Flossenschwund



a



b

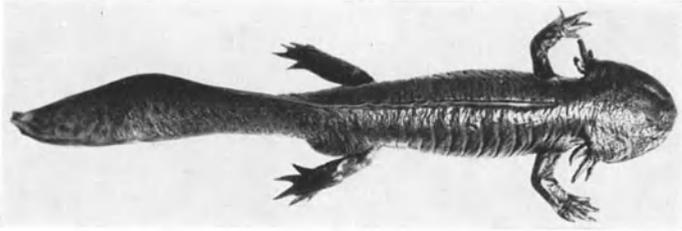


c

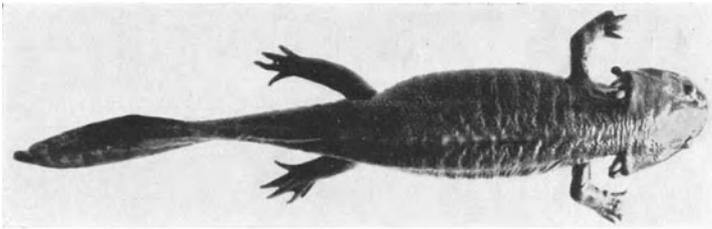
Abb. 4a—f. Übergangsstadien 2jähriger mexikanischer Axolotl in Thyroxinlösung. a Axolotl, b Andeutungen
(Nach ZAWADOWSKY)

begleiteten Exophthalmos betrachten sie als spezifische, diagnostisch verwertbare Schilddrüsenwirkung. Da sich die 4. Phase weniger regelmäßig einstellt als die früheren, suchen sie die Versuchstiere nur bis zur 2. oder 3. Phase zu führen. 6—8 Monate alte, 7—10 g schwere Axolotl am geeignetsten. Wegen der individuellen Schwankungen erfordert jede Prüfung 4—5 Axolotl. ZAWADOWSKY und PERELMUTER halten Implantation für exakter als Verfütterung. Die zu untersuchende Substanz durch einen dorsalen seitlichen Schlitz in die Leibeshöhle gesteckt und Wunde durch 1—2 Stiche mit Seide

geschlossen. Steriles Arbeiten zwar unmöglich, Instrumente aber wiederholt in 96%igem Alkohol gewaschen. Fehlerquellen sind das Ausfließen von Blut, das nach Seruminjektionen Hormonverlust bedeuten kann und Verletzungen der Eingeweide — die Lungen treten leicht durch die Wunde aus —, die die Heilung verzögern und der *Saprolegnia*-Infektion den Boden bereiten.



d



e



f

der Metamorphose, c Beginn der 1., d der 2., e der 3., f der 4. Phase der Metamorphose. und LIPTSCHINA 1928.)

Die Wirksamkeit implantierten Schilddrüsengewebes von verschiedenen Vögeln und Säugetieren (ZAWADOWSKY und NOWIKOWA 1928c) ist dem Gewicht proportional und unabhängig von der Art des Spenders. Hühnerdrüsen den andern untersuchten Arten unbedeutend überlegen. 50 mg Gewebe haben bei 4—8 g schweren Larven sichere Metamorphosewirkung. [Stoffwechsel von Mensch und Kaninchen (SWINGLE und MARTIN 1927) durch Säugerschilddrüsen mehr erhöht als durch Schildkröten- und Alligatorgewebe von gleichem Jodgehalt.]

Nach Implantation artgleicher Schilddrüsen Erfolg ungewiß: 2 Schilddrüsen reifer Ambystomen nach 6 und 8 Wochen noch wohl-erhalten unter dem Operculum und im Peritoneum (HOGBEN 1923a) und Wirte völlig neoten. Schilddrüsenexstirpierte Koloradoaxolotl (SWINGLE 1924) verwandeln sich nicht nach Reimplantation der Schilddrüse oder von 2 Schilddrüsen aus vorgeschrittenen Meta-morphosestadien oder der Schilddrüse eines eben verwandelten Ambystomas, 2—3 larvale Schilddrüsen dagegen mitunter wirksam.

UHLENHUTH (1921b) vergleicht das Verhalten von Kaulquappen und Axolotln gegenüber dem Schilddrüsenhormon. Kaulquappen reagieren um so rascher und auf um so geringere Dosen, je älter, also näher der freiwilligen Metamorphose sie sind. Axolotl dagegen im Alter von $\frac{1}{2}$ Jahr oder wenig darüber, in dem der Zwang zum Landleben noch am ehesten Erfolg hat, auch für das Hormon am empfindlichsten. Später steigt die Schwelle wieder. Ebenso ZAWADOWSKY und ZAWADOWSKY (1926). Pro 100 g Körpergewicht braucht JENSEN (1920b) für 3jährige, 70 g schwere Tiere doppelt soviel Jodothyrin wie für 1jährige, 35 g schwere. Wachstum und Ent-wicklung werden entgegengesetzt beeinflußt. Im Gegensatz zur för-dernden Thyroxinwirkung ist (KUHN, 1933) die Wachstumshemmung bei den jüngsten, noch nicht geburtsreifen Salamanderlarven am stärksten.

Nicht neotene Arten reagieren rascher als mexikanische Axolotl auf das Schilddrüsenhormon. In $\frac{1}{100}$ % Jodothyrinlösung (also der auch von ZAWADOWSKY und ZAWADOWSKY angewandten Konzen-tration) verwandeln sich (UHLENHUTH 1921b) 30 mm lange, 35 Tage alte *A. op.* nach 7, *A. mac., tig.* und (1922) 20 cm lange Koloradoaxolotl nach 13 Tagen. Die behandelten *A. op.* waren bei der Verwandlung auf die Länge von 24 mm eingeschrumpft, die Kontrollen 60 mm lang und 86 Tage alt geworden. In anderen Fällen (GRANT 1930a) beginnt die Umwandlung von *A. op.* erst 4—30 Tage nach der Schilddrüsen-zufuhr und vollendet sich innerhalb 24 Stunden. 4—5 Tage früher läßt sich an der Lockerung der Haut und andern Zeichen erkennen, daß die Häutung bevorsteht. In Fällen plötzlicher Umwandlung fallen Atrophie der Schwanzflossen, Häutung und Herausbildung der Zeichnung zusammen. Bei langsamer sich umbildenden Exemplaren kann die Zeichnung sich schon 1—11 Tage vor der Flossenatrophie ausbilden und die Häutung bis zu 3 Tage nach der Flossenatrophie erfolgen. Durch das Zusammentreten der Pigmentzellen werden in den Zwischenräumen die Bildungszellen der azinösen Drüsen sichtbar, sind aber noch mikroskopisch klein.

2. Semiambystoma.

Vor der 1. Häutung (ZAWADOWSKY und PERELMUTER 1927a; vor dem Eintritt der 4. Phase) kann die Metamorphose zum Stillstand

kommen oder wieder zum Axolotl zurückführen. NAGEL findet bei Tieren, die Rückenkamm und Kiemenblättchen schon verloren haben, noch ununterbrochene Hormonzufuhr aus einem Depot (z. B. Darm) im Körper des Tiers oder durch wiederholte Injektionen nötig, um den Fortgang der Umwandlung aufrechtzuerhalten. JENSEN beschreibt 1921a die „demi-métamorphose“ eines Axolotls, der mit 3 Jahren (wohl versehentlich 3 Wochen angegeben), als er 75 g schwer war, eine Jodokaseinjektion erhalten hatte. Die Metamorphose beginnt 1 Monat später und kommt nach einem weiteren Monat zum Stillstand. Nach 1jährigem Landaufenthalt bewahrt das Tier larvale Schwanzflossen, Schwimmhaut an den Hinterfüßen, Maul, larvale Gaumenzähne, Fehlen der Zunge, Kiemen und Kiemenbögen, larvale Färbung an Bauch und Schwanzseiten. Die Gestalt, das Fehlen der Rückenflosse und die beweglichen Lider sind molchartig. Drei weitere Tiere mit Flossenresten setzen nach einer Pause die Entwicklung schließlich fort. Eine Rückkehr von dieser Stufe hält JENSEN nicht mehr für möglich.

BLACHER (1928a) führt aus, daß die Gewebe der Amphibien zweierlei Trägheit besitzen, ein Beharrungsvermögen in Ruhe und ein Beharrungsvermögen in der Bewegung. Die gewebspezifische „static inertia“ hat er durch die Ermittlung der Reizschwelle und der Thyreoidinkonzentrationen, die für die Umwandlung der einzelnen Organe optimal sind, an Kaulquappen verschiedener Rassen festgestellt. — Kurze Einwirkung von Thyreoidinlösung auf Axolotl, die zu niedrigen Metamorphosegraden führt, überwindet bloß die Trägheit der Ruhe, und nach Aussetzen des morphogenetischen Reizes, nämlich in reinem Wasser, bilden sich die Veränderungen zurück. [Vielleicht liegt der vielfach, z. B. von SWINGLE (1923) an schilddrüsenimplantierten ausgewachsenen Kaulquappen von *R. cat.* und *R. clam.*, beobachteten metamorphischen Stase von Kaulquappen dieselbe Ursache zugrunde — den Tod führen JORDAN und SPEIDEL auf Anämie, Erschöpfung der larvalen Milz und Niere durch den hohen Bedarf an Blutkörperchen zurück.]

Nach Überschreiten eines toten Punktes erwerben die zur Entwicklung angeregten Gewebe „dynamic inertia“ und die Entwicklung geht in reinem Wasser weiter. Die selbständige Metamorphose von Transplantaten gehört hierher. SWINGLE (1922b): Schilddrüsenexstirpation nach Beginn der Kiemen und Flossenreduktion unterbricht die Metamorphose von Koloradoaxolotln nicht. Trotz der Anregung der Gewebe läßt sich — BLACHER: Exstirpation des Hypophysenhauptlappens auf vorgeschrittenen Stadien von Axolotln und Rippenmolchen — noch die Entwicklungsrichtung umkehren. Als Grenzfall, wenn der morphogenetische Reiz nur zur Überwindung der Beharrung in Ruhe hinreicht, entsteht das Semiambystoma. In

Thyreoidinlösung $1/20000$ konnte dieser Zustand $1\frac{1}{2}$ Jahre lang erhalten werden.

Bei nicht neotenen Rassen ist die dynamic inertia offenbar sehr groß.

3. Verhalten der einzelnen Organe.

Bei verschiedenen Arten von Kaulquappen steigt die Empfindlichkeit für das Schilddrüsenhormon nach BLACHER (1928a) in der Reihenfolge Vorderbeine, Hornkiefer, Körper, Schwanz, Darm; bei sehr frühen Stadien nach ALLEN (1932a, *Bufo halophilus*) 1. Darm verkürzt; 2. Hinterbeine, Umfärbung der Gallenblase, Zunge gebildet und Hornkiefer abgeworfen; 3. Rumpf und Schwanz verkürzt. — Vorzeitig verwandelte Fröschen sehr klein und wässrig, Schilddrüse, Hypophyse, besonders Zwischenlappen und Thymus unterentwickelt. Pankreas und Vornierenreduktion wenig gefördert, keine vorzeitige Urnierenentwicklung. Blutbildung in der Leber weniger lebhaft als bei normalen Fröschen. Ausgewachsene Kaulquappen von *R. cat.* bilden (JORDAN und SPEIDEL) nach Schilddrüsenfütterung Vorderende der Urniere nicht zurück; Hämatopoëse in Milz und Niere beschleunigt. Intakte wie schilddrüsenlose Kaulquappen (HOSKINS und HOSKINS 1920 *R. silv.*) besitzen lufthaltige Lungen.

Beine von der Schilddrüse abhängig. 1. Nach Entfernung der Schilddrüse (ALLEN 1917, *R. pip.*) oder Hypophyse (P. E. SMITH 1916a, *R. boylei*) bleiben die Beinknospen indifferent oder (HOSKINS und MORRIS, Schilddrüse von *R. silv.* vor Beginn der Blutzirkulation extirpiert) entstehen überhaupt nicht. 2. Förderung durch Behandlung mit Schilddrüse oben erwähnt. 3. Differenzierung der Hinterbeinknospen der partiell neotenen Larven von *R. cat.* und *clam.* nach SWINGLE (1923) das erste sichtbare Anzeichen für die Tätigkeit der körpereigenen oder implantierten Schilddrüse; Schilddrüsen von Kaulquappen mit indifferenten Beinknospen erweisen sich im Implantat als völlig inaktiv.

Schilddrüse schilddrüsengefütterter Kaulquappen nach JENSEN (1920b) kolloidarm, zellig infiltriert, Parenchym atrophisch. Durch Jodothyribehandlung (ROMEIS, bei GUDERNATSCH 1933, S. 1533) Schilddrüse anfangs gefördert, bei der Metamorphose aber eher klein, Epithel plasmaarm und pigmentiert, in den kleinen Follikeln schwach färbbares Sekret. Bei *temporaria*-Quappen in Jodlösung oder Schilddrüsenextrakt (CLEMENTS) ist die Thyreoidea an Größe variabel und reich vaskularisiert, das Kolloid vakuolig. Mit Ausnahme der verringerten Höhe des Epithels sprechen alle Anzeichen für eine Erhöhung der Aktivität.

Bei geschwänzten Amphibien reagieren vor allem Haut und Kiemen (UHLENHUTH 1918f) schnell und sicher auf Schilddrüsenhormon. Die Organe, die keine strenge Abhängigkeit von der Verwandlung zeigen, Farbkleid [mit Jodothyrin behandelte Marmorsalamander UHLENHUTHs und GRANTs (1930a) und KUHNs mit Thyroxin injizierte Salamanderlarven färben sich nicht aus. Thymusgefütterte überalterte Larven (UHLENHUTH 1921a) tragen erwachsenes Farbkleid], Zunge und Gaumenzähne werden nicht so regelmäßig beeinflusst. Die Beine entwickeln sich unabhängig. Nur HOSKINS und MORRIS bemerken nach frühzeitiger Thyreoidektomie bei *A. punct.* manchmal eine Wachstumshemmung. Embryonenfragmente von *Diemyctils torosus* differenzieren sich selbständig (HOLMES). Hinterenden ohne Herz,

Schilddrüse, Thymus und Hypophyse bilden einen Schwanz und Beine mit wohlgeformten Zehen, zeigen Fluchtreflex und entwickeln sich weit über das Stadium hinaus, in dem normale Larven zu fressen beginnen.

Auf 3 malige Injektion von 0,06 mg Thyroxin innerhalb 12 Tagen (KUHN 1933) reagiert bei den jüngsten Salamanderembryonen mit Fadenkiemen vor allem die Haut. Infolge ihrer übermäßigen, auf die tiefen Schichten übergreifenden Verhornung kommt die Drüsenentwicklung jedoch früh zum Stillstand. Die Versuchstiere gehen ein. Da sie sich viel an der Oberfläche aufhalten, glaubt KUHN auf vorzeitige Ausbildung der Lungen schließen zu dürfen. Embryonen, die vor Versuchsbeginn den Dottersack schon aufgezehrt haben, nehmen Landform an. Schon 3 Wochen nach Versuchsbeginn sind die Kiemen spalten geschlossen. Merkwürdig ist eine vorübergehende Senkung der Reaktionsbereitschaft der Gewebe bei geburtsreifen Larven mit gefiederten Kiemen. Die Schilddrüse hat um diese Zeit die Follikelbildung vollendet und tritt nach der Geburt in die Phase der Stauung ein.

Im Verhalten der Keimdrüsen stimmen geschwänzte und ungeschwänzte Amphibien überein. Spermiogenese bei sich freiwillig verwandelnden Axolotln und Ochsenfroschlarven (SWINGLE 1923) zuweilen schon vor der Metamorphose, demnach vor Beginn der Schilddrüsenaktivität, und bei schilddrüsenlosen (Exstirpation, ALLEN 1917; HOSKINS und HOSKINS 1919; Parthenogenese, LOEB; I von SWINGLE gefundener Riese) Kaulquappen reifen die Spermien. Umgekehrt sind weder schilddrüsenbehandelte Anuren noch Urodelen fröhreif. Von MORGAN und SONDHEIM im Winter 2mal wöchentlich mit Schilddrüse implantierte erwachsene *Tr. viridescens* häuten sich prompt, ohne in den 10—27 Tagen, die sie überleben, ihre Kiemen zu reduzieren und die sekundären Geschlechtsmerkmale auszubilden.

Eine geringfügige Förderung hat KRICHEL bei Kröten aufgedeckt. Die Unterschiede zwischen der Keimdrüse und BIDDERS Organ beginnen sich während der natürlichen Metamorphose auszuprägen und Verfütterung thyreoidaler Substanzen an Larven ruft Migration der Keimzellen und Pigmentierung der Keimdrüsen hervor. BEAUMONT (1929) vermutet, daß die Schilddrüse auf die Entwicklung der Kloakenpapille (präpuberales Geschlechtsmerkmal) von *Triton* Einfluß habe.

Exstirpationsversuche, zum Teil an Transplantaten von älteren Spendern, haben gezeigt, daß das larvale *Regenerationsvermögen* vom Gesamtorganismus induziert wird und bei Anuren kurz vor der Verwandlung erlischt. Mit Zufuhr verschiedener Inkretdrüsen nach GUDERNATSCH (1933) wechselnde Erfahrungen. Nach HERRELL und SPEIDEL (bei HERRELL) hemmt Schilddrüsen- oder Hypophysenbehandlung zur Zeit der Schwanzresektion die Regeneration; nachträgliche Schilddrüsenbehandlung führe zu überstürzter, mangelhafter, Hypophysenbehandlung zu hypertrophischer Regeneration. Schwanzlurche vermögen noch in der Landform verlorene Glieder und Schwänze zu ersetzen. Schilddrüsenexstirpation (WALTER, nach

GUDERNATSCH) hemmt, Thyreoidin (BLACHER und BROMLEY 1931, verwandelte Rippenmolche mit abgeschnittener Schwanzspitze in Lösung $\frac{1}{10000}$) und Pituglandol Roche (BELKIN 1934c, Extremitäten von 3—4 Monate alten Axolotln) beschleunigen die Regeneration.

Neotene Arten. Da der 6. Aortenbogen von *Necturus* verodet und Koloradoaxolotl nach Ligatur des die Lungen versorgenden Ventralastes des 6. Aortenbogens auf Schilddrüsenbehandlung sich bloß häuteten, ohne die Kiemen einzuschmelzen, sieht F. H. FIGGE in der Funktionsfähigkeit der Lungen eine Voraussetzung für die Kiemenreduktion bei lungenatmenden Molchen. Beim Axolotl (GARBER) verhindert Lungenexstirpation indessen nicht die Metamorphose nach Verfütterung von Schilddrüse und auch *Necturus* (s. S. 274, Hunger) vermag unter Umständen seine Kiemen zu reduzieren. JENSEN (bei *Necturus* und *Proteus*), HUXLEY und HOGBEN (bei *Necturus*) und SACHS (bei *Proteus*, *Siren*, *Amphiuma*) haben zwar mit Anwendung von Schilddrüse oder Schilddrüsenpräparaten keinen Erfolg (Pigment und Schwanzspitze unverändert, Kiemen unbedeutend kürzer; JENSEN: auch Flossen leicht verschmälert). Aber NOBLE und RICHARDS (1930) beobachten auf Schilddrüsenfütterung an *Siren* sowohl Kiemenatrophie und Schwanzreduktion wie einige Tage später die Häutung. Die LEYDIGSchen Zellen gehen an Zahl stark zurück, und es entsteht ein kräftiges Stratum corneum. In mindestens 0,05% iger Jodothyrynlösung (NOBLE 1924) häutet sich *Necturus* innerhalb weniger Tage. A. B. GÜTMANN (1926)¹, nach BLACHER (1928b): Metamorphose durch Adrenalin-Thyroxinbehandlung von *Necturus*. Unbehandelte *Necturus*, die aufs Trockne gesetzt werden (DAWSON nach GRANT 1930a) häuten sich ebenfalls, stoßen aber nur flockige, also kleine und weiche Hautstücke ab.

WEIGL: Axolotlhaut auf Salamandern; REIS: auf *Ambystoma*, *Triton* oder Salamander verpflanzte Haut vom Olm verwandelt sich.

Die Gewebe perennibranchiater Molche vermögen also noch auf Schilddrüsenhormon zu reagieren und BABÁKS alter Plan, auf diesem Weg nie dagewesene Tierformen künstlich zu schaffen, ist verwirklicht worden.

4. Stoffwechselwirkung und Schädigung.

Ausgewachsene Kaulquappen des Ochsenfrosches sterben innerhalb 20 Tagen nach Implantation der Schilddrüse eines frisch verwandelten Tiers derselben Art (SWINGLE 1923) als fast fertige Fröschen. Noch heftiger wirken artfremde Implantate von erwachsenen *Diemyctilus*. SCHULZE: *R. fusca*, artfremde Implantate wirksamer, werden rascher resorbiert.

Axolotl, die viel Schilddrüse gefressen haben (HUXLEY und HOGBEN) sind sehr stark exophthalmisch und verlieren soviel Sub-

¹ Metamorphosis in *Necturus maculatus* by means of thyroxin-adrenalin treatment. Anat. Rec. **34** 133 (1926).

stanz, daß ihr ganzer Körper beträchtlich kleiner wird. Spontane Bewegungen selten und ungewöhnlich heftiger Fluchtreflex. Viele Versuchstiere gehen ein; die jüngsten sind am wenigsten widerstandsfähig. Vier $\frac{1}{4}$ Jahr alte Exemplare vermögen sich noch zu verwandeln, sterben dann aber auch. Verwandelte Tiere ertragen das Hormon besser als Larven, und pathologische Erscheinungen, wie übermäßiger Exophthalmos und Erregbarkeit der Versuchstiere, gehen nach der Verwandlung zurück. Auf der anderen Seite läßt sich die Anfälligkeit der Larven durch Exstirpation der Schilddrüse (JENSEN 1921 b) noch weiter erhöhen.

Die CO_2 -Produktion (NAGEL) steigt bei 60 g schweren Axolotln nach Aufnahme von 0,2—0,4 g Thyreoiddispert oder Thyroxin in Ruhe (vor der Messung einige Minuten in 4 % iger Urethanlösung betäubt oder pro 100 g Tier $\frac{3}{100}$ mg Curare in den Wulst der Rückenmuskulatur injiziert, wo die Resorption schneller erfolge als im Peritoneum) für 5—7 Tage pro Stunde und 100 g Tier von 2,6 auf über 3 bis zu 4,37 mg. In späten Metamorphosestadien im Wasser erreicht die Kohlensäureabgabe zwischen 7,41 und 9,79 mg und beträgt am 5. Tag nach dem Verlassen des Wassers noch (ohne Narkose) 5,17—6,92 mg. Das Gewicht der Versuchstiere nimmt bis zur Metamorphose stetig ab. Nach einmaligen Gaben von 1 mg Thyroxin vergehen 5—8 Tage, ehe der Abfall einsetzt und dieser verläuft sehr steil. — Die Analyse von am 5. und 8. Tag getöteten Axolotln ergibt einen gegen die Kontrollen (85,69 %) um 5 % erniedrigten Wassergehalt und vermehrten Alkalibestand; Asche und HCl-Fraktion kaum merkbar erniedrigt.

Da die Jodwirkung auf Kaulquappen durch Brom nicht zu ersetzen ist, Jod dagegen noch nach Exstirpation der Schilddrüse die Metamorphose herbeiführt, hat SWINGLE (1918 b) ursprünglich das Jod selbst für das Hormon angesehen und geglaubt, die Funktion der Schilddrüse beschränke sich darauf, das Jod der Nahrung besser auszunützen. Er bekämpfte KENDALLs Meinung, daß jodfreie Stoffe (Aminosäuren, Proteine, Kreatin, Kreatinin) beim Ausfall der Schilddrüse den Grundumsatz auf 60 % der normalen Höhe halten könnten. ROMEIS führt die spezifische Wirkung auf eine unbekannt Verbindung zurück, deren Kraft durch Jodaufnahme sehr verstärkt werde. UHLENHUTH (1918 e und bei SWINGLE) legt mit JANNEY einerseits dem umsatzsteigernden Schilddrüsenhormon je nach der Dosis verschiedene Wirkung bei und nimmt andererseits auch qualitative Unterschiede des Sekrets an. Auf minimale Mengen nach anfänglichem Gewichtsverlust Eiweißansatz, da Assimilation auch gefördert, durch größere Dosen bekomme die Dissimilation das Übergewicht. Unter abnormen Verhältnissen liefere die Schilddrüse eine jodfreie, hochgiftige Substanz, vielleicht Tryptophan, die zehre, ohne die Entwicklung anzuregen.

Metamorphosewirkung verschiedener Substanzen.

Wirksam sind außer frischer und getrockneter Schilddrüse (= Thyreoidin) Thyreoglobulin und dessen stoffwechselsteigernde

Spaltprodukte [nach BAUMANN durch saure Hydrolyse gewonnenes Jodothylin (JENSEN 1920a; UHLENHUTH; Thyroxin, JENSEN 1921b; SWINGLE 1923 u. a.)]. Noch immer wird darüber gestritten, ob die Bindung der wirksamen Gruppe an Eiweiß ihre Kraft erhöhe. Selbst bei Kaulquappen, die auf Jod in den verschiedensten Formen ansprechen, finden BLUM, LEHMANN und LEISTNER (1933) Thyreoglobulin dem Thyroxin quantitativ überlegen. Durch fraktionierte Fällung mit Ammonsulfat besonders wirksames „Elityran“ abgetrennt, maximaler Jodgehalt, wenn die Spender nicht jodbehandelt waren, 1,2%. In zweiter Linie kommen jodierte Eiweißkörper und Aminosäuren; zu 5% jodiertes synthetisches „Jodtropon“ (SUNDER-PLESSMANN auf Axolotl, KÄER auf Kaulquappen von *R. temp.*). Entfernung des in dem Präparat enthaltenen Dijodtyrosins würde den Erfolg noch sehr verbessern. JENSEN (1920b, 1921a) verwandelt erwachsene mexikanische Axolotl durch Injektion von Jodokasein, halbjährige Tiere auch durch Jodserumalbumin und Jodserumglobulin. Jodovoalbumin und Jodgliadin unwirksam. SWINGLE (1922b, 1924) thyreoprive Koloradoaxolotl durch Jodserumglobulin, Jodofibrin und Jodtyrosin; Gliadin und Edestin binden das Jod nur locker und fördern die Metamorphose nicht. TITAJEW (bei ZAWADOWSKY und Mitarbeitern 1927c) hat mit jodiertem Eiweiß keinen Erfolg. Verfütterung von Jodtyrosin (HIRSCHLER 1919¹, nach SWINGLE) wirkt zwar auf mexikanische Axolotl, aber (JENSEN, nach SWINGLE 1923) weniger energisch als Schilddrüse. Azetyliertes Thyroxin wirkt nicht mehr auf Säuger (GADDUM, nach TRENDELENBURG und KKAYER, S. 44, ein + -Ergebnis an Ratten), wohl aber (ZAWADOWSKY 1933) auf Vögel und Amphibien (Koloradoaxolotl, SWINGLE 1924 und 1926). JENSEN 1920b löst durch Dijodtyrosin nicht Metamorphose aus. Injektion von bis zu 30 mg Dijodtyrosin oder Dijodtryptophan (ZAWADOWSKY und PERELMUTER 1927a) oder Einsetzen von wattenwickelten Dijodtryptophankristallen (ZAWADOWSKY und Mitarbeiter 1928a) in die Leibeshöhle von Axolotln verursacht bloß Exophthalmos und leichte Flossenreduktion. Durch größere Dosen Dijodtyrosin erreichen ABELIN (1921², nach ZAWADOWSKY und Mitarbeiter 1927c) und ZAWADOWSKY (1933, 40—45 mg nötig) aber volle Metamorphose. Die Wirksamkeit ist etwas höher als in anorganisch gebundenem Jod.

Jodfreie Eiweißkörper und Aminosäuren ermöglichen die Metamorphose nicht. SWINGLE (1923) schilddrüsenlose Larven von *R. silv.* mit Tyrosin gefüttert; ABDERHALDEN und HARTMANN durch Tyrosin bloß geringfügige

¹ Sur la métamorphose provoquée de l'Axolotl à l'aide de l'iode et des expériences apparentées. Kosmos 1919.

² Über den Einfluss spezifisch gebauter Jodverbindungen auf die Metamorphose von Froschlarven und Axolotln. Biochem. Z. 116, 138—164 (1921).

Förderung des Wachstums, Zystin wirkungslos. Tyrosin und Globulin (SWINGLE 1922b) fördern schilddrüsenlose Koloradoaxolotl nicht (vgl. aber S. 281). Brom vermag das Jod nicht zu ersetzen; SWINGLE (1922b): Dibromtyrosin beim schilddrüsenlosen Koloradoaxolotl (1918a), Kaulquappen von *R. silv.* LE CONTE in Bromlösung.

Auf anorganisch gebundenes Jod reagieren Urodelen schwer. JENSEN (nach SWINGLE) (1923) verzeichnet bei Axolotln ein negatives Ergebnis. 12 cm lange Exemplare, die von HUXLEY und HOGBEN mit Jodkali bestäubtes Fleisch zu fressen bekommen, bleiben larval. Larven des Feuersalamanders verkürzen in $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{10000}$ gesättigter Lösung bloß die Kiemen, am meisten in $\frac{1}{100}$ gesättigter Lösung. (Die beiden Larven in $\frac{1}{10}$ gesättigter Lösung fressen nicht, und eine von ihnen stirbt am 2. Tag.) Neben der durch die Schilddrüse vermittelten Jodwirkung nehmen die Autoren in diesem Fall mit SWINGLE eine direkte Reaktion der Gewebe an. — HIRSCHLER und ABELIN kommen durch Lugol-lösung als Zusatz zum Medium oder Injektion zur Landform des mexikanischen Axolotls, SWINGLE 1924 bis zur Häutung und leichtem Exophthalmos beim Koloradoaxolotl. Wiederholung der Versuche durch ZAWADOVSKY und Mitarbeiter 1928a führt im besten Fall bis zum Semiambystoma; die übrigen Tiere erholen sich wieder oder sterben, je nach der Dosis. Bei HIRSCHLER verlief ferner Jodoforminjektion oder (bei ZAWADOVSKY und Mitarbeiter 1928a) Jodimplantation +, ebenso bei BLACHER und BELKIN (1927b) das Einsetzen von 0,5—3 mg schweren Jodkristallen in die Bauchhöhle 8 Monate alter Axolotl oder Molchlarven. UHLENHUTH (1929b) hält bei dem HIRSCHLERSchen Implantationsversuch spontane Metamorphose nicht für ausgeschlossen, da die Kontrolle auch nicht völlig larval blieb. Er selbst bemerkt bei verschiedenen *Ambystoma*-Larven nach intensiver Jodbehandlung eine Entwicklungshemmung.

Pro Kopf wurden in manchen Fällen bis zu 40 mg verfüttert, also weit mehr, als BLACHER und BELKIN implantiert hatten. *Tigrinum*-Larven vom 39. Tag ab in jodhaltigem Wasser (dem Liter wurden von 0,05 auf 0,35 ccm steigende Mengen einer m/20 alkoholischen Jodlösung zugesetzt), gezogen und manchen Tieren überdies durchschnittlich 1,2 mg schwere Kristalle in Regenwurmstückchen gereicht. Nur eines der bloß in Lösung gehaltenen Tiere (b 4, Häutung nach 69 Tagen) konnte sich verwandeln; es war 113 Tage alt, und der Körper ohne Schwanz maß 15 Tage später 53,5 mm. 2 Kontrollen häuteten sich mit 110 und 106 Tagen (ihre Körperlänge betrug 61,4 und nach 6 Tagen 59,8 mm). Alle Versuchstiere waren etwas kleiner als gleich alte Kontrollen und in der Entwicklung zurück. Das am längsten behandelte Tier, d 5, war im Alter von 141 Tagen noch larval, wenn auch deutlich exophthalmisch. Es hatte 102 Tage in Jodlösung zugebracht und 23 Kristalle gefressen. — 17 *A. mac.*, die erst auf vorgeschrittenem Larvenstadium in die Lösung kamen und nicht oral behandelt wurden, entwickelten sich wie die Kontrollen.

Die Entwicklung von Kaulquappen wird durch organische und anorganische Jodverbindungen sehr beschleunigt. [SWINGLE, Quappen von *R. silv.* LE CONTE in Jodlösung; SPAUL (1928), schnelle Entwicklung, aber

hohe Sterblichkeit; nach SWINGLE (bei UHLENHUTH 1918e) und ALLEN (1919a) Fütterung von kristallinem Jod.] Schon frischgeschlüpfte Larven (GROEBBELS) entwickeln sich überstürzt oder (*Bufo*) sterben. Eientwicklung bei *Rana* verlangsamt, bei *Bufo*, wohl infolge der schützenden Schleimhülle, nicht beeinflusst. Nur selten beobachtet ROMEIS (bei GUDERNATSCH 1933) auch die hemmende Wirkung von Jodkali, die bei Schwanzlurchen überwiegt. Bei einzelnen Kaulquappen blieb nämlich die Körperform larval und die Beine schwach. — Jodzufuhr setzt selbst schilddrüsenlose Kaulquappen in den Stand, sich zu entwickeln (ALLEN 1919a, SWINGLE 1923), nur sind größere Gaben erforderlich und die jungen Fröschen nicht lebensfähig. Der Verlust der Schilddrüse, Hypophyse oder Schilddrüse + Hypophyse (ALLEN 1919b) hemmt die Beinentwicklung im selben Grad. Jodfütterung (ALLEN 1919a) erhöht das Volum des Kolloids in der Schilddrüse etwas und fördert vor allem das Wachstum der Beine. Die übrigen Organe entwickeln sich nur zögernd. SWINGLE faßt die bis 1926 vorliegenden Ergebnisse dahin zusammen, daß auf Anuren jeder jodhaltige Stoff eine schilddrüsenartige Wirkung ausübe, während beim Säuger diese Wirkung ebenso an eine bestimmte Konstitution wie an den Jodgehalt gebunden sei. (LOEB und HAVEN: Wirksamkeit von Jodkali auf Dicke und Mitosenzahl der Haut des Meerschweinchens durch die Schilddrüse vermittelt.)

KAUFMANN (nach UHLENHUTH 1921b) bringt ein neotenes *A. tig.* durch *Salizylsäure* zur Verwandlung.

Verschiedentlich, so von A. LIPSCHÜTZ, wurde die Metamorphose durch *Prostata* beschleunigt. Zehrende und giftige Wirkung im Verhältnis zur Entwicklungsförderung nach MACHT viel geringer als bei der Schilddrüse; Förderung nach RICCITELLI ebenso stark wie bei der Schilddrüse. HUXLEY und HOGBEN haben mit Verfütterung an 12 cm lange Axolotl ein — Ergebnis.

Verfütterung oder Implantation von *Nebennierenrinde* an Axolotl hat nach ESKIN Schilddrüsenveränderungen und Verwandlung zur Folge.

Epiphyse (ADDAIR und CHIDESTER, mit 14tägigem Zwischenraum 2mal gepulverte Zirbel gereicht) regt die Metamorphose von *Bufo americana* an; Sterblichkeit hoch. Doch liegen auch Mitteilungen über Entwicklungshemmung (s. TRENDELENBURG und KRAYER, S. 472) bzw. (ADLER) Beschleunigung nach Exstirpation vor. 4—9 Monate alte Axolotl HUXLEYS und HOGBENS reagierten nicht auf die Verfütterung.

Das *Endostyl* und andere Organe von *Ciona* (SPAUL 1928) ändern die Entwicklung von Kaulquappen nicht ab.

Verschiedenen Substanzen ohne selbständige Metamorphosewirkung wird die Eigenschaft zugeschrieben, die Wirksamkeit des Schilddrüsenhormons abzuändern. Einige Beispiele seien angeführt.

Es fördern:

Substanz	Tier	Autor	Bemerkungen
Adrenalin	Kaulquappen	ROHRER, nach O. GESSNER (1928)	HUXLEY und HOGBEN: Axolotl nicht geför- dert. Kiemen reich durchblutet
Cholesterin	„	ABDERHALDEN und HART- MANN	
Ergotamin	1jährige Lar- ven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	
H ⁺	Larven von <i>R. fusca</i>	H. ZONDEK und UCKO (1924)	In neutralem Wasser noch langsamere Ent- wicklung als in alkali- schem
K ⁺	Kaulquappen	H. ZONDEK und REITER (1923)	KOSMIN und RESNIT- SCHENKO bestätigen nicht; Innenmedium bleibe unverändert
	Axolotl	ZAWADOWSKY (1933)	
Phenol	1jährige Lar- ven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	
Stearin und Pal- mitinsäure und ihre Na-Salze	Kaulquappen	ROMEIS (1924)	
Vigantol	Larven von <i>Bufo</i> , <i>Alytes</i> , <i>Salamandra</i>	O. GESSNER (1932)	

Es hemmen:

Substanz	Tier	Autor	Bemerkungen
Alkohol	Larvale <i>R. temp.</i> , <i>Bufo</i> Larvale <i>R.</i> <i>temp.</i> , Axolotl	O. GESSNER (1928) SPAUL (1928)	Träg, überheftiger Fluchtreflex. Sterben in 2/3 iger Lösung vor Vollendung der Meta- morphose
Antithyreoidin (Möbius)	Larvale <i>R. temp.</i>	O. GESSNER (1928), RENTZ, nach GESSNER	Aus Serum thyreoid- ektomierter Tiere
	Kaulquappen Axolotl	E. KÄER BELKIN (1934b)	
Antithyreokrin	„	G. ASIMOFF	Aus Serumthyreoid- ektomierter Tiere

Substanz	Tier	Autor	Bemerkungen
Azetylcholin . . .	1jährige Larven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	
<i>Blut</i>	Kaulquappen	ROMEIS (Biochem. Z. 141 , (1923), nach ZAWADOWSKY und PERELMUTER (1927a)	Hemmung in vivo und in vitro. LEWIT und Mitarbeiter (TRENDELLENBURG und KRAYER (S. 67), Wirkung an die Verabreichung zu gleicher Zeit und auf gleichem Weg mit der Schilddrüsensubstanz gebunden
Serum	Axolotl Kaulquappen	F. BLUM (1931) EUFINGER, WIESBADER und SMILOVITS	
Ca ⁺⁺	„	H. ZONDEK und REITER	1/2‰ige Lösung hemmt Wirkung von Schilddrüse und Thymus, 1‰ige kehrt sie um
Cholesterin . . .	Axolotl Kaulquappen	BLUM (1931), ZAWADOWSKY (1933) SAEGESSER	Siehe S. 296
Chinin	„	LENHART bei HYKEŠOVÁ und KŘÍŽENECKÝ	
Dijodtyrosin . . .	„	KÄER	
<i>Fette</i>	„	HYKEŠOVÁ und KŘÍŽENECKÝ	Damit ausgeschüttelte Thyroxinlösung wird abgeschwächt
Hundemuskelbouillon . . .	Kaulquappen von <i>R. temp.</i>	GROEBBELS	
Olivenöl	Kaulquappen	SAEGESSER	Starke Thyroxinlösung aber gefördert
Ölsäure	„	ABDERHALDEN und HARTMANN	Wirkung schwach
Oleinsäure . . .	„	ROMEIS (1924)	
Ungesättigte Säuren	„	Bei GUDERNATSCH (1933)	Meist Hemmung
Insulin	1jährige Larven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	2 Stunden in Thyradenlösung 0,05% vorbehandelt
	Axolotl	Nach LAQUER	

Substanz	Tier	Autor	Bemerkungen
Milch	Axolotl	BLUM (1931)	
Mitteldarmdrüse vom Krebs . .	Kaulquappen	ROMEIS, nach HYKEŠOVÁ und KŘÍŽENECKÝ	
Muscarin	1jährige Lar- ven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	Lösung $1/250000$
Narkose	Larvale <i>R. temp.</i>	SPAUL (1928)	In Urethan $1/250$ Ver- zögerung erst nach 10 Tagen
Pilokarpin	1jährige Lar- ven von <i>Alytes</i>	W. GESSNER	In Lösung $1/100000$
Phosphate	Kaulquappen von <i>R. esc.</i>	ABELIN	Wirkung gering und un- sicher, nur im alkali- schen Gebiet
Zyankali	Larvale <i>R. temp.</i>	SPAUL (1928)	HAFFNER (TRENDELEN- BURG und KRAYER (S. 168) erkennt da- gegen nur eine Hem- mung der Spontan- metamorphose an

Die schädigenden Einflüsse der Schilddrüse kommen bei kohlehydratreich ernährten oder in kalter Umgebung lebenden Amphibienlarven (UHLENHUTH 1921b) wenig zur Geltung. Die Histologie weist auf Hyperfunktion der Schilddrüse und die spontane Metamorphose von Kaulquappen ist nach ADLER (nach TRENDELENBURG und KRAYER, S. 178) beschleunigt, bei *Bufo* (nach HIRSCHLEROWA) verlangsamt. Selbst die fördernden Einflüsse — BELKIN (1934a): des Thyroidins auf *temporaria*-Larven bei 7° ; VAN SLYKE (TRENDELENBURG und KRAYER, S. 98): von Injektionen mit Schilddrüsen suspension an aquatische *Trit. vir.* bei $6-10^{\circ}$ — können aufgehoben werden. Die Wärmehemmung der Spontanmetamorphose nach ADLER dagegen von Schilddrüsenatrophie begleitet. Die Schilddrüse soll selbst wachstumsfördernde Bestandteile enthalten [ROMEIS (1924) und bei GUDERNATSCH (1933) Nucleoproteide, entfetteter Azetonextrakt von Thymus und Thyreoidea]. GROEBBELS gleicht die Entwicklungshemmung von Kaulquappen, die mit feucht auf 120° erhitztem (Zerstörung von Vitamin A, vielleicht auch B) Pizidin ernährt werden, durch frischen und noch wirksamer durch gleichfalls erhitzten Schilddrüsenextrakt aus, ohne daß die üblichen Nebenerscheinungen eintreten. X-Strahlen (SPAUL 1928) führen zu leichter Schrumpfung und in Kombination mit Jod, Schilddrüsen- oder Hypophysenextrakt steigern sie die giftige und bremsen die fördernde Wirkung dieser Stoffe.

Die Wirkung eines Lipoidzusatzes beruht in vielen Fällen auf Adsorption des Schilddrüsenhormons. Der Körper des Huhns (ZAWADOWSKY und BESSMERTNAJA 1927b, ZAWADOWSKY und PERELMUTER 1927a: Hühner zu verschiedenen Zeiten nach Fressen von Trockenschilddrüse geschlachtet und ihre Organe an Axolotl verfüttert) speichert es vor allem in Blutserum, Leber und Niere, in zweiter Linie in Hirn, Ovar, Pankreas und Milz. Beim Säugetier (ROMEIS; ABELIN und SCHEINFINKEL, nach TRENDELENBURG und KRAYER, S. 81) verschwindet zugeführtes Thyroxin innerhalb weniger Stunden. Die Galle schilddrüsenbehandelter Hunde nach ZAWADOWSKY (1933) hormonreich; der Harn enthält noch mehr Jod, aber in einer wenig aktiven Form. — Mit Blut geschütteltes Thyroxin wird unwirksam und ein Zusatz von Blut schützt Kaulquappen, die in einer Thyroxinlösung leben (ROMEIS). Das Blut kann nach SAEGESSER durch den Äther-Alkohol-extrakt des Blutkuchens (REID-HUNT-Reaktion) oder Cholesterin (Kaulquappen) ersetzt werden. Bei der von BLUM empfohlenen Schutzkost spielt neben Eiweißknappheit und Kalzium noch ein spezifischer Faktor mit, vielleicht ebenfalls ein cholesterinartiger Körper.

Auch die Wirksamkeit des schilddrüsenanregenden *Hypophysenhormons* (EITEL und LOESER, Meerschweinchen) wird durch Serumpräparate verhindert.

Gegenüber anorganischem Jod zeigen geschwänzte Amphibien größere Ähnlichkeit mit Säugetieren als ungeschwänzte; im Verhalten gegenüber Adrenalin und mehreren Alkaloiden (UHLENHUTH 1921b) stimmen aber die inkretorischen Organe von Froschlurchen und von Säugetieren überein. Adrenalin, Atropin und Pilokarpin intraperitoneal oder zum Medium (UHLENHUTH und SCHWARTZBACH, UHLENHUTH und KARNS 1928a und b) beeinflussen weder Verwandlung noch Schilddrüsenhistologie von larvalen und erwachsenen *A. tig.* und *Notophthalmus torosus*. Auf Pilokarpin Schleimsekretion, Erbrechen und Defäkation. Die Häutung erwachsener, schilddrüsenloser *Tr. vir.* (ADAMS und GIERSON 1932) nach einer Thyroxininjektion wird durch Pilokarpin + Natriumnitrit oder Atropin nicht gestört. Durch Epinephrin wie durch Ephedrin — Hautzirkulation vermindert und erhöht — geringe Verzögerung. Aus der Unwirksamkeit sympathikotroper wie parasymphatikotroper Mittel schließt UHLENHUTH, daß die Schilddrüse von Molchen sowohl vor wie nach Aufnahme ihrer Aktivität nur durch die Hypophyse gesteuert werde. Das Nervensystem spiele dabei entweder überhaupt nicht mit oder reagiere anders als beim Warmblüter.

Im allgemeinen stimmen die Erfahrungen über die Beeinflussung der Metamorphose durch verschiedene Umstände zu der Auffassung (B. ZONDEK, W. GESSNER, UHLENHUTH 1921b) Azidose → Dissimilation → Sympathikotonus → Zunahme der Schilddrüsenaktivität.

6. Funktion der larvalen Schilddrüse.

Bei Anuren ist schon die larvale Entwicklung von der Schilddrüse abhängig; daraus ergibt sich von selbst, daß die Anurenschilddrüse früh tätig ist. Allerdings bleibt ihre Funktion bei der Kaulquappe in der Regel schwach und wird erst vor der Metamorphose lebhafter (HUXLEY und HOBGEN: Amphibien in Metamorphose immer exophthalmisch). Die Differenzierung der Hinterbeine (ROMEIS, nach GROEBBELS; SWINGLE 1923, vgl. S. 62) bezeichnet den Beginn der Schilddrüsenaktivität und Schilddrüsenimplantate von älteren Spendern führen den Wirt auf dessen Stufe. Bei Schreifroschlarven (INGRAM 1930) arbeitet die Schilddrüse am stärksten, wenn die Hinterbeine 24 mm lang geworden sind; beim Ochsenfrosch und Wasserschfrosch scheint sie unmittelbar nach der Verwandlung am aktivsten. (SWINGLE 1923, Implantat tödlich; HIRSCHLEROWA, Histologie). Kaulquappen von *Bufo* in kühlem Wasser, in viel geringerem Grad von *R. temp.* bei gewöhnlicher Temperatur nach HIRSCHLEROVA trotz äußerst tätiger Schilddrüse spät verwandelt. Rassenmäßig bedingte wie durch niedrige Temperatur herbeigeführte Verlängerung der Larvenzeit beruhen also in diesen Fällen auf der mangelnden Reaktion der Körpergewebe.

Bei den geschwänzten Amphibien läßt sich über die Rolle der Schilddrüse während der Larvenperiode wenig aussagen, denn junge Tiere zeigen unter gewöhnlichen Bedingungen nach Exstirpation keine Ausfallserscheinungen, und Experimente ergeben (s. S. 289) bloß gesteigerte Hinfälligkeit nach Zufuhr von Jod in anderer Bindung als in Form von Thyroxin oder Schilddrüse. Schilddrüsenzufuhr (SPAUL 1925) verbessert die Jodverwertung durch intakte Axolotl. Schilddrüsenreimplantate (SWINGLE 1922b, beim Koloradoaxolotl von 5 Fällen 3 +) oder artgleiche Implantate (vgl. auch S. 284. 7 Fälle +. 1924 Injektion der Masse von 2—3 Drüsen mehrmals +. Drüsen später Metamorphosestadien oder frischverwandelter Tiere wirken *nicht* stärker als von Larven. Erwachsene *Tr. vir.* häuten sich aber nach ADAMS, RICHARDS und KUDER nach Reimplantation) haben kein sicheres Ergebnis. Dagegen führt Verfütterung der Schilddrüse oder artfremde Implantation und damit Resorption zur Verwandlung: SWINGLE (1922b und c), Bruchstücke der Schilddrüse mehrjähriger Koloradoaxolotl in Kaulquappen von *R. silv.*, teilweise nach Exstirpation der Schilddrüse und Hypophyse. NOBLE (1924): Verfütterung der Schilddrüse von *Siren* an Axolotl und von *Necturus*. SWINGLE (1922b) und GRANT (1930b): Thyreoidea und Hypophyse von *Necturus* liefern aktive Implantate. Derartige Beobachtungen bestätigen UHLENHUTH's Theorie (1921a), die Schilddrüse von Molchlarven entnehme der Nahrung Jod und verarbeite es zu Hormon, speichere dieses aber und beginne erst kurz vor der Metamorphose zu sezernieren. Bei neotonen Arten bleibe die Sekretion aus. Mit Ausnahme von JENSEN (1920b, die Schilddrüse beginne bei $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ jährigen Axolotln zu entarten, sie sei bei erwachsenen neotonen Stücken meist klein und bestehe aus wenig Follikeln mit halbflüssigem, schlecht färbbarem Inhalt) schildern die verschiedenen Autoren die sekrethaltigen, in situ aber inaktiven Schilddrüsen von *Ambystoma*-Larven und Axolotln

als anatomisch gut ausgebildet und kolloidhaltig. Sie bestehen (UHLENHUTH 1927) aus dünnwandigen Schläuchen. HUXLEY und HOGBEN: Axolotl mittelgroße, histologisch normale; *Siren* außergewöhnlich große Schilddrüse. Auch die Schilddrüse von *Necturus* schildert PLATT (bei HUXLEY und HOGBEN) nicht als degeneriert, UHLENHUTH (1928c) vergleicht aber ihre zerstreuten, häufig am Hyoid festgewachsenen Follikelgruppen mit der verkümmerten Schilddrüse des texanischen Höhlenmolches, *Typhlomolge* RATHBURNI (plethodont, EMERSON, nach HUXLEY und HOGBEN: Schilddrüse fehlt). Bei *Proteus* findet LEYDIG (nach HUXLEY und HOGBEN) nur median eine 3—15 Follikel umfassende Schilddrüse.

Die Sekretstauung in der aquatischen Schilddrüse nötigte zu dem Postulat eines übergeordneten Faktors, der die Kolloidentleerung auslöse. UHLENHUTH (1918a): wenn sich im Organismus von *Ambystoma*-Larven eine gewisse Menge "excretor substance" angesammelt hat, schüttet die Schilddrüse ihr Sekret aus. Neotenie (1918f) entweder die Folge geringer Empfindlichkeit der Gewebe für das Schilddrüsenhormon oder der Schilddrüse für die Exkretorsubstanz. Kälte (1921a) senkt nicht die Empfindlichkeit der Schilddrüse, sondern verlangsamt die Bildung des „releasing factors“ in der Hypophyse. Die Empfindlichkeit der jugendlichen Schilddrüse steigt während der 1. Phase an bis zur Zeit der größten Metamorphosebereitschaft, darauf folgt eine Umkehr zu einer 2. Phase, in der die Schilddrüse „altert“ und ihre Empfindlichkeit wieder sinkt.

P. E. SMITH (1919b) bezieht den Ausfall der Metamorphose bei hypophysopriven Kaulquappen schon auf die Verkümmerng der Schilddrüse und ALLEN (1919b) sagt im gleichen Jahr, die Hypophyse übe die Kontrolle über die Schilddrüse. Die Schilddrüse hypophysenloser Kaulquappen wächst anfangs normal und bildet Kolloid, gibt aber, während sie ja bei normalen Kaulquappen von einem gewissen Alter ab sezerniert, kein Hormon ab. Daher differenzieren sich die Beinknospen nicht, und die Tiere bleiben auf dem Kaulquappenstadium stehen. SWINGLE (1923): Kaulquappen von *R. cat.* und *clam.* neoten aus Mangel an „Aktivator“.

Es erhebt sich nun die Frage, was den "releasing mechanism" des Hypophysenhauptlappens (UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1928a) und damit die Metamorphose in Gang setzt. UHLENHUTHs alte Auffassung, wonach die Exkretorsubstanz fortlaufend gebildet wird, aber erst zur Wirkung kommt, wenn ihre Menge eine bestimmte Schwelle überschreitet, gibt eine mögliche Antwort. Durch Beobachtung der histologischen Veränderungen nach Implantation eines Hypophysenhauptlappens von *R. pip.* in 45 mm lange Larven von *Necturus* hat GRANT (1930b) nachgewiesen, daß die Schilddrüse dieser perennibranchiaten Form noch reaktionsfähig ist. Transplantation der Hypophyse von *Necturus* (GRANT, CHARIPPER) erweist ferner ihren Gehalt an thyreotropem Hormon. Da die Schilddrüse unter natürlichen Umständen aber niemals aktiviert wird, muß also

entweder ein Mißverhältnis zwischen der Empfänglichkeit der Schilddrüse und der Sekretion der Hypophyse vorliegen, oder es ist noch ein weiterer übergeordneter Faktor nötig, um das thyreotrope Hormon der Hypophyse in Freiheit zu setzen. Die Ansätze zur Metamorphose nach Hypophysektomie (s. S. 304, 305, 310) sprechen in diesem Sinn. — Da bei Kaulquappen nach Hauptlappenimplantation die Schilddrüsenzellen schon anschwellen, ehe das Kolloid im Lumen abnimmt und weiterhin sowohl Umfang wie Kolloidgehalt der Schilddrüse zunehmen, gehen INGRAM (1930) und ALLEN (1932b) weiter als UHLENHUTH, indem sie dem wirksamen Bestandteil der Hypophyse nicht nur die Anregung zur Ausschüttung aus den Schläuchen, sondern auch zur vermehrten *Bildung* des Sekrets innerhalb der Zellen zuschreiben.

b) Zufuhr von Hypophyse.

Die Metamorphosewirkung der Hypophyse wurde nicht wie bei der Schilddrüse durch direkte Beobachtung entdeckt, sondern aus dem Larvalbleiben der 1914 von ADLER hypophysektomierten Kaulquappen erschlossen. Dieser Versuch war von R. GOLDSCHMIDT im Abschluß an Beobachtungen an natürlich notenen Kaulquappen suggeriert worden. Schon im vorhergehenden Jahr war es BABÁK (1933e) aufgefallen, daß die Exstirpation des Vorderhirns die Verwandlung von Kaulquappen stört, während Larven mit etwas weiter distal durchschnittenem Hirn zu „Fröschen mit Kiemen und Schwanz“ werden, und er hatte jene Entwicklungshemmung auf die Hypophyse bezogen.

Der wirksame Bestandteil findet sich im Hauptlappen und geht (SPAUL 1928) in saure Extrakte über. Bald (UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1929, 1 Stunde) nach der Schlachtung muß der Hirnlappen entfernt werden, um Hemmungsstoffe (vgl. weiter unten SMITH, ferner S. 309) auszuschalten. SPAUL und MIDDLETON (1931): der Wirkstoff wird durch n/20-Jodlösung niedergeschlagen und durch Essigsäure wieder gelöst, enthält Phosphate. Ersetzung der Phosphate durch Sulfat oder Azetat verringert die Aktivität. Neutrale und saure Extrakte enthalten den Schilddrüsenfaktor nicht und (SMITH, bei SPAUL 1928) orale Anwendung macht ihn unwirksam. Dagegen macht sich dann ein anderer Bestandteil der Hypophyse geltend, der das Wachstum fördert. GUDERNATSCH (1912): hypophysengefütterte Kaulquappen entwickeln sich langsam, durchsichtig, grüne Geschwulst auf der rechten Körperseite (Leber tritt vor?). SPAUL (1923), SMITH (1927): Pfropfung des Hauptlappens beschleunigt die Metamorphose von Kaulquappen, Fütterung nicht. SMITH (1927), E. R. und M. M. HOSKINS (1920): Verfütterung unterhält das Wachstum hypophysenloser Kaulquappen. KŘÍŽENECKÝ und PODHRADSKÝ unter Zugabe von getrockneten Algen mit getrocknetem Hauptlappen oder Hirnteil gefütterte Kaulquappen übertreffen die muskelgefütterten Kontrollen bloß an Größe. SPAUL (1925): der Hirnteil hemmt die Entwicklung.

Metamorphose des Koloradoaxolotls durch Hauptlappenfütterung nicht angeregt, durch Injektion des EVANSSCHEN Extrakts (SMITH und SMITH 1923; SMITH 1926b; HOGBEN 1926, Axolotl) spontane oder durch Schilddrüsenbehandlung herbeigeführte Metamorphose gehemmt. Mit dem Hauptteil der Hypophyse gefütterte *Ambystoma*-Larven verwandeln sich nach HUXLEY und HOGBEN 2—3 Tage später

als muskelgefütterte. Nach 5 Monaten wiegt ein Versuchstier 32,5, die Kontrolle 11,2 g. Die Wachstumsförderung hält [UHLENHUTH (1921b) und "Further Facts"] im Gegensatz zu der durch Leberdiät bewirkten lange an (1920a). *A. op.* und *tig.* erreichen eine Länge von 138 bzw. 264 mm. Unbehandelt die größten Museumsexemplare 117,7 und 208 mm. Nach UHLENHUTH reagieren Larven noch nicht auf das Wuchshormon, nach TRENDELENBURG (S. 123) reagieren Axolotllarven.

INGRAM (1930): 2mal mit 1 Woche Abstand mit Hauptlappen von *R. pip.* implantierte Kaulquappen von *R. clam.* mit indifferenten Beinknospen vollenden die Metamorphose fast innerhalb 3 Wochen. SPAUL (1923) auf Injektion von Extrakten raschere Entwicklung als in Jodlösung, Kombination beschleunigt am meisten. Die ARMOURSchen Hauptlappentabletten, von E. R. und M. M. HOSKINS an Laubfroschlarven verfüttert, bewirken Verwandlung. Das Präparat enthält Jod, aber nicht soviel, um seine Metamorphosewirkung zu erklären. Große Gaben anfangs giftig; die Kaulquappen liegen an der Oberfläche, oft auf dem Rücken. Ältere Stadien wenig empfindlich. Junge magern in den ersten Tagen ab und sind träg. Später werden sie besonders lebhaft und wüchsig, bekommen sehr lange Schwänze; sterben nach einer überstürzten, außergewöhnlich zehrenden Metamorphose an Land als geschwänzte Fröschen, sehr klein und wässrig. Hauptlappenimplantate nach ALLEN (1927) nur bei Anwesenheit der Schilddrüse wirksam. Diese schwillt an und bekommt kolloidreiche, erweiterte Follikel. Die ARMOURSchen Tabletten regen sogar die Entwicklung schilddrüsenloser Kaulquappen an. Reihenfolge der Umbildung (Eingeweide, Skelet, Hirn, Pigment) abnorm. Tod noch im Wasser mit ziemlich langem Schwanz und Kiemen; ein Tier streckt den Kopf in die Luft. Die Schädigung durch Hypophysenextrakt (SPAUL 1928) ist aber geringer als durch Schilddrüsenextrakt.

Implantation der Hypophyse von erwachsenen *R. clam.* (SWINGLE 1922a) beschleunigt die Verwandlung von Koloradoaxolotln. Bei mexikanischen Axolotln bemerken ZAWADOWSKY und PERELMUTER (1927a) nach „normaler Hypophysenimplantation“ nur leichten Exophthalmos, den sie nicht für spezifisch halten. Ähnlich BLACHER (1928a). Der Exophthalmos der Säugetiere scheint unmittelbar durch Hauptlappenhormone ausgelöst zu werden [TRENDELENBURG und KRAYER (S. 194, 208): Schilddrüsenexstirpation begünstigt sein Auftreten. Doch halten die Autoren (S. 144) es für unzulässig, den Exophthalmos verwandelter Amphibien mit dem Basedowexophthalmos zu vergleichen.] Die Hypophyse von *Necturus* (GRANT 1930b; ferner CHARIPPER und COREY 1930¹) liefert ein aktives Implantat (nach TRENDELENBURG und KRAYER).

Nach Injektion von Auszügen des Hauptlappens, des ARMOURSchen Präparats oder „Pituikrin A“ verwandeln sich (HOGBEN 1923ar SPAUL 1924², nach CLEMENTS; BLACHER 1928a) normale und sogar thyreoprive Axolotl. Das ARMOURSche Präparat (SMITH, Koloradoaxolotl, bei UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1928a) auch oral an-

¹ Anat. Rec. 45, 198 (1930).

² Experiments of the injection of pituitary body (anterior lobe) extracts to axolotls. Brit. J. exper. Zool. 2, 33—57 (1924).

wendbar. Von DAWSON und JIMINEZ mit Antuitrin (Parke Davis) injizierte erwachsene *Tr. vir.* gehen ein; ihr Leib füllt sich mit Wasser. Auszug der ganzen Hypophyse weniger giftig, Implantation des Hauptlappens von *R. pip.* ohne Schaden vertragen. Beim Vergleich der Metamorphosewirkung der ARMOURschen Tabletten und der Schilddrüse auf *A. tig.* findet SPAUL (1928), daß Schilddrüsenauszüge noch in starker Verdünnung wirken und durch Erhöhung der Dosis die Wirkung sich nur bis auf ein gewisses Maximum steigern läßt. Von dem Hypophysenpräparat sind dagegen verhältnismäßig große Gaben erforderlich und bei den angewandten Mengen machte sich die untere Schwelle der Wirksamkeit bemerkbar.

GRANT (1931b), die für *A. jeff.* eigentümliche Zunahme der eosinophilen Leukozyten während der Metamorphose ist bei der künstlich durch wiederholte Hauptlappenimplantation eingeleiteten Verwandlung besonders stark ausgeprägt. — Bei den erwachsenen *Tr. vir.* MORGAN^s und SONDHEIM^s, denen 2mal wöchentlich Hauptlappen implantiert wurde, starke Genitalentwicklung und Brunstzeichen (Kloakenschwellung, schwarzes Zehenpolster und rauhes Feld an den Hinterbeinen der ♂♂). Nach jeder Häutung Schwanzflosse ein wenig breiter, bei den ♂♂ mehr als bei den ♀♀. Kiemen der leicht neotenen Tiere nicht verkürzt. Häutung aber erst nach der 3. Implantation. Vgl. S. 287, nach Schilddrüsenimplantation erfolgt die Häutung rasch; wie der übrige Körper schrumpfen auch die Flossen ein. Kastrierte ♂♂ (DAWSON und JIMINEZ) bekommen auf Hauptlappenimplantation nur breite Flossen, die übrigen Brunstmerkmale bleiben aus. Bei intakten Amphibien (GIUSTY, HOUSSAY und GONZALEZ 1929; HOUSSAY und GIUSTY 1930, Kröte; verschiedene Urodelen, ADAMS 1930a; NOBLE und RICHARDS 1932; DAWSON und JIMINEZ u. a.) ist es dagegen vielfach gelungen, außerhalb der Brunstzeit die Brunstmerkmale, bei Anuren Paarung und Befruchtung, bei Urodelen Ablage der Eier und Samenpakete herbeizuführen. Die anfänglichen Schwierigkeiten, mit Säugerhypophysen auf den Geschlechtsapparat von Amphibien einzuwirken, sind durch Verwendung von Extrakten überwunden [KEHL: Ovulation von *Discoglossus pictus* (Anur); BISHOP: Spermatophore von *Necturus*; BURNS und BUYSE: Keimzellen infantiler *A. tig.* (Westrasse) differenziert und Hoden hypertrophiert].

c) Exstirpation der Schilddrüse.

Schilddrüsenlose Amphibien [ADLER 1914a; ALLEN 1919a; SMITH 1916 u. a., Kaulquappen; UHLENHUTH 1927, *A. tig.* (Ostrasse); UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1929a; SWINGLE 1922a und 1924, Koloradoaxolotl] bleiben larval, behalten Flossen und Kiemen und häuten sich nicht.

E. R. und M. M. HOSKINS (1920): Kaulquappen von *R. silv.* 2 Jahre nach Verlust der Schilddrüse 2—4mal so groß wie normal, Hinterbeine einige

Millimeter lang, schwach. Skelet unverkalkt, Hirn und Eingeweide larval, Keimdrüsen reif, Lungen lufthaltig. ALLENS thyreoidektomierte Kaulquappen (UHLENHUTH 1918e) wachsen immer weiter. Die Beschleunigung des Wachstums (UHLENHUTH 1921b) macht sich in der ersten Zeit nach der Operation am stärksten bemerkbar.

Die Wachstumskurve von Molchlarven bekommt nicht wie bei intakten Tieren im Metamorphosealter einen Knick, so daß die operierten Tiere mit der Zeit viel größer werden als ihrer Art entspricht. *Typhlomolge* wird als Tierart aufgefaßt, bei der Verkümmern der Schilddrüse und lebenslängliche Dauer des larvalen Wachstums physiologische Zustände sind.

Jod schlecht verwertet (s. S. 289, 292, 297).

Die Hypophyse schilddrüsenloser Tiere hypertrophiert. Nach LARSON vergrößern sich bei Kröten Haupt- und Mittellappen; Hirnteil kleiner als normal und mit dem Mittellappen verwachsen. HOSKINS und ROGERS, nach UHLENHUTH (1921b): Hauptlappenhypertrophie bei Kaulquappen. HOSKINS und MORRIS finden weder an der Hypophyse von vor Beginn der Blutzirkulation thyreoidektomierten Kaulquappen noch von Larven des Marmorsalamanders Veränderungen.

d) Exstirpation der Hypophyse.

1. Kaulquappen.

Die Exstirpation der Hypophyse zieht alle Folgeerscheinungen des Schilddrüsenausfalls nach sich und darüber hinaus noch Störungen, die bei bloß thyreoopriven Tieren nicht auftreten. Kaulquappen werden hell. Das Wachstum ist verlangsamt, infolge seiner langen Dauer werden operierte Larven schließlich aber doch abnorm groß. Die Hinterbeine kommen im allgemeinen nicht über das Stadium indifferenter Knospen hinaus. ADLER (1914a): später Umschlag, gefräßig, groß, Hinterbeine. Die Vorderbeine brechen nicht durch, und die Metamorphose bleibt aus. Epiphyse und Thymus normal. ALLEN (1917): Thymus eher vergrößert. ADLER (1914a) und Nachfolger: Keimdrüsen und Nebennierenrinde verkümmern. Eine Ausnahme macht SMITH (1919b): Nebennierenrinde gut entwickelt. [Beim Meerschweinchen nach LOESER (1933) Rindenhypertrophie durch die Schilddrüse vermittelt.] Die Schilddrüse bleibt zunächst klein und wird später verhältnismäßig umfangreich (ALLEN 1917), ohne den Organismus sichtbar zu beeinflussen (vgl. S. 284). Das histologische Bild spricht für Sekretstauung. Jodbehandlung (ALLEN 1919a) erhöht den Kolloidgehalt der Schilddrüse und wird schlechter vertragen, wenn auch diese Drüse fehlt. Nach SMITH [bei UHLENHUTH (1921b) und SWINGLE (1923)] vermögen sich schilddrüsenlose Kaulquappen nach Aufnahme von Thyroxinjodid, Thyroxin oder Schilddrüse zu verwandeln, während bei hypophysenlosen die Umwandlung unvollkommen ist. Nach SWINGLE erreichen dagegen bei Jodfütterung hypophysenlose Larven eine höhere Stufe (1923, Schwanzstummel kleiner) als schilddrüsenlose. Die Fettsucht hypophysopriver Kaulquappen (SMITH 1926a) weder durch Fasten noch Schilddrüsenfütterung behoben, wohl aber durch intraperitoneale Injektion von Auszügen der verschiedenen Hypophysenabschnitte. Auch die normale Pigmentierung stellt sich wieder ein. Aber nur der Hauptlappen beschleunigt auch das Wachstum und ermöglicht die normale Ausbildung von Schilddrüse, Nebennierenrinde (und Gonade).

Nach SMITH (bei UHLENHUTH 1921 b) ist der Kontakt zwischen Hirnteil und Hauptteil der Hypophyse Voraussetzung für die natürliche Entwicklung der Amphibien; nach ATWELL (1932) ist der Kontakt mit dem Hirnteil nur während der Differenzierung des Zwischenlappens notwendig. (POKORNY: bei manchen Vögeln, z. B. der Amsel, Knorpellamelle zwischen Pars intermedia und nervosa.)

Differenzierung der Inselzellen im Pankreas von Frosch und Säuger (ARON 1933) von der Schilddrüsenfunktion, indirekt von der Hypophyse abhängig. Über die Ausbildung der Epithelkörperchen bei Amphibien sind Verf. keine Angaben bekannt. (Da sie bei der Rückbildung der äußeren Kiemen angelegt werden sollen, wäre ihre Abhängigkeit von anderen Drüsen durch Teilxstirpationen oder Hormonzufuhr zu ermitteln. Hypophysenbehandelte Ratten bekommen nach ANSELMINO, HOFMANN und HEROLD 2—3fach vergrößerte, hyperämische Epithelkörperchen.)

Am Ort der Hypophyse selbst entsteht, wenn die drüsigen Teile entfernt bzw. die RATHKESche Tasche zerstört worden war, ein weites Infundibulum ohne eine der Pars neuralis entsprechende Verdickung (SMITH 1916a, b; 1919b) und das ganze Zwischenhirn ist dünnwandig und aufgetrieben.

2. Urodelenlarven.

a) Folgen der Operation. Die frühe Entwicklung von Axolotln, insbesondere Wachstum und Differenzierung der Beine (BLACHER 1928a; HOLMES, *Diemyctilus*) leidet nicht unter dem Fehlen der Hypophyse. Die Metamorphose (SWINGLE 1922b, Koloradoaxolotl; BLACHER 1928a, *Pleurodeles Waltlii* und *Tr. crist. Carelini*; MARX, Feuersalamander; KLATT *Tr. taen.*, daneben *Tr. crist.* und *alpestris*) bleibt aus. Rückkehr zum aquatischen Zustand s. S. 285.

Die Größe und Färbung operierter Larven sind außerordentlich verschieden. Die Mehrzahl hellt sich auf. Beim Salamander schreitet die Aufhellung von vorn nach hinten, beim Axolotl von hinten nach vorn und die Verdunkelung nach Hypophysenimplantation von vorn nach hinten vor. Bei der Aufhellung lassen sich die sofort einsetzende Ballung der Melanophoren und Streckung der antagonistisch reagierenden Lipophoren und die erst allmählich hinzutretende Depigmentierung (BLACHER 1927a: Verlust der Melaninkörnchen) unterscheiden. Melanin (PEDERELSKIJ und BLACHER) gerate in die oberen Hautschichten und werde nicht ersetzt. Lange Zeit nach der Operation strecken sich die Melanophoren von Salamanderlarven wieder, aber ihr Pigment bleicht aus; ebenso (HIMMER) auf gelben Hautstellen bei intakten Tieren vor der Metamorphose.

Eine Minderheit von wüchsigen *Triton*- und Salamanderlarven (Laubfroschlarven, HOSKINS und HOSKINS 1919) wird sehr dunkel. 3 von 4 dunkeln Salamanderlarven besaßen noch Mittellappen, bei einer davon war er stark hypertrophiert. In Fällen von sich tief schwärzenden Axolotln nimmt DUBOWIK an, daß die Hypophyse nur verletzt worden sei und abnorme Hormonmengen ausschütete. Bei einigen normal gefärbten Salamanderlarven war das Wachstum ebenfalls gesteuert, bei den hellen anfangs gehemmt. Bei hellen Tritonen

dauerte die Wachstumshemmung an. KLATT bringt den Melanismus, BLACHER das Fortbestehen der gewöhnlichen Färbung bei *Pleurodeles*, DUBOWIK die allmähliche Graufärbung von Axolotln (von DESMOND im Lauf von 8 Monaten nicht beobachtet) mit der Pars nervosa in Zusammenhang. Die Aufhellung führen BLACHER und DUBOWIK auf die Mitexstirpation des Hirnteils, MARX auf das Fehlen des Zwischenlappens zurück. Verspätung oder Ausbleiben der Metamorphose durch Mangel an Hauptlappen bedingt. (BLACHER führt den Zwischenlappen mit an, aber dieser fehlte bei 2 Salamandern von MARX.) Das lebhafte Wachstum läßt sich vorläufig keinem einzelnen Abschnitt der Hypophyse zuordnen; nach dem Befund von MARX käme Ausfall des Hauptlappens in Frage, dem widerspricht aber die Verwandlung von KLATTs Schwärzlingen. Schon Reste des Buccalteils, die sich (MARX) histologisch nicht als Pars anterior oder intermedia erkennen lassen, halten Färbung und Entwicklung aufrecht.

β) Ansätze zur Metamorphose. *Tr. taen.* wächst langsam, aber stetig bis zum Winter oder Frühjahr weiter und wird dabei 55—67 mm lang. Intakte Tiere schreiten Ende Juli zur Verwandlung, nachdem sie 24—29 mm lang geworden sind. Die Haut der operierten alten Larven [auch beim Feuersalamander und (UHLENHUTH 1928a) *Ambystoma*] ist sehr dick und besteht hauptsächlich aus LEYDIGSchen Zellen. Bei *Triton* liegen diese in 3—4 Reihen übereinander. Die äußerste Reihe kann (STEEGER) einen plattenepithelartigen Abschluß bilden und flockig abgestoßen werden. Cuticula fehlt. Die Färbung bleibt nicht völlig larval, insofern die Melanophoren nicht völlig gebleichter Tiere (immer bei alten Larven vom Feuersalamander, *Tr. alp.* und *crist.*) zu Flecken zusammentreten. Die unverzweigten großen Hautdrüsen entwickeln sich; beim Salamander liegen die größten, sog. Parotis, in einer Gruppe auf dem Operculum und zwei Zeilen großer Drüsen auf der Rückenmitte. Unterhautgewebe (KLATT) dick und wasserhaltig.

Nach dem Aufhören des Wachstums bekommen Tritonen „braunen Belag“, STEEGER: deformierte und gedunkelte LEYDIGSche Zellen. Der Belag nimmt seinen Ausgang wie beim Embryo die LEYDIGSchen Zellen von der Gegend der Kiemenwurzeln und kann sich über den ganzen Körper ausdehnen. Besonders dicht sitzt er in den Furchen zwischen den Rippen. Er haftet sehr fest und bleibt wochenlang am Tier. Es handelt sich um eine abnorme Art der Häutung.

Salamanderlarven erweckten nicht den Eindruck, als näherten sie sich einer bestimmten maximalen Larvengröße, waren ja auch weit kleiner als der ausgewachsene Molch. Verlorene Schwänze und Beine wurden leicht ersetzt. Brauner Belag trat bei 2 noch im Wasser befindlichen Tieren auf; das eine konnte sich verwandeln, das andere stand vor der tödlichen 2. Häutung. Wie bei *Tr. taen.* kam es vor,

daß völlig larvale Tiere mit langen, lebhaft roten Kiemen sich normal häuteten ohne sich zu verwandeln oder in der Verwandlung steckenblieben.

KLATT berichtet über 2 Larven, die sich oft häuteten, Kiemen und Flossen langsam verkürzten und sich ein über den andern Tag an Land und im Wasser aufhielten. Die fast 2 Jahre nach der Hypophysenexstirpation aufgenommene Salamanderlarve (Abb. 5) hatte sich vor 6 Wochen gehäutet, die Flossen allmählich zu einem schmalen Saum reduziert und besaß noch halblange Kiemen. Sie ging manchmal aufs Trockne. (Hinterkörper salamanderartig pigmentiert, Zeichnung noch verwaschen, wenig Schwarz. Haut am Vorderkörper durchsichtig.) Das Tier lebte noch 8 Monate, saß reglos, fraß kaum und reduzierte die Kiemen noch mehr. Nach 4 Monaten häutete es sich wieder. — Die meisten Salamanderlarven, die ihre Entwicklung nicht vollenden konnten, setzten im 2. Jahr zur Metamorphose an und starben bei der Häutung. — Mehrere der in Metamorphose gestorbenen Salamander, auch solche ohne Hauptlappen, hatten eine wulstige Kloake. (BEAUMONT 1929: Kloakendrüsen von *Triton* bei der Metamorphose ausgebildet, präpuberales Geschlechtsmerkmal.)



Abb. 5. Salamanderlarve $23\frac{1}{2}$ Monate nach Verlust der Hypophyse, 6 Wochen nach der Häutung.

An der Schilddrüse hypophysopriver *Pleurodeles* bemerkt BLACHER Zeichen von Atrophie. MARX findet nur bei einem Teil der totalexstirpierten Salamanderlarven merklich inaktivere Drüsen als bei Kontrollen (Follikel weiter, weniger zahlreich, dünnwandiger und dichter beisammen. Durchblutung schwach). — Das Infundibulum war deformiert und hatte keine neue Pars nervosa gebildet. Axolotl nach Hypophysenexstirpation (HOGBEN 1923 a) Schilddrüse aus weiten kolloidgefüllten Schläuchen mit flachem Epithel. Der Hirnteil der Hypophyse wächst nach DUBOWIK nach und Radiumbestrahlung beschleunigt die Regeneration.

γ) **Metamorphose.** Larven, deren Hypophyse nicht vollständig entfernt wurde, entwickeln sich nach Art partiell neotener Tiere.

Bei Tritonen zieht sich die Umwandlung bis zum 9. November hin. Teilsexstirpierte Salamander verwandeln sich wie ein Teil der Kontrollen erst im nächsten Frühjahr. Bei der „Spätmetamorphose“ (KLATT) können halblange Kiemen und Flossen wochenlang nach der Häutung beibehalten werden und bei *Tr. alp.* und dem Feuersalamander tritt die Molchzeichnung zuweilen schon vor der Häutung auf. Normale *Sal. mac.* verlassen unmittelbar vor der Häutung das Wasser und haben Molchform. Die letzten Larvenmerkmale, seitliche Kompression des Schwanzes, Kiemen- und Flossenreste, verschwinden bald. Die Umwandlung von *Tr. taen.* ist mit der sogleich an Land einsetzenden 2. Häutung beendet. Die Umwandlung dauert (vom Sichtbarwerden der 1. Vorzeichen an gerechnet?) 3—7 Tage. Die „Spätmetamorphose“ operierter Teichmolche zog sich aber über 7—8 Wochen hin, und die Tiere machten mehrere Häutungen durch. Beim Kamm- und

Alpenmolch dauert die Umwandlung schon bei normalen Tieren im Durchschnitt 2 Wochen und umfaßt mehrere Häutungen. Bei der verzögerten Metamorphose operierter Larven war die Zahl der Häutungen und die Dauer der Intervalle nicht vermehrt, sondern die Veränderungen vor der ersten und nach der letzten Metamorphosehäutung verlangsamt. Tritonen haben eine kürzere und einheitlichere Larvenperiode als Salamander, daher sind die Folgen der Hypophysenexstirpation bei ihnen leichter zu übersehen.

Wurden ausgewachsene Larven operiert, so rundete sich nach kürzerer oder längerer Zeit noch die Schwanzspitze ab, als wollten die Tiere in die Metamorphose eintreten. Der Schwanz wurde aber wieder spitz und konnte sich, falls es später wirklich zur Verwandlung kam, zum zweitenmal verkürzen. Bei einem im Beginn der Umwandlung exstirpierten *Tr. taen.* dauerte die Metamorphose 30 Tage, bei 3 auf vorgeschrittenen Stadien operierten Exemplaren wurde sie kaum mehr verlangsamt.

3. Vollmolche.

Einige helle Salamanderlarven — spätere Untersuchung ergab kleine Reste der Pars anterior — konnten sich 8—10 Monate nach der Operation verwandeln. Nach 5—10 monatigem Landleben quollen sie auf und starben einige Tage später mit offenem Maul. Sie wuchsen und fraßen an Land weniger und häuteten sich seltener als gleichaltrige Tiere. Die abgestorbenen Häute färbten sich bei mehreren Tieren dunkel und blieben in vielen Schichten lang am Körper haften, „schwarzer Schleier“. (Ebenso GIUSTY und HOUSSAY Kröten; KLATT, entwicklungsfähige Tritonen; ADAMS, RICHARDS und KUDER, verwandelte *Tr. viridis*; SCHARRER 1934: Kröten nach Zerstörung der Gruppen drüsiger Nervenzellen im Zwischenhirn. Intakte Tiere streifen helle Haut ab.)

Bei der Verwandlung waren die Salamander überwiegend gelb, aber das Schwarz breitete sich langsam aus. BLACHER schreibt, daß noch nach der Verwandlung die Haut von *Pleurodeles* sich nach Hypophysenexstirpation aufhelle und nur runde schwarze Flecken behalte. DESMOND: bei erwachsenen *Necturus* ballen sich die Melanophoren kaum mehr, aber die Lipophoren strecken sich. — Schilddrüse mancher Salamander klein im Vergleich mit Kontrollen. ADAMS, RICHARDS und KUDER (1930b): bei hypophyselosen erwachsenen *Tr. vir.* und *Salamandrina* weite Follikel und flaches Epithel. Nebennieren und Epithelkörperchen nicht untersucht. — Nach Exstirpation der Hypophyse von geschlechtsreifen Amphibien atrophieren die Keimdrüsen und die „postpuberalen“ also die abhängigen Geschlechtsmerkmale bilden sich zurück [GIUSTY und HOUSSAY, Kröte, beispielsweise (1924)] und treten wieder auf (HOUSSAY und GONZALEZ 1929b) nach Hypophysenimplantation. Die Rückbildung der Geschlechtsorgane erwachsener und infantiler Urodelen nach Verlust der Hypophyse haben WORONZOVA und BLACHER und BEAUMONT (1933) studiert.

4. Wasserhaushalt.

Bedrohlicher als die Pigmentveränderungen sind nach Verlust des Mittellappens manchmal auftretende Ödeme. Larven leiden darunter nicht und auch bei verwandelten Tieren tritt die Störung nicht regelmäßig auf oder kann sich wieder zurückbilden.

ADLER (1914b): Kaulquappen bekommen nach Exstirpation der Epiphyse auch erst bei der Metamorphose Ödem. Die Überlebenszeit total hypophysektomierter Frösche (POHLE, HOGGEN und WINTON 1923b, TSCHERNIKOFF, KONSULOFF) wird mit 19 Tagen bis zu mehreren Monaten angegeben. Die Unsicherheit, wieviel die verschiedenen Autoren von *Pars nervosa* und Infundibulum mitentfernt haben, erschwert den Vergleich ihrer Berichte. Während 1—2 Wochen (KROGH) Kapillaren erweitert. Bei *Hyla* (GIUSTY und HOUSSAY 1924) manchmal Ödem; Kröten widerstandsfähiger, können $\frac{1}{4}$ Jahr am Leben bleiben. Frösche ohne den drüsigen Teil nach KROGH unbegrenzt lebensfähig, nur in der 1. Woche blaß und Kapillaren weit. 12 Stunden nach der Operation (TSCHERNIKOFF) manchmal eine Polyurie, die 1—3 Tage anhält. — Nach Verlust nur des Hauptlappens gehen Frösche (TSCHERNIKOFF: Zwischenlappen manchmal mitentfernt; ZIESKE) innerhalb 3—12, Kröten (GIUSTY und HOUSSAY 1924) innerhalb 45 Tagen oder erst später ein.

Verbrennung von Tuber und Infundibulum führt rascher zum Tod. Ein Einstich in das Infundibulum hat Polyurie (TSCHERNIKOFF), [ATWELL (1932) ruft durch Auszüge der *Pars tuberalis* Polyurie hervor], Verletzung der *Pars intermedia* aber Rückgang der Harnbildung und Ödem zur Folge. Nach unvollständiger Entfernung des Mittellappens, Verlust des Hirnteils und Reimplantation des Hauptteils leben ZIESKES Frösche im Durchschnitt 67, im Maximum 143 Tage.

ADAMS, RICHARDS und KUDER (1930b) haben bei verwandelten *Tr. vir.* den Hauptlappen, BLACHER (1928a) bei verwandelten Tritonen und der *Ambystoma*-Form des Axolotls die ganze Hypophyse entfernt. Die Mortalität scheint nicht hoch gewesen zu sein; wenigstens bringt weder die amerikanische Arbeit noch die englische Zusammenfassung der russischen darüber Angaben.

Hypophyselose Frösche (POHLE) haben herabgesetzten Stoffwechsel und scheiden nur etwa $\frac{1}{3}$ der aufgenommenen Wassermenge ab. Injektion von Hinterlappenextrakt an Kröten (HOUSSAY und TETICH 1929a) und Frösche (COLLIN und DROUET 1932) ruft Ödem hervor. Intakte und entnierte Temporarien (BRUNN) nehmen nach Pituitrininjektion zu; Diurese in geringerem Grad erhöht als Wasseraufnahme. Pitressin greift an Haut an (STEGGERDA: isolierter *Gastrocnemius* oder geschundener Frosch reagieren nicht). 7 Stunden nach Injektion von 0,2—0,4 ccm von ARMOUR'S Hinterlappenextrakt steigt das Gewicht mittelgroßer *A. tig.* (BELEHRÁDEK und HUXLEY) um etwa 7% und sinkt dann für 1—3 Tage um etwa 6% unter den Ausgangswert. Larven reagieren langsamer und stärker und sterben leicht während der Periode des Anstiegs. Beim *Semiambystoma* Ausschlag eher noch größer als bei der Larve und Geschwindigkeit fast so groß wie bei der Landform.

5. Substitution.

Der Verlust der Schilddrüse kann durch Schilddrüsenimplantation oder Verfütterung ausgeglichen werden, s. S. 247.

Nach Verlust der Hypophyse verwandeln sich thyreoidinbehandelte oder mit Jod implantierte Axolotl und Molchlarven (BLACHER und BELKIN 1927b) und (KLATT) mit 0,4 ccm Thyroxin $\frac{1}{10000}$ injizierte Teichmolchlarven rascher als intakte Tiere, sterben aber gegen Ende der Metamorphose gestreckt und gequollen. (Nach einer Injektion ist infolge des hohen Druckes der Leib zunächst prall gespannt, die Gefäße von Kopf, Kiemen und Beinen treten vor. Die Zirkulation stockt für $\frac{1}{4}$ Stunde und kommt vor dem Herzschlag wieder in Gang.) Auch für verwandelte Amblystomen ist in Abwesenheit der Hypophyse Thyreoidin tödlich (KLATT S. 772). Gleichzeitig mit 3 und 4 artgleichen Hypophysen implantierte Teichmolchlarven ertragen die Implantation von 6 Schilddrüsen gut; die eine häutet sich nach 5 Wochen, die andere, ehemals muschelgenährte (s. S. 310) bleibt bis zum Tod während $8\frac{1}{2}$ Wochen larval und häutet sich fetzig. Zwei 13 und 14 Wochen nach der Implantation einer Hypophyse (die eine enthielt noch ein wenig Zwischenhirngewebe) thyroxininjizierte Larven (die erstere ebenfalls mit Muschelfleisch aufgezogen) verwandeln sich nach 4 und 7 Tagen und sterben bald danach.

Implantation der Hypophyse erwachsener Teichmolche streckt die Melanophoren und läßt die Tiere schrumpfen. Es wurden jeweils 1—6 Drüsen implantiert, aber kein Unterschied in der Stärke der Wirkung entsprechend der Zahl der Drüsen bemerkt. Infolge der Schrumpfung des Rückenwulstes erscheinen die Flossen breiter. Nach 1—2 Wochen sind die Tiere tiefschwarz, nach Wiederholung der Implantation rascher. Sehr langsam bleichen sie wieder aus. An hypophysopriven Axolotln verschiedener Entwicklungsstufen stellen BLACHER (1928a) und DESMOND durch Implantation oder Injektion die normale Färbung wieder her; Hirnlappen (mit Pars intermedia) wirksamer als Hauptteil. Schwelle für das streckende Hormon am Kopf am niedrigsten (WORONZOVA 1928b, WORONZOVA und BLACHER 1929). Bei jungen Axolotln in der zweiten Stufe der Depigmentierung (Pigmentverlust), genügt eine einzelne Injektion nicht um Pigmentierung hervorzubringen, aber 10—12 Tage nach einer Implantation oder wiederholter Injektion sind die Larven wieder dunkel. — Jede Implantation leitet bei den Teichmolchlarven eine neue Wachstumsperiode ein. Nach der Erstimplantation halten Wachstum und Pigmentierung etwa gleich lange an, aber jede Wiederholung wirkt in bezug auf das Wachstum schwächer, in bezug auf die Färbung stärker als das vorige Implantat. Am schlagendsten war die Wachstumswirkung bei einer ehemals muschelgenährten Larve, die begonnen hatte ihre Extremitäten einzuschmelzen. Nach Implantation der

Hypophysen von 2 männlichen Teichmolchen regenerierte sie die Zehen innerhalb 4 Wochen und ging nach 19 $\frac{1}{2}$ Wochen an Land. In dieser Zeit hatte sie sich mit einer 5wöchigen Pause 19mal gehäutet. Ein am Tag der Implantation abgeschnittenes Vorderbein wuchs nicht rascher nach als bei einer nicht weiter behandelten, normal gefütterten, entwicklungsunfähigen Larve.

Weniger sicher als Pigmentierung, Schrumpfung und Wachstumsimpuls läßt sich die Entwicklung auslösen. 1—3 Tage nach der Implantation erfolgt Häutung und dieser ersten können in 3- bis 4 tägigen Abständen eine Reihe von weiteren Häutungen folgen. Die erste Häutung ist fetzig, die späteren manchmal total. Nach längerer Zeit werden manchmal auch Flossen und Kiemen reduziert und 2 von 7 Tieren (3 hatten auch Zwischenhirn erhalten) vollenden die Metamorphose; nach Wiederholung der Implantation noch ein drittes unter vierein. Bei einigen Larven trat Molchzeichnung auf. Es waren nicht immer dieselben, die sich entwickeln konnten.

Die Hypophyse vermag nach UHLENHUTH und SCHWARTZBACH (1929a) die Metamorphosewirkung der Schilddrüse nicht zu ersetzen. HOSKINS und HOSKINS (1920) haben mit dem ARMOURSchen Präparat bei Kaulquappen und HOGBEN und SPAUL mit Hauptlappenauszug beim Axolotl Erfolg (s. S. 300). Die Hypertrophie der Hypophyse beim Ausfall der Thyreoidea und (KAHN, nach TRENDELENBURG, S. 174) ihre Atrophie bei schilddrüsengefütterten Kaulquappen sieht wie eine zweckmäßige Kompensation aus. Normalerweise spielt die direkte Metamorphosewirkung der Hypophyse aber sicher neben der durch die Schilddrüse vermittelten eine sehr untergeordnete Rolle. Die körpereigene Hypophyse vermag in Abwesenheit der Schilddrüse die Metamorphose nicht herbeizuführen.

Implantation einer Schilddrüse oder Injektion von Thyroxin (ADAMS, RICHARDS und KUDER 1930b) bringt bei erwachsenen *Tr. vir.* ohne Schilddrüse und Hypophyse die Häutung wieder in Gang. Hypophysenimplantation wirkt nur, wenn die Schilddrüse erhalten ist. Immerhin gelingt es auf diesem Wege, ungenügende Schilddrüsenreste teilexstirpierter Molche zu aktivieren. Schilddrüsenreimplantation auch bei hypophysenlosen Molchen wirksam.

6. Zusätze.

Nach UHLENHUTH (1928a) wirkt die Pars posterior der Wachstumsförderung durch die Pars anterior entgegen.

Injektion von Auszügen des Hirnteils (HOGBEN 1923a, SPAUL 1925a) verhindert die Metamorphose von Axolotln auf Hauptlappen oder Thyreoidininjektion. Diese Hemmung (SPAUL 1925b, Kaulquappen) sowohl wie eine vorübergehende geringe Förderung vermutlich durch den Hauptlappen vermittelt und durch Jod aufgehoben.

Gleichzeitig mit Hypophyse und Zwischenhirngewebe implantierte hypophysoprive Teichmolchlarven KLATTs häuten sich verspätet oder gar nicht (unter 3 erstimplantierten Tieren nur bei einem nach 7 Tagen eine einzelne Häutung) und diese Hemmung wirkt lange nach (bei der folgenden Implantation Häutung erst nach 2, 17 und 14 Tagen). In keinem dieser Fälle Metamorphose.

Mit Muschelfleisch (Sphären, *Anodonta*) ernährte Larven verwandeln sich durchschnittlich 5 Tage später als anders gefütterte. Die Hypophyse (KROHN nach KLATT) hypertrophiert (wohl Kompensation). Hypophysektomie verstärkt den durch die verschiedene Ernährung hervorgerufenen Unterschied. Das Wachstum der operierten Larven wird aber soweit gefördert, daß es wenig hinter der Norm zurückbleibt. Noch entwicklungsfähige Larven treten mit mäßiger Verspätung in die Metamorphose ein und fressen und wachsen währenddessen weiter. Bei den andern sinkt das Wachstum Ende August Anfang September ab, die Larven verweigern Ende September die Muschelnahrung, verkürzen sich etwas und (S. 754) müssen wieder normal gefüttert werden. Schwanzsaum und Kiemen werden ein wenig kürzer, und die Haut löst sich in mißfarbigen Schuppen ab. Diese bestehen nach STEEGER nicht aus LEYDIGSchen Zellen, solche finden sich vielmehr nur noch in geringer Zahl in den basalen Hautschichten. Der Zustand des „Metamorphoseersatzes“ besteht monatelang, ohne daß die Tiere Molchform annehmen. Später tritt der braune Belag an die Stelle der struppigen Hautabschilferung.

Zwei Larven mit Belag reduzierten ihre Zehen außergewöhnlich stark, denn sie wurden nicht nur dünn und kurz, sondern verloren innerhalb von weniger als 10 Tagen die letzte, zum Teil auch die zweitletzte Phalange. Die Zehengefäße waren währenddessen strotzend gefüllt. — KLATT hält bei der Verwandlung von *Tr. taen.* eine Verkürzung, gleichzeitig aber ein Stärkerwerden von Schenkel und Fuß für normal. Seine Beobachtung läßt keine andere Deutung zu, als daß die Larven einen Impuls zur Entwicklung erleiden, den sie nur noch mit übertriebenen destruktiven Veränderungen beantworten können.

e) Histologie der Schilddrüse.

1. In verschiedenen Lebensaltern.

Bei der Anurenentwicklung durchläuft die Schilddrüse zwei Perioden der Kolloidentleerung. Die erste, noch rein intrazelluläre Sekretion fällt mit dem Verlust der äußeren Kiemen und der Umbildung der „urodeloiden Larve“ zur Kaulquappe zusammen. SKLOWER (1925) vergleicht diese „Prometamorphose“ in mancher Hinsicht mit der Metamorphose der Urodelen. Nach ihrem Abschluß ist die Schilddrüse sehr klein und enthält kein Kolloid mehr. Während des Kaulquappenstadiums entstehen — gleichzeitig mit dem Beginn des Chromatinzerfalls, aus dem auf Sekretion gedeutet wird, in der Thymus — Kolloidfollikel und die Drüsenmasse nimmt wieder zu. Im Anfang der Metamorphose schnellte sie sprunghaft in die Höhe. Basedow-histologie [HIRSCHLEROVA: *R. esc.* und besonders *R. temp.*; INGRAM (1930): *R. clam.* nach Hauptlappenimplantation] und starke Durchblutung. Epithel zylindrisch, nach SKLOWER dagegen flach. Mitochondrien jetzt schlank und über die ganze Zelle verteilt, GOLGI-Apparat reich verästelt, nicht invers. Inneres Ende der Interzellularen gewöhnlich verschlossen, Kolloid hell und schaumig.

Nach der Verwandlung scheint die Schilddrüse nur im Sommer Kolloid abzugeben; die KROGHSche Jahreskurve des Sauerstoffverbrauchs geht den von SKLOWER festgestellten histologischen Veränderungen parallel.

Die Schilddrüse von Aalen und Plattfischen macht (MURR und SKLOWER 1928, SKLOWER 1930) analoge Metamorphoseveränderungen durch wie beim Frosch.

Die eingehendste Darstellung der Urodelschilddrüse gibt UHLENHUTH in „Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse“ I (1927), II und SCHWARTZBACH (1928a), III und KARNS (1928b), IV (1928c), V (1929b).

Die larvale Schilddrüse liegt in der Regel in zwei Hälften zerteilt jederseits im Winkel zwischen der Hyoidportion des *M. rectus abdominis* (Sternohyoideus) und geniohyoideus, ein Stück medial von der *V. jugularis ext.* Medial oder unterhalb verläuft der *Nervus hypoglossus*. Beim verwandelten Tier rückt das Organ kaudal bis auf die Höhe des Vorderrandes des *Coracoids*.

Bei 3,5 zehigen, ohne Schwanz 18,4 mm langen *A. tig.* (Ostrasse) beginnt die Bildung von Primärfollikeln und Vakularisierung der strangförmigen Drüsenanlage. Als Hauptgefäß durchzieht gewöhnlich ein Zweig der *Jugularis* von vorn nach hinten das Parenchym und heftet das Vorderende der Drüse an die Vereinigungsstelle von *Basibranchiale I* und *Keratohyale I*. Das Hinterende verwächst meist mit der *Jugularis* selbst. Die in Abb. 11 (S. 315) dargestellten topographischen Verhältnisse bestehen schon bei der Larve. Unter den kleineren Gefäßen finden sich bei *A. tig.* gewöhnlich abweichend von den meisten anderen untersuchten Urodelen *Carotisäste*. In einem Fall fand UHLENHUTH (1928c) selbst rein arterielle Versorgung. Die Follikel sind durch breite, von lockerem Bindegewebe ausgefüllte Spalten getrennt. Über der Vene, unter und selbst außerhalb der Kapsel bleiben embryonale Reservezellgruppen erhalten, die bis zur Geschlechtsreife junge Follikel nachliefern. Häufig kleine Nebenschilddrüsen. Bei verschiedenen *Triton*-Larven (KUHN 1925) oral der beiden Hauptklappen ein kleiner medianer Schilddrüsenrest. Meist werde dieser Abschnitt bald nach der Verwandlung rückgebildet, indem die Follikel nacheinander anschwellen und platzen, wonach das Epithel absterbe.

In der prämetamorphischen Schilddrüse nimmt der Kolloidgehalt zu und die Follikel schwellen an. Bei *A. op.* liegen die Follikel dichter beisammen als bei *A. tig.* (UHLENHUTH 1927), und ihr Wachstum führt bei über 88 Tage alten Larven zur Vereinigung zu einem einzigen „schlauchförmigen Follikel“. Bei *A. mac.* und *tig.* halten sich Follikelverschmelzung und Nachlieferung junger Follikel die Waage, und die Follikelzahl (UHLENHUTH und KARNS 1928c) bleibt sich durch das ganze Leben gleich. Sie wird durch erbliche und Umweltbedingungen bestimmt. Unter gut gepflegten *A. mac.* fanden sich im Durchschnitt etwa 40, bei freilebenden Larven nur 30 Follikel. Unter ungünstigen Bedingungen (so auch DRASTISCH: *Triton*- und Salamanderlarven bei Sauerstoffmangel) bleibt die Schilddrüse klein und besteht aus zahlreichen Follikeln. — In der Hauptgewebsmasse entstehen keine neuen Follikel. Die Parenchymzellen teilen sich nur so lebhaft, daß das Epithel sich bei der Dehnung der Schläuche nicht abflacht. Die

meisten Mitosen während der Zehenbildung, die wenigsten während der Metamorphose. [GRANT (1931 a); auf späteren Stadien der künstlichen Aktivierung zahlreiche Mitosen. Die in Teilung begriffenen Zellen enthalten Sekret.] Lumenwärts liegen in eine azidophile Substanz, vielleicht die Vorstufe des chromophilen Kolloids, eingebettet winzige lichtbrechende Körnchen, die als Mitochondrien und grobe, vital mit Neutralrot färbbare Granula, die nicht als aktives Zellorgan angesprochen werden. Mitochondrienähnliche Körnchen

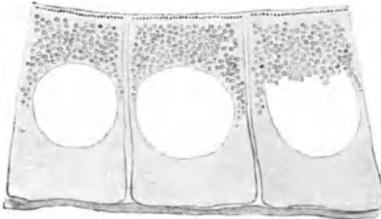
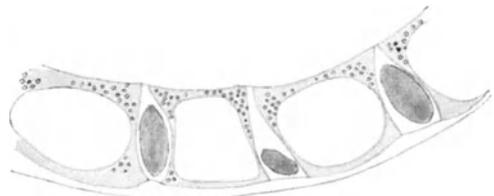


Abb. 6. Zylinderzellen mit Granula und Körpersaum. Alte Larve.



a

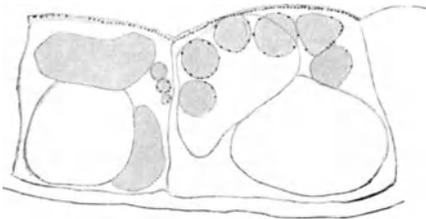
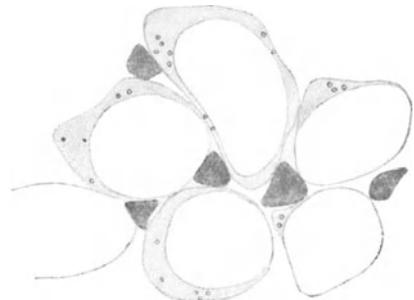


Abb. 8. ANDERSSON-Vakuolen, teils von Mitochondrien eingefüllt. Körnersaum. 2 Tage nach der Metamorphose infolge von Hypophysenbehandlung.



b

Abb. 7. Interzellularen mit Kolloidtröpfchen im Schnitt und Aufsicht. Vor der Häutung.

Abb. 6—8. Schilddrüsenepithel von *A. tig.* (*Ostrasse*) nach dem Leben. (Nach UHLENHUTH 1928.)

säumen den inneren Rand aktiver Zellen (Abb. 6). In den Interzellularspalten häufig Kolloidklumpen (Abb. 7). Kurz vor der Häutung gehen die Neutralrotgranula an Zahl und Größe zurück und beschränken sich häufig auf eine von Mitochondrien freie Zone unmittelbar über dem Kern. Mitochondrien und Körnersaum werden größer. Chromophobe Vakuolen in Zellen („ANDERSSON-Vakuolen“) und Kolloid vermehrt (Abb. 8). Die Zellen werden zylindrisch und die Interzellularspalten öffnen sich gegen das Lumen, ihr Außenende bleibt indessen stets durch die Grundmembran des Epithels verschlossen. Durch Färbung nach MALLORY oder KRAUS (UNNAS polychromes Methylenblau-Azokarmin) gelingt es jetzt, in dem färbbaren Kolloid neben dem basophilen (durch Eosin aber gefärbten) Kolloid intra- und interzellulär und dem Epithel innen anliegend ein azido-

philes Kolloid darzustellen. Dieses soll eine Vorstufe des gewöhnlichen Kolloids sein.

Bei *A. op.*, das sich spontan und rasch verwandelt, treten die metamorphotischen Schilddrüsenveränderungen in weniger als 24 Stunden ein. Bei *A. tig.*, auch der östlichen Rasse, erfolgt der Umschlag nicht so plötzlich und bildet sich langsamer wieder zurück. Beim Salamander (KUHNS 1933) während des Larvenstadiums ebenfalls Stauung und Follikelverschmelzung, aber stets, schon beim Embryo,

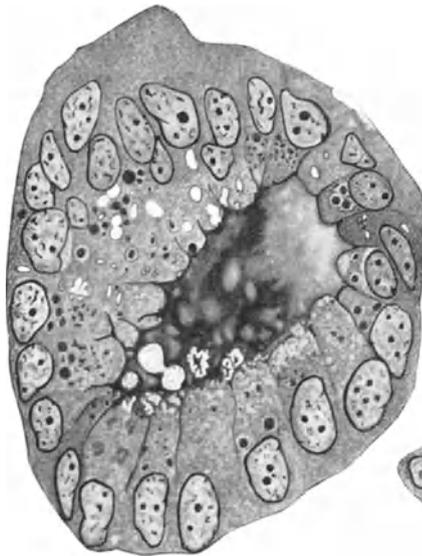


Abb. 9. Follikel mit hohen Zellen mit Kolloid und Vakuolen. Kolloid im Lumen zum Teil verflüssigt. Aus der Schilddrüse von *A. jeffersonianum*. 4 Tage nach der ersten Hypophysenimplantation. (Nach GRANT 1931.)

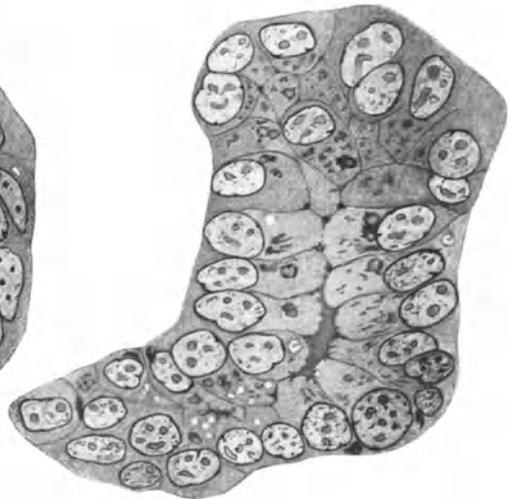


Abb. 10. Follikel mit hohen Zellen mit Kolloid in Form von Kugeln und Strängen. Fast kein Lumen mehr. Aus der Schilddrüse von *A. jeffersonianum*. 6 Tage nach der ersten Hypophysenimplantation. (Nach GRANT 1931.)

Kolloidvakuolen. — Während der Metamorphose nimmt die Axolotlthyreoidea rasch an Masse zu, ihr relativer Kolloidgehalt sinkt. Es wird flüssiger und besteht vorwiegend aus dem basischen und dem nicht färbbaren Anteil. Die Durchblutung ist so stark, daß die Follikel in der Vene suspendiert und die Venenwand die Schilddrüsenkapsel zu sein scheinen. Darauf schwindet der Follikelinhalt, und das Epithel faltet sich ein. Wo die Schilddrüsenentleerung sehr heftig verläuft, wie bei *A. op.* (1927; GRANT 1930c) oder nach wiederholter Hauptlappenimplantation (GRANT: *Necturus* 1930b; Abb. 9 und 10, *A. jeff.* 1931a), bleibt kaum Kolloid zurück und die meisten Follikel kollabieren völlig.

Erst zwischen dem 22. und 36. Tag nach der 1. Häutung quellen die Zellen von *A. tig.* der Ostrasse stark in allen drei Dimensionen

und verschließen die Interzellularspalten. Die „Emulsion farblosen und chromophilen Kolloids“ im Plasma (Abb. 10) von GRANT gegen UHLENHUTH im Sinn der Transporttheorie von ARON als Rückresorption des gespeicherten Kolloids und Sekretion der Zellen in den Blutsinus gedeutet. Die bei Säugern in manchen Fällen festgestellte Umkehr der Zellpolarität ließ sich nicht beobachten. (GRANT: Kerne basal. Bei einigen von HIRSCHLEROVA untersuchten *Tr. crist.* liegt der GOLGI-Apparat über dem Kern.)

Beim Studium aktivierter Enten und Säugerschilddrüsen gelangt SEVERINGHAUS zu der Auffassung: Zellen mit blasigen hellen Kuppen und aufliegenden Kolloidvakuolen in Kolloidresorption begriffen. Keine Inversion von Kern und GOLGI-Apparat. Ein schlanker, weit verzweigter GOLGI-Körper deutet auf Kolloidbildung. Dieses entsteht aus den Mitochondrien in naher räumlicher Beziehung zu dem GOLGI-Körper. Dagegen schließt OKKELS aus den außerordentlich rasch einsetzenden Veränderungen der Meerschweinchenschilddrüse, daß nur die Mitochondrien bei der Kolloidbildung beteiligt seien, während der GOLGI-Körper mit der Entleerung der Follikel zu tun habe.

Die verschiedenen Sorten Granula verschwinden. Bei *A. op.* und *mac.* findet man kurz nach der Häutung „kommunizierende Vakuolen“ und UHLENHUTH kann den Austritt der chromophoben ANDERSSON-Vakuolen einigemal im lebenden Präparat verfolgen. Vor und nach der Metamorphose ist dagegen die Abscheidung der farblosen Kolloidvakuolen meist ebensowenig sichtbar wie der Austritt der färbbaren Substanz. — Die „Hauptgewebsmasse“ der Schilddrüse reagiert einheitlich, von UHLENHUTH mit einem Läppchen der Basedowschilddrüse verglichen. Trotz der intensiven Tätigkeit des Epithels gehen die Zellen nicht zugrunde.

GRANT (1930b) versetzt auch die Schilddrüse von 45 mm langen *Necturus* in den metamorphotischen Zustand. 12 Stunden nach intraperitonealer Implantation des Hauptlappens von *R. pip.* Zellen teilweise kubisch und enthalten Kolloidtröpfchen, die oft in einer Vakuole eingeschlossen sind. Später werden die Zellen noch höher, die Lichtung enger und ihr Inhalt blasser und nimmt saure Farbstoffe an. Auch das intrazelluläre Kolloid schwächer und saurer gefärbt; Tröpfchen jetzt kleiner und zahlreicher, nur noch kleine Vakuolen vorhanden. 3 Tage nach der Implantation Lumen völlig kollabiert und Kolloid als feine Emulsion im Plasma verteilt und in Tropfenform am innern Zellrand. Nach mehrfacher Implantation überlagern sich die Bilder der Früh- und Spätstadien.

Wenn die lebhaftere Exkretion und Vakuolisierung der Zellen nachläßt, findet — deutlich ausgesprochen bei *A. op.* oder hypophysenimplantierten Tieren — eine Rekonstruktion der Schilddrüse statt: Stadium der Wiederfüllung der Follikel. Wo noch ein Hohlraum vorhanden ist, füllt er sich wieder prall mit Sekret, und das solide

Parenchym erhält durch Follikelbildung und Verschmelzung wieder eine Lichtung. Soweit sich das verfolgen läßt, wird der Verlauf der ehemaligen Lichtung genau eingehalten. An solchen Stellen erscheinen in den Zellen wieder pigmentgesäumte azidophile Vakuolen wie im Dotterstadium. Pigment von UHLENHUTH sowohl zu Mitochondrien wie groben Granula in Beziehung gesetzt.

Nach der Metamorphose geht die Hypertrophie der Schilddrüse zurück, die Blutlakunen werden schmaler. Mäßige Exkretion scheint dauernd stattzufinden. ANDERSSON-Vakuolen zwar selten, doch sieht man bei *A. op.* immer einige kommunizierende Vakuolen, bei *A. mac.* und *tig.* vereinzelt offene Interzellularspalten. (Eine Reihe sie apikal überbrückender Kügelchen hält UHLENHUTH eher für einen Kittapparat als für Sekret.) Die Zellen junger Molche sind wieder hochkubisch und ähnlich wie vor der Metamorphose. Die Follikelgröße nimmt in den ersten Jahren zu und sinkt dann ab. Mitosen werden mit dem Alter seltener, das Epithel flacher und die interfollikulären Räume von fibrösem Bindegewebe ausgefüllt.

Alljährlich nach dem Winterschlaf, wenn die Molche in die Fortpflanzungsperiode eintreten, kommt es zur „Frühlingseruption der Schilddrüse“, die vor allem das erstmal sehr heftig verläuft. Die Drüse macht dabei in abgeschwächtem Maß wieder dieselben Phasen durch wie bei den ersten Häutungen.

Follikel von *A. mac.* (1928c, im Frühjahr und Sommer untersucht) enthielten nach der Laichzeit große Kugeln mit konzentrisch geschichteter Schale, in einem Fall 9 Follikel je eine große, helle, exzentrisch gelegene Vakuole. Mehrere Drüsen von älteren *A. op.* enthalten „an einzelnen Stellen eine dem gefärbten Follikelinhalt vollkommen gleichende Substanz frei in den Bluträumen“. Auf der Höhe der Kolloidentleerung aber keine kolloidähnliche Substanz außerhalb der Follikel. Mitunter um die Zeit der Metamorphose beobachtete Abscheidung von Vakuolen in den Blutsinus für anormalen Vorgang gehalten.

2. Bei neotenen Tieren.

Die larvale Topographie wird beibehalten (Abb. II). UHLENHUTH und KARNS schildern die Schilddrüse larvaler und erwachsener, land-

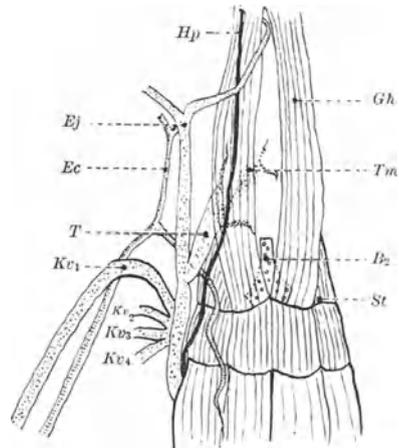


Abb. 11. Lagebeziehungen der Schilddrüse bei einem neotenen *A. tig.* Utahaaxolotl von 76,5 mm Körperlänge. Nach dem Leben gezeichnet. B₂ Basibranchiale II; Ec äußere Carotis; Ej äußere Jugularvene; Gh Geniohyoidmuskel; Hp Hypoglossusnerv; K_{v1-4} erste bis vierte Kiemenvene; St Sternohyoidmuskel; T rechte Schilddrüse; T_m mediale Schilddrüse.
(Nach UHLENHUTH 1928.)

lebender *A. tig.* als histologisch gleichartig und stellen sie in schroffen Gegensatz zu dem Zustand, der eine durch Injektion von Hauptlappenauszug eingeleitete Verwandlung begleite. 1927 schreibt UHLENHUTH: „Dagegen haben wir bei den Rassen des Tigersalamanders, die sich nicht verwandeln, eine günstige Gelegenheit, das Schicksal einer Schilddrüse in Abwesenheit der Metamorphose festzustellen.

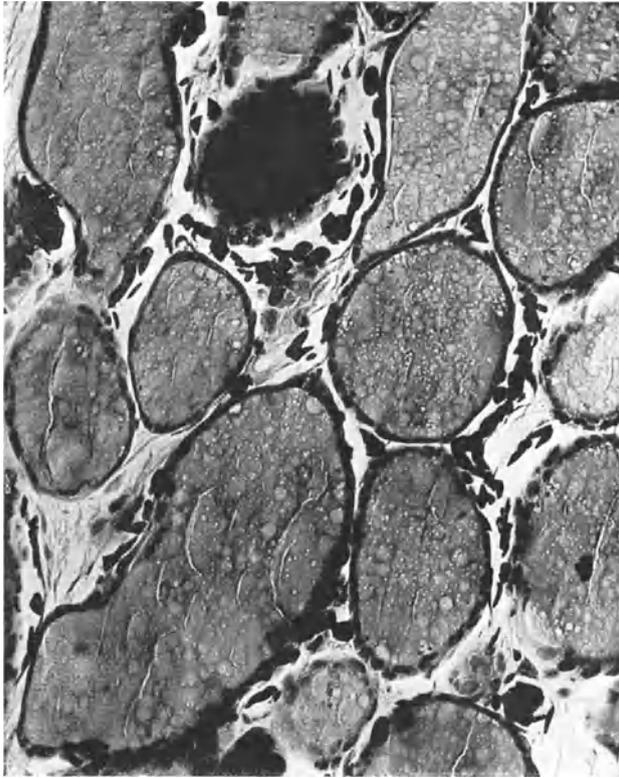


Abb. 12. Frontalschnitt durch die Schilddrüse eines erwachsenen, geschlechtsreifen, neotenischen Koloradoaxolotls von 10,5 mm Körperlänge und 210 mm Gesamtlänge. Am 5. Tag der Gefangenschaft konserviert. „Seine Schilddrüse trägt die Merkmale des Speichertypus; seine Follikel sind sehr groß, die Zellen sind stark abgeplattet, Kolloidvakuolen fehlen fast gänzlich (die heller gefärbten Flecken im Kolloid sind nicht identisch mit den Kolloidvakuolen; sie sind wahrscheinlich die Folge von durch die Formolfixierung verursachten Gerinnungserscheinungen).“ (Nach UHLENHUTH 1927.)

... Die Schilddrüsen des Koloradoaxolotls sowie des mexikanischen Axolotls setzen einfach den für das frühe Larvenleben typischen Entwicklungsgang fort. Das Kolloid fährt fort, sich zu vermehren und die Follikel nehmen an Größe zu, bis sie sich enge berühren“ (S. 711). „Schon ein Vergleich mit bloßem Auge zeigt, daß die Schilddrüse des Axolotls (der Westrasse und aus Mexiko), mindestens ebenso groß, wenn nicht größer als die Schilddrüse eines normal

verwandelten *A. tigrinum* derselben Körpergröße ist.“ „Der geringe Betrag von Bindegewebe, der eine enge Berührung der benachbarten Follikel zur Folge hat, ist sehr auffallend, besonders beim mexikanischen Axolotl und unterscheidet die Thyreoidea dieses Tieres sofort von einer senilen Drüse, nicht nur des Menschen, sondern auch des Salamanders . . . Die Follikel der Axolotlthyreoidea sind doppelt so groß wie die Follikel eines $4\frac{1}{2}$ Jahre alten Marmorsalamanders (vgl. Abb. 34 mit Abb. 26) und um vieles größer als die Follikel eines normal verwandelten, erwachsenen Tigersalamanders (vgl. Abb. 34 mit Abb. 32, S. 675). Die Axolotldrüse ist deutlich das Ergebnis andauernder Kolloidanhäufung; sie ist eine „Stapelldrüse“ oder, wie die Pathologen eine solche Drüse nennen, eine „Stauungsdrüse“.

Zahl der Follikel niedrig.

Die Schilddrüse von *Necturus* besteht nach GRANT (1930b) wie bei *Ambystoma*-Larven aus schlauchförmigen Follikeln. Im Hohlraum stark lichtbrechendes, dunkel färbbares, also altes Kolloid. Chromophobes Kolloid selten. Epithel flach mit homogenem Plasma, enthält selten ANDERSSON-Vakuolen und fast nie färbbare Kolloidtröpfchen.

Wie oben angeführt, scheint die mediane Schilddrüse nicht fähig, zu reifen, sondern arbeitet noch nach der Verwandlung bis zu ihrem Untergang wie eine prämetamorphische Drüse. Bei einem neotenen *Tr. crist.* war dagegen anscheinend die Phase der Follikelverschmelzung ausgefallen [KUHN (1925)]: reifes ♂ von gedrungenem Bau, 7 cm lang, besitzt linear etwa halb so große Follikel wie verwandelte Molche. Median gut 10, seitlich je etwa 50 Follikel gegen 1—5 und 12—20 bei jungen Landtieren.

UHLENHUTH kommt durch die histologischen Bilder zu der Auffassung, daß Sekretproduktion des Epithels und Abscheidung des Sekrets in den Follikel auf der einen, Abgabe des Sekrets an den Organismus auf der anderen Seite zwei völlig getrennte Phasen der Salamanderschilddrüse darstellen. Bei der Larve oder neotenen Tieren spiele sich nur die 1. Phase ab, bleibe aber schwach. Eine lebhaft gesteigerte Kolloidbildung habe dagegen notwendig auch dessen Exkretion zur Folge. Die Zahl der chromophoben Vakuolen in Kolloid und Zellen und in noch höherem Grad die Anwesenheit kommunizierender Vakuolen sind ein Gradmesser der Schilddrüsenaktivität. Wo nach seiner Ansicht überhaupt keine Exkretion abläuft, bei jungen Larven von *A. tig.*, findet er „nur wenig“, bei einem neotenen Koloradoaxolotl (Abb. S. 687, erwachsenes Tier von 210 mm Gesamtlänge) (S. 729) „nahezu keine“ farblosen Kolloidvakuolen. Stimmt aber schon unter natürlichen Bedingungen die histologische Ähnlichkeit der inaktiven Thyreoidea der Larve mit der des Molches schlecht zu UHLENHUTH's Auffassung, so hat KUHN neuerdings (s. im nächsten Abschnitt) bei Salamanderlarven noch eine stärkere

Diskrepanz zwischen morphologischer und physiologischer Schilddrüsenaktivität aufgedeckt.

3. Unter experimentellen Bedingungen.

Mit Hauptlappen implantierte oder mit sauren Extrakten injizierte Molche besitzen eine hyperaktive Schilddrüse wie zur Zeit der Metamorphose. (UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1928a: verschiedene *Ambystoma*-Arten, darunter *A. mex.*; 1928c: larvale *A. tig.*; SPAUL, zitiert von UHLENHUTH und SCHWARTZBACH, *A. mex.*; GRANT 1930b, *Necturus*.) Die Schilddrüse mit Hauptlappen von Fröschen implantierter *A. op.* zeigt schon nach 2—3, bei *A. jeff.* erst nach 5 Tagen das Bild der Kolloidexkretion (Schwund der Lumina). Diese Urodelen verhalten sich also anders als die S. 297 erwähnten Anuren, ihre Metamorphoseneigung geht der Reaktionsbereitschaft der Schilddrüse parallel. Dagegen reagiert die Schilddrüse von *Necturus* auch schon nach 3 Tagen. Hier läßt die Neotenie demnach auf den Ausfall des aktivierenden Reizes und träge Reaktion der Gewebe schließen. Kälte (UHLENHUTH 1921b) setzt die Sensibilität der Axolotlschilddrüse nicht herab. Durch thyreotropes Hormon (Schering) bringt KUHN (1933) sowohl dem Uterus entnommene Salamanderembryonen wie 3 Wochen alte Larven zur Verwandlung. Neugeborene Larven ändern, von einer unbedeutenden Wachstumshemmung abgesehen, ihren Habitus dagegen nicht, obwohl auch ihre Schilddrüse die hyperaktive Form annimmt.

Nach Exstirpation der Hypophyse entstehen weite, dünnwandige Follikel infolge der anhaltenden Kolloidproduktion während Zellteilung und Kolloidentleerung gehemmt sind. Ähnlich wirkt ausschließliche Fütterung mit Thymus.

Werden Urodelenlarven vom 1. Lebenstag an ausschließlich mit Thymus genährt, so nimmt ihre Schilddrüse eine übertrieben prämetamorphische Form an. UHLENHUTH (1927, S. 686, Abb. 33) gibt die Schilddrüse eines 246 Tage alten Tiers der Ostrasse wieder: Follikel groß und prall gefüllt, verschmelzen. Kolloidvakuolen spärlicher als bei normalen Axolotln, kommunizieren nicht mit den Zellen. Epithel flach und sehr plasmaarm, ohne Granula oder stäbchenförmige Faserung des Plasmas. Keine Mitosen. Beim mexikanischen Axolotl und neotenen Exemplaren der Westrasse geht die Regression nicht soweit; die Follikel berühren sich nicht (Abb. 12, Koloradoaxolotl) und das Plasma ist zwar nicht gefasert, führt aber Granula.

Auf eine Schilddrüsen- oder Thyroxinbehandlung reagiert die Schilddrüse nicht; höchstens läßt sich eine geringfügige Hemmung feststellen. Nach großen Joddosen Kolloidstauung (UHLENHUTH und SCHWARTZBACH 1928a, UHLENHUTH 1929b). Versuchsbedingungen und Verlauf S. 291. Bei *A. tig.* verschmelzen viele Follikel und werden im Durchschnitt 3mal, im Maximum über 10mal so groß wie bei

Kontrollen, ihre Zahl sinkt auf die Hälfte (22—142 statt 51—255). Die Drüse ist so ungewöhnlich turgeszent, daß sie waagrecht absteht, wenn sie am Rand erfaßt wird. Durchblutung gering, die zuführenden Gefäße außerordentlich stark und zahlreich. Das Bindegewebe schwindet. Nach 60—72 Tagen ist das Volumen doppelt so groß wie bei Kontrollen. Das Epithel flacht sich ab. Mit dem Heranrücken des Metamorphosealters erscheinen keine interzellulären Vakuolen, die Interzellularspalten bleiben geschlossen und meist verschwinden sogar die Zellgrenzen. Zahl und Größe der Neutralrotgranula sind erhöht, und sie rücken tiefer in die Zelle hinunter. Der Körnersaum fehlt oft. Noch kubische Zellen besitzen ANDERSSON-Vakuolen und in manchen Follikeln überwiegt das chromophobe Kolloid. Streckenweise degeneriert das Epithel völlig, die Granula verklumpen und werden von einer Vakuole umschlossen, Kerne noch gut erhalten. Im Kolloid sind die chromophoben Vakuolen vermehrt. Manche Schläuche werden ganz von ihnen ausgefüllt. In Neutralrotpräparaten schlagen sich im Plasma Kristalle nieder. Bei kristallgefütterten Tieren starke Epithelnekrose. Manche Follikel sind mit zerfallenden Zellen gefüllt, andere, die ihre Wand verloren haben, bestehen nur noch aus Detritusmassen. In derartig stark geschädigten Schilddrüsen fehlen intra- und interzelluläre Vakuolen ganz, und die Entwicklung des Tiers ist gehemmt.

Später — je nach der Dosis nach 72—97 Tagen — bekommt die Schilddrüse wieder ein normales Aussehen und bei der am längsten behandelten Larve, *d* 5, war sie sogar besonders klein. Das Epithel hat sich erholt und scharf von den nekrotischen Flecken abgesetzt. Bei einem noch larvalen (nach WILDER also frühmetamorphischen) Tier, das 97 Tage in Jodlösung zugebracht, aber keine Kristalle gefressen hatte — die Schilddrüse entspricht seinem Habitus, aber nicht seinem Alter —, sind die Zellgrenzen wieder scharf, die Interzellularspalten offen und enthalten einige Vakuolen. Bei den 17 *A. mac.*, die sich rechtzeitig verwandeln konnten, besteht die Schilddrüse zwar ebenfalls aus weniger und größeren Follikeln als bei den Kontrollen, aber das Epithel ist nur leicht geschädigt. Vereinzelt verklumpen die Granula und der Hohlraum enthält nekrotische Massen. UHLENHUTH schließt aus dem Schicksal der Tiere wie aus dem histologischen Bild der Thyreoidea, daß kleine Joddosen die Kolloidproduktionen fördern, seine Entleerung aber hemmen. Die geringe Kolloidentleerung, die bei der Ostrasse schon im vorgeschrittenen (frühmetamorphischen) Larvenstadium einsetzt, bleibt aus. Größere Dosen „vergiften“ die Schilddrüse und unterbinden auch die Kolloidbildung. Mit der Zeit gewöhnt sich die Drüse an das Jod und nimmt ihre Tätigkeit wieder auf. — Die Kolloidentleerung soll nach seiner Theorie durch die Interzellularen in die Blutbahn führen. In gestauten Drüsen ist aber die Berührungsfläche zwischen

Follikel und Blutsinus klein und die Interzellulärspalten geschlossen, und beides erschwert die Ausschwemmung des Kolloids.

[Je nach Dosis schilddrüsenfördernde oder hemmende Jodwirkung bei der Ratte nach LOESER (1934), KUSCHINSKY, durch die Hypophyse vermittelt. — Follikulinbehandelte Kaninchen (KARP und KOSTKIEWICZ) Stauungsdrüse.]

f) Funktion und Histologie der Hypophyse.

Die Hyperfunktion der Schilddrüse und die durch die Hypophyse ausgelösten Vorgänge wie Verbreiterung der Flossen und Fortpflanzung, vielleicht auch die neuerliche Ausbildung aquatischer Züge deuten auf erhöhte Sekretion des Hauptteils der Hypophyse im Frühjahr. Nach BREHM häuten sich Tritonen im Frühjahr alle 2—8 Tage, nach der Begattung seltener. Der Höhepunkt der Schilddrüsen-tätigkeit (POWERS: Schrumpfung männlicher Ambystomen vor dem Verlassen des Wassers) scheint später anzusetzen zu sein und die terrestrischen Neigungen zu verstärken. Indessen sind nach UHLENHUTH (1927) die Follikel schon bei laichreifen Weibchen kollabiert. Die morphologischen Veränderungen der Amphibienhypophyse zu verschiedenen Jahreszeiten sind noch nicht systematisch untersucht. KLATT gibt an, daß die Hypophyse eines während der Winterruhe getöteten Teichmolchs größer und stärker durchblutet war als bei brünstigen Tieren.

SKLOWER (1925) beobachtet bei der Prometamorphose und Metamorphose Hauptlappenhypertrophie und beim Frosch jährlich ein Maximum im Frühjahr und ein Minimum im Juli-August. Im November ist die Drüse wieder fast ebenso umfangreich wie im Frühjahr, erleidet aber im Winter eine geringe Abnahme. Invers zur Hypophysen-Schilddrüsenfunktion verändert sich das Volum der Thymus im Lauf der Entwicklung und im Jahreszyklus. Histologisch während der Metamorphose im Mark Kernzerfall. Beim Frosch erscheint nur im Hochsommer eine schmale Rindenzone. SKLOWER glaubt in Thymussekreten die Ursache des Körperwachstums wie des Rückgangs der Tätigkeit von Hypophyse und Schilddrüse zu erkennen.

Bei neotenen Kaulquappen findet GOLDSCHMIDT (nach ADLER 1914a) die Hypophyse schlecht entwickelt. KLATT zieht von einem hellen *Taeniatus*-Weibchen Larven mit kleiner Hypophyse, die sich teilweise spät verwandeln.

Während der Larvenentwicklung von *Bufo halophilus* vermehren sich die eosinophilen Zellen im Hauptlappen der Hypophyse und auf vorgeschrittenen Metamorphosestadien nehmen plötzlich die basophilen zu. Diesen legt denn auch ALLEN (1929, 1932b) Metamorphosewirkung bei. CLEMENTS findet, daß bei Kaulquappen von *R. temp.* die Differenzierung in oxyphile, basophile und intermediäre Zellen

mit dem Alter deutlicher werde. Verfütterung von Jod oder Hirnteil der Hypophyse ändert das Bild nicht. Schilddrüsenfütterung ändert nicht das Zahlenverhältnis, erhöht aber die Affinität für basische, Hauptlappenfütterung für saure Farbstoffe bei sämtlichen Zellsorten.

Bei *Necturus* (CHARIPPER) basophile plasmaarm, führen nie Sekretvakuolen. Vereinzelt große chromophobe Zellen, besitzend eine Vakuole. Eosinophile Zellen am aktivsten, 4 funktionelle Typen unterschieden.

g) Thymus.

Über die Verfütterung an Kaulquappen liegen widersprechende Erfahrungen vor. Die Metamorphose ist nach GUDERNATSCH (1912) und nach HART verzögert, das Wachstum beschleunigt. Die Kaulquappen nach HART (1920a) plump und manchmal ödematös. ROMEIS (1924) bemerkt einen derartigen Einfluß nicht immer und hält die Wachstumsförderung nicht für spezifisch, die Entwicklungshemmung für eine Insuffizienzerscheinung. SWINGLE vermißt die Wachstumsförderung. Die Gewebe thymusgefütterter Kaulquappen sind ungewöhnlich locker (ABDERHALDEN, nach HART), HART (1920a) spricht von Myxödem. Er findet die Thymus gut entwickelt und die Schilddrüse verkümmert. Diese wird abgebildet und geschildert; sie besteht oft nur aus wenig Follikeln mit dünner, faltiger Wand und die Lichtung enthält bloß „dünnnes Kolloid oder Gewebssaft“. Im Epithel schwinden die Zellgrenzen und die Kerne werden pyknotisch. Zwischen den Follikeln entstehen breite Zwischenräume, die von lockerem Bindegewebe eingenommen werden. JENSEN (1920b) nennt die Schilddrüse hypotrophisch und beschreibt sie ähnlich wie HART. Aber auch die Schilddrüse der aus thymektomierten Kaulquappen entstandenen Frösche gerät in einen derartigen Zustand. ADLER (1914b): aufgetrieben, reich an Bindegewebe, große, schlaffe Follikel mit schaumigem Kolloid. Rechtzeitige Metamorphose, hypertrophische Keimdrüsen. Die Thymus regeneriert oder hypertrophiert nicht nach totaler oder partieller Exstirpation.

Thymektomie hemmt das Wachstum von Axolotln (HART 1920a). Mit Thymus gefütterte Larven des Marmorsalamanders (UHLENHUTH 1916) verwandeln sich spät, nehmen aber in heller Umgebung schon im aquatischen Stadium das erwachsene Farbkleid an, (s. S. 286, Schilddrüse S. 318). Ausschließlich mit Thymus genährte Larven von *A. mac.* und *A. op.* wachsen weder, noch entwickeln sie sich (1921b). Normale Fütterung in den ersten 14 Tagen nach dem Schlüpfen ermöglicht aber schon die Aufzucht [bei Kaulquappen nach ROMEIS (1924) keine nachträgliche Schutzwirkung] und (1918b) von der 3. bis zur 5. Woche mit Thymus, dann jeden 2. Tag mit Regenwürmern gefütterte *A. mac.* verwandeln sich sogar früher als nur mit Würmern gefütterte Larven. 1918c: *A. tig.* leiden weniger als die beiden anderen Arten unter der Thymuskost und nur in kühler Umgebung (bei 15°, bei 25° nicht) ist die Metamorphose verzögert. Larvale *Tr. alp.* und 3 Wochen alte Salamanderlarven, die intermittierend mit Thymus gefüttert werden (KUHN 1925), bleiben sowohl im Wachstum wie der Entwicklung zurück. Vielleicht unterernährt.

Unter frühzeitig ganz mit Thymus genährten Larven von *A. op.* und *mac.* können sich zwar nur wenige verwandeln, aber das Metamorphosealter macht sich an der Wachstumskurve bemerkbar. Sie steigt bei normalen Larven stetig an, je nach Temperatur und Fütterung mehr oder weniger steil. Im Zeitpunkt der Metamorphose bekommt sie einen Knick und verläuft von da ab sehr flach. Die Kurve der Thymustiere erhebt sich ein wenig steiler als die der Kontrollen (1918e), und zur Zeit, in der einzelne Exemplare sich verwandeln, bekommt die Kurve auch bei den übrigen einen Knick, um sich nicht wieder zu erheben. Die Steigerung des larvalen Wachstums ist bei Urodelen nicht so auffallend wie bei Anuren. UHLENHUTH betrachtet sie nicht als eine spezifische Erscheinung. Thymus, ähnlich Leber (1921b) sei eben besonders nahrhaftes Futter. Die Metamorphosehemmung und der Fortfall der 2. Wachstumsperiode (jenseits des „Knick“) soll dagegen auf einer Insuffizienz der Thymusnahrung beruhen. Der unsichere Ausfall der Fütterungsversuche rühre vielleicht daher, daß die dem Parenchym fehlenden Stoffe in den bindegewebigen Septen enthalten sind. Um die Verspätung des Metamorphosealters festzustellen, wurde in gewohnter Weise (vgl. S. 269) das Produkt $R \times A$ gebildet. Bei unbehandelten *A. op.* betrug es annähernd 60, bei Thymustieren 65. Das Alter, in dem die Verwandlung hätte stattfinden sollen, ergibt sich durch Division des Normalwerts für k durch die Wachstumsrate R der Versuchstiere. Beobachtet wurde aber erst viel später der Knick in der Kurve und Fälle von Metamorphose.

Mit Schilddrüse gefütterte Thymustiere (1918c) verwandeln sich. Der Wachstumsstillstand unterscheidet sie aber von schilddrüsenlosen und mit Schilddrüse gefütterten Larven. UHLENHUTH deutet daher den späten Eintritt des Metamorphosealters und das Ausbleiben der Metamorphose als Hemmung bei der Bildung der Exkretorsubstanz, die die Schilddrüse zur Ausschüttung ihres Hormons veranlasse, den Wachstumsstillstand aber im Sinn der S. 289 wiedergegebenen Theorie einer qualitativen Dysfunktion der Schilddrüse, die jodfreies, giftiges Sekret liefere. Kleine Gaben Jod zur Ergänzung nicht geeignet, wohl aber (1921b) Hypophysenhauptteil oder (1918e, Knick zur rechten Zeit) Epithelkörperchen. Hirnteil der Hypophyse unwirksam.

Unabhängig von der Entwicklungshemmung leiden thymusgefütterte *A. mac.* und *op.* und *Eurycea bislineata* ferner unter Zuckungen und 1—2 Wochen später auch unter einer Muskelstarre, die sich von hinten über den Körper ausbreitet und schließlich in eine tödliche Lähmung übergeht (1918a und g). Die Krämpfe beginnen während der Zehenbildung, in kühler Umgebung erst nach deren Abschluß. Bei *A. op.* zwischen dem 35. und 40. Tag, bei *A. mac.* im Alter von 5 Wochen die ersten schweren Anfälle. *A. tig.* (Ostrasse)

erkrankt nicht. Die Krämpfe lassen sich weder durch Beigabe von gewöhnlichem Futter noch von Schilddrüse beheben. Ein Zusatz von Milch oder von Kalzium oder Magnesiumlaktat (1918h und k) zum Aquarienwasser mildert oder unterdrückt zwar die klonischen Krämpfe, nicht aber die Starre und Muskelatrophie. (ZONDEK und REITER: bei Kaulquappen Einfluß der Thymus auf Wachstum und Entwicklung durch CaCl_2 gehemmt, durch höhere Konzentrationen sogar in schilddrüsenartige Wirkung verkehrt.) Die klonischen Krämpfe der Extremität eines tetanischen Tieres hören (BIEDL) nach Nervenschnitt auf, entstehen also zentral. Die Schutzwirkung der genannten Stoffe erstreckt sich aber nur auf die Peripherie.

Der Ausbruch der Krankheit bei thymusgefütterten Molchen fällt mit dem Auftreten sekretorischer Strukturen in der Thymus zusammen, die Heilung der Überlebenden mit der Metamorphose. Um diese Zeit entwickeln sich die Beischilddrüsen der Urodelen. Einzelne Tiere erholen sich jedoch schon vor der Ausbildung der Epithelkörperchen. Beziehungen zur Epiphyse leider nicht untersucht. Ausnahme (1918d): in Ca- oder Mg-haltigem Wasser mit Thymus aufgezogene Ambystomen sind bei der Metamorphose steif und werden erst einige Wochen später von Krämpfen befallen. Anuren (1919) bilden schon bald nach dem Schlüpfen Nebenschilddrüsen aus und sind den geschilderten Krämpfen nicht ausgesetzt. — Bei tetanischen *A. op.* findet UHLENHUTH (1918a) als einzige anatomische Besonderheit eine Hypertrophie und vorzeitige Differenzierung der Thymus, während prätetanische Exemplare zur Zeit der Untersuchung noch eine rein epitheliale Thymus hatten; die Zellen waren noch pigmentiert wie das Epithel der Pharyngealtaschen und teilten sich fast nie. (In den meisten Drüsen keine Mitosen, in manchen 1 oder 2.) Die tetanischen Tiere waren um etwa $\frac{1}{3}$ größer als die andern, ihre Thymus aber $2\frac{1}{2}$ mal so groß. Sie enthielt kein Pigment mehr und bestand aus verschiedenartigen Zellen. Im 5. Paar Zellen mit eosinophilem Kern und Plasma, nach MAXIMOW und BALDWIN ein Zeichen der Markbildung. Zahlreiche Mitosen. Thymus I und II fehlten schon (werden nach MAXIMOW und BALDWIN bei 11,5—13 mm langen Larven von *A. tig.* und *mac.* rückgebildet).

Wegen all dieser Umstände hält UHLENHUTH die Schädigung seiner Versuchstiere für wesensgleich mit einer Tetania parathyreo-privia und faßt diese als eine Vergiftung des Zentralnervensystems durch Thymusprodukte auf. Weder die mit der Thymusnahrung aufgenommene noch die von der eigenen Thymus abgegebene Toxinmenge schädige das Nervensystem, aber gleichzeitige Zufuhr von außen und von innen könne der Körper in manchen Fällen nur mit Hilfe der Epithelkörperchen bewältigen. Demnach besitze der Körper schon vor der Entwicklung der Epithelkörperchen einen Schutz gegen das Toxin. Andererseits könne man trotz der großen entgiftenden

Kraft der Epithelkörperchen bei Fröschen und Säugetieren (1919 bei Vögeln Tetanie nicht sicher beobachtet) durch Thymusextrakt (BIEDL) Krämpfe auslösen. Derartige Krämpfe wären also einer Tetanie parathyreopriva gleichzusetzen.

Bei Vollmolchen äußert sich die Thymusvergiftung anders als bei Larven und erinnert eher an die Erscheinungen bei Kaulquappen (1919). Vom 15. Tag ab nur mit Thymus gefütterte *A. mac.* und *op.* vermögen sich zu entwickeln, die jungen Molche sind aber sehr hinfällig. Bei kühler Temperatur können sie längere Zeit — 1 Tier 2 Jahre lang nach der Verwandlung — am Leben erhalten werden und wachsen. Früher oder später erkrankt aber jedes Stück, wird träg, liegt zeitweise auf dem Rücken und stirbt einige Wochen später. Unterhautgewebe, Zunge und die Gegend der Parotiden sind bis dahin geschwollen und das Skelet weiß und gallertig. Das Herz schlägt schwach und selten.

Literatur.

Abkürzungen: ref. referiert. * Verf. nur aus einem Referat bekannt.

Lit. Literaturverzeichnis.

- ABDERHALDEN, E. u. J. HARTMANN: Weitere Versuche über den Einfluß jodhaltiger Produkte auf das Wachstum und die Metamorphose von Kaulquappen. Arch. ges. Physiol. **218**, 2 (1927).
- ABELIN, J.: Über Phosphat- und Schilddrüsenwirkung. Klin. Wschr. **1923 II**, 1650, 1651.
- ABOLIN, L.: Beeinflussung des Fischfarbenwechsels durch Chemikalien. Arch. Entw.mechan. **104** (1925).
- ADAMS, A. E.: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **27**, 433 (1930a)*.
- L. RICHARDS and A. KUDER: Science (N.Y.) **72**, 323 (1930b).
- Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **28**, 677—681 (1931)*.
- and M. C. GIERSON: Anat. Rec. **54**, 43 (1932), ref.
- ADDAIR, I. and F. E. CHIDESTER: Pineal and Metamorphosis. The influence of pineal feeding upon the rate of metamorphosis in frogs. Endocrinology **12**, 791—96 (1928)*.
- ADLER, L.: Metamorphosestudien an Batrachierlarven. I. Exstirpation endokriner Drüsen. A. Exstirpation der Hypophyse. Arch. Entw.mechan. **39** (1914a).
- B. Exstirpation der Thymus. C. Exstirpation der Epiphyse. Arch. Entw.mechan. **40** (1914b).
- Untersuchungen zur Entstehung der Amphibienneotenie. Zugleich ein Beitrag zur Physiologie der Amphibienschilddrüse. Arch. ges. Physiol. **164**, 1 (1916).
- ADOLPH, E. F.: J. of exper. Zool. **43**, 105—489 (1925).
- Modifications in the physiological regulation of body volume in *Rana pipiens* during ontogeny and metamorphosis. Anat. Rec. **34**, 118 (1926).
- Excretion of water by frogs. Amer. J. Physiol. **81**, 2 (1927a).
- The skin and the kidneys as regulators of the body volume of frogs. J. of exper. Zool. **47**, 1—30 (1927b).
- Changes of body volume in several species of larval amphibians in relation to the osmotic pressure of their environment. Ebenda **47**, 163 bis 178 (1927c).

- ADOLPH, E. F.: Ontogeny of volume regulation. J. of exper. Zool. **47**, 178—195 (1927d).
 — Anat. Rec. **44**, 227 (1929)*.
- ALLEN, B. M.: Effect of extirpation of the anterior lobe of hypophysis of *Rana pipiens*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **32**, 117 (1917a).
 — Effect of thyroid removal in the larvae of *Rana pipiens*. Ebenda **32**, 293 (1917b).
 — The relation of pituitary and thyroid gland of the *Bufo* and *Rana* to iodine and metamorphosis. Ebenda **36**, 405—417 (1919a).
 — Development of thyroid gland of *Bufo* and their normal relation to metamorphosis. J. Morph. a. Physiol. **32**, 489 (1919b).
 — Influence of the hypophysis on the thyroid gland in amphibian larvae. Univ. California Publ. Zool. **31**, 53—78 (1927)*.
 — A study of the histogenesis of the pars anterior of the hypophysis of *Bufo* during metamorphosis. Anat. Rec. **44**, 208 (1929)*.
 — Response of *Bufo* larvae to different concentrations of thyroxin. Anat. Rec. **54**, 45—64 (1932a).
 — Dominant rôle of pars anterior of hypophysis in initiating amphibian metamorphosis. Ebenda **54**, 64—81 (1932b).
- ANSELMINO, K. J., F. HOFMANN u. L. HEROLD: Über die parathyreotrope Wirkung von Hypophysenvorderlappenextrakten. Klin. Wschr. **1933 IIa**, 1944.
 — — — Über die adrenalotrope Wirkung von Hypophysenvorderlappenextrakten. Ebenda **1933 IIb**, 1944.
- ARON, M.: Injections d'extrait préhypophysaire au foetus du *Cobaye* in utero. Action sur les flots endocrines du Pankréas. C. r. Soc. Biol. Paris **113**, 1071—1073 (1933).
- ASIMOFF, G.: Zur biologischen Kontrolle des Antithyreokrins. Arch. ges. Physiol. **215**, 191—196 (1926).
- ATWELL, W. I.: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **24**, 864 (1927)*.
 — Functional relations of hypophysis and brain. Endocrinology **16**, 242 bis 250 (1932)*.
- BABÁK, E.: Zur chromatischen Hautfunktion der Tiere. Arch. ges. Physiol. **131** (1910).
 — Ebenda **149**, 462 (1913a)*.
 — Ebenda **153**, 441 (1913b)*.
 — Ebenda **154**, 66 (1913c)*.
 — Fol. neurobiol. **7**, Erg.-H., 175 (1913d)*.
 — Zbl. Physiol. **27**, 536 (1913e).
- BATSCHAROWA, S.: Untersuchungen über die Beeinflussung der Pigmentwanderung in der Froschnetzhaut durch Anwendung von Adrenalin und Zeozon. Graefes Arch. **116**, H. 4 (1926)*.
- BEAUMONT, J. DE: Les caractères sexuels du triton et leur déterminisme, masculinisation et féminisation. Archives de Biol. **39**, 175—245 (1929).
 — Arch. Entw.mechan. **129** (1933).
- BELEHRÁDEK, J. and J. S. HUXLEY: Brit. J. exper. Biol. **5**, 89—96 (1928).
- BELKIN, R.: Influence de la température sur la métamorphose provoquée par la thyroïdine chez *Rana temporaria*. C. r. Soc. Biol. Paris **115**, 1034, 1035 (1934a).
 — Influence inhibitrice de l'antithyroïdine sur la métamorphose provoquée par la thyroïdine chez les axolotls. Ebenda **115**, 1159, 1160 (1934b).
 — C. r. Acad. Sci. U.R.S.S. **2**, 2, 318—320 (1934c).
- BIEDERMANN, W.: Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. Erg. Biol. **1**, 1—342 (1926), Lit.
- BISHOP, S. C.: Copeia, Bd. **1**. 1932*.

- BLACHER, L. J.: The rôle of the hypophysis and of the thyroid gland in the cutaneous pigmentary function of amphibians and fishes. Russisch mit englischer Zusammenfassung. Trans. Labor. exper. Biol. Zoo-Park Moscow **3**, 37—81 (1927a).
- u. R. I. BELKIN: Der Einfluß von kristallinischem Jod auf die Metamorphose von Axolotln. Ebenda **3**, 97—116 (1927b).
- Materials for the mechanics of amphibian metamorphosis. Russisch mit englischer Zusammenfassung. Ebenda **4**, 125—173 (1928a).
- The mechanics of amphibian metamorphosis. Russisch. Ebenda **4**, 353—390 (1928b), Lit.
- u. N. W. BROMLEY: Arch. Entw.mechan. **123**, 240—265 (1931).
- BLUM, F.: Experimentelle und klinische Studien über Epithelkörperchen, Schilddrüse und Blut. Endokrinol. **8**, 241—259 (1931).
- F. A. LEHMANN u. W. LEISTNER: Studien zur Physiologie der Schilddrüse. Die Jodsubstanzen der Schilddrüse. Endokrinol **13**, 250—255 (1933).
- BOETTGER, E. R. u. E. SCHWARZ: Zool. Anz. **78**, 174—176 (1928).
- BOIS, A. M. DU et J. DE BEAUMONT: Intersexualité phénotypique dans la gonade mâle du *Triton*. C. r. Soc. Biol. Paris **97**, 1323, 1324 (1927).
- BOULANGER, E. G.: Experiments on the Metamorphosis of the Mexican Axolotl (*Amblystoma tigrinum*), conducted in the Society's Gardens. Proc. zool. Soc. Lond. **2**, 403 (1913).
- BREHMS Tierleben, 4. Aufl., Bd. 4. 1912.
- BRUNER, H. L.: Gegenbaurs Jb. **48**, 63—82 (1914a).
- Ebenda **48**, 157—165 (1914b).
- BRUNN, F.: Beitrag zur Kenntnis der Wirkung von Hypophysenextrakt auf den Wasserhaushalt des Frosches. Zbl. inn. Med. **1920**, Nr 39.
- BURNS, R. K. and A. BUYSE: Anat. Rec. **51**, 155—186 (1932).
- BUSCHKE, W.: Zur Frage der Einwirkung des Melanophorenhormons auf die Dunkeladaptation des menschlichen Auges. Klin. Wschr. **1934 II**, 1785, 1786.
- CHARIPPER, H. A.: Studies on amphibian endocrines. II. The pituitary gland of *Necturus maculosus*. Anat. Rec. **49**, 345—361 (1931).
- GHAUVIN, M. v.: Über die Verwandlungsfähigkeit des mexikanischen Axolotl. Z. Zool. **41**, 365 (1885).
- CLEMENTS, D. I.: J. roy. microsc. Soc. Lond. **52**, 138—148 (1932).
- MCCLURE, C. F. W.: On the experimental production of edema in larval and adult anura. J. gen. Physiol. **1**, 261 (1918).
- COLLIN, R. et P. L. DROUET: Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **5** (1930).
- Extrait post-hypophysaire et variations pondérales chez la grenouille. C. r. Soc. Biol. Paris **110**, 1153, 1154 (1932)*.
- La réaction des erythrophones est-elle liée au fonctionnement hypophysaire? C. r. Soc. Biol. Paris **115**, 1441—1443 (1934a).
- A propos du déterminisme de l'expansion des chromatophores chez la grenouille. Ebenda **116**, 724—726 (1934b).
- CORD, C. P. Mc and F. P. ALLEN: Evidences associating pineal gland function with alterations in pigmentation. J. of exper. Zool. **23** (1917).
- DAWSON, A. B.: Anat. Rec. **52**, 367—380 (1932).
- u. R. J. JIMINEZ: Response of hedonic glands of male *Triturus viridescens* to heteroplastic implants of anterior pituitary. Ebenda **55**, 279—289 (1933).
- DESMOND, W. F.: Ebenda **29**, 103 (1925), ref.
- DETWILER, S. R. and R. W. LEWIS: Temperature and retinal pigment migration in the eyes of the frog. J. comp. Neur. **41** (1926)*.

- DIETEL, F. G.: Untersuchungen über das Melanophorenhormon. III. Klin. Wschr. **1933 II**, 1358.
- Kreislaufwirkung des Hypophysenhinterlappenextraktes bei verschiedenen Tierklassen. Ebenda **1934 I**, 554—556.
- DRASTISCH, L.: Z. vergl. Physiol. **2**, 632—657 (1925).
- DRIESCH, H.: Entwicklungsmechanische Studien. II. Über die Beziehungen des Lichts zur ersten Etappe der tierischen Formbildung. Z. Zool. **1891**.
- DUBOWIK, J. A.: Arch. Entw.mechan. **129**, 666 (1933).
- DUNN, E. R.: Amer. Naturalist **56**, 418 (1922).
- EHRHARDT, K.: Die Hypophysen-Melanophorenreaktion und ihre klinische Auswertung. Münch. med. Wschr. **1927 I**, 11.
- EITEL, H. u. A. LOESER: Die Hemmung der Schilddrüsentätigkeit durch Tierblut. Klin. Wschr. **1934 II**, 1742—1744.
- ESKIN, J. A.: Über den Einfluß der Nebenniere auf die Metamorphose der Amphibien. Endocrinology **11**, 249—260 (1932).
- EUFINGER, H., H. WIESBADER u. N. SMILOVITS: Der Einfluß des Schwangerenblutes auf die Metamorphose der Froschlarve. Klin. Wschr. **1931 I**, 348—350.
- FIGGE, F. H.: A morphological explanation for failure of *Necturus* to metamorphose. J. of exper. Zool. **56**, 241—254 (1930).
- FISCHEL, A.: Beiträge zur Biologie der Pigmentzellen. Anat. H. **58**, 174 (1919).
- FRISCH, K. v.: Beiträge zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Arch. f. Physiol. **138** (1911).
- Über farbige Anpassung bei Fischen. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere **32** (1912).
- Über den Einfluß der Bodenfarbe auf die Fleckenzeichnung des Feuersalamanders. Biol. Zbl. **40** (1920).
- FUCHS, R. F.: Der Farbenwechsel und die chromatische Hautfunktion der Tiere. WINTERSTEINs Handbuch der normalen und pathologischen Physiologie, Bd. 3, 1. Hälfte, Teil 2, S. 1189—1656. 1914 (Lit.).
- GARBER, S. T.: Metamorphosis of the Axolotl following lung exstirpation. Anat. Rec. **45**, 261 (1930)*.
- GESSNER, O.: Weitere Beiträge zur Frage der durch Thyraden hervorgerufenen und der natürlichen Metamorphose von Amphibienlarven durch parasympathikotrop und sympathikotrop wirkende Pharmaka. Z. Biol. **87**, 228—238 (1928).
- Über die Beeinflussung der Amphibienlarven-Metamorphose durch Vigantol. Ebenda **92**, 436—440 (1932a).
- Über die Beeinflussung der Amphibienlarven-Metamorphose durch Parathyreoidea, Blut und bestimmte Blutbestandteile. Z. exper. Med. **82**, 357—374 (1932b); nach TRENDLENBURG 1934.
- GESSNER, W.: Die Einwirkung von Insulin, Cholin, Muscarin, Pilocarpin und Atropin auf die durch Schilddrüsengaben zu erzwingende Metamorphose von Amphibienlarven, sowie über die Wirkung des Jodthyris auf Amphibienlarven. Z. Biol. **86**, 167—188 (1927).
- GUSTY, L. et B. A. HOUSSAY: Modifications cutanées et génitales produites chez le crapand par l'extirpation de l'hypophyse ou par lésion du cerveau. C. r. Soc. Biol. Paris **91**, 313—317 (1924).
- u. L. GONZALEZ: Ebenda **102**, 34 (1929).
- — Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **28**, 677—681 (1931).
- GRANT, M. P.: Diagnostic stages of urodel Metamorphosis. With references to *Amblystoma punctatum* und *Triturus viridescens*. Anat. Rec. **45**, 1—25 (1930a).
- The release of follicular colloid from the thyroid of *Necturus maculosus* following heteroplastic anterior-pituitary implants. Ebenda **46**, 209—216 (1930b).

- GRANT, M. P.: The release of follicular colloid from the thyroid of *Amblystoma jeffersonianum* following heteroplastic anterior-pituitary implants. *Anat. Rec.* **49**, 371—395 (1931a).
- Diagnostic stages of metamorphosis in *Amblystoma jeffersonianum* and *Amblystoma opacum*. *Ebenda* **51**, 1—16 (1931b).
- *Ebenda* **51**, 18—41 (1931c).
- GROEBBELS, F.: *Z. Biol.* **75**, 91—120 (1922).
- GUDERNATSCH, F.: Feeding experiments on tadpoles. *Arch. Entw.mechan.* **35**, 457 (1912).
- Wachstum und Entwicklung. HIRSCHS Handbuch der inneren Sekretion, Bd. 2. 1933 (Lit.).
- HART, C.: Über die Beziehungen zwischen endokrinem System und Konstitution. *Berl. klin. Wschr.* **1917 II**, 1077.
- Neotenie und Infantilismus. *Ebenda* **1918 I**, 612.
- Zum Wesen und Wirken endokriner Drüsen. *Ebenda* **1920 Ia**, 101.
- Konstitution und endokrines System. *Z. angew. Anat. u. Konstit.lehre* **6**, 71—84 (1920b).
- HERRELL, W. E.: Growth and regeneration of tissue in frog tadpoles following administration of extract of anterior pituitary gland. *Anat. Rec.* **59**, 47—67 (1934).
- HIMMER, A.: Untersuchungen über den physiologischen und morphologischen Farbwechsel bei Amphibien. *Arch. Entw.mechan.* **100** (1924).
- HIRSCHLEROWA, Z.: Mikroskopisch-anatomische Untersuchungen an der Amphibienschilddrüse mit besonderer Berücksichtigung ihres GOLGI-Apparates. *Z. Zellforsch.* **6**, 234—256 (1928).
- HOGGEN, L.T. and F. R.WINTON: The pigmentary effector system I. Reaction of frogs metamorphoses to pituitary extracts. *Proc. roy. Soc. B* **93** (1922).
- — Studies on internal secretion. I. The effect of pituitary (Anterior lobe) injection upon normal and thyroidectomized axolotls. *Ebenda* **94** (1923a).
- and F. R.WINTON: The pigmentary effector system III. Colour responses in the hypophysectomised frog. *Ebenda* **95** (1923b)
- u. F. A. E. GREW: *Brit. J. exper. Biol.* **1** (1923c).
- The pigmentary effector system. *Edinburg* 1924.
- *Brit. J. exper. Biol.* **3**, H. 3 (1926)*.
- and D. SLOME: *Proc. roy. Soc. B* **108**, 755, 10—53 (1931)*.
- HOLMES, S. J.: *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **14**, 103 (1916).
- HOSKINS, E. R. and M. M. HOSKINS: Experiments with the thyroid, hypophysis and pineal gland of *Rana sylvatica*. *Anat. Rec.* **16**, 151 (1919a)*.
- — Observation on thyroidless *Rana sylvatica* larvae kept through the second season of normal metamorphosis. *Ebenda* **16**, 152 (1919b)*.
- — The interrelation of the thyroid and hypophysis in the growth and development of frog larvae. *Endocrinology* **4**, 1 (1920).
- and M. MORRIS: *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **14**, 74 (1916).
- HOUSSAY, B. A. et D. POTICK: Antagonisme entre l'hypophyse et l'insuline chez le crapaud. *C. r. Soc. Biol. Paris* **101**, 940—942 (1929a)*.
- et L. GONZALEZ: L'hypophyse et le testicule chez le crapaud *Bufo marinus* (L.) SCHNEID. *Ebenda* **101**, 938—940 (1929b).
- et L. GRUSTY: Les fonctions de l'hypophyse et de la région infundibulo-tubérienne chez le crapaud. *Ebenda* **101**, 935—938 (1929c).
- — Fonction sexuelle, hypophyse et hypothalamus chez le crapaud. *Ebenda* **104**, 130, 131 (1930)*.
- HUMPHREY, R. R.: *Anat. Rec.* **51**, 135—154 (1932).
- *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **30**, 1078—1081 (1933)*.

- HUXLEY, J. S. and L. T. HOGBEN: Experiments on amphibian metamorphosis and pigment responses in relation to internal secretion. Proc. roy. Soc. B **93**, 36 (1922).
- HYKEŠOVÁ, D. E. u. J. KRÍŽENECKÝ: Über die Absorption von Thyroxin durch Fette und Öle. Endokrinol. **12**, 336—346 (1933).
- IHLE, J. E. W., P. N. VAN KAMPEN, H. F. NIERSTRASZ u. J. VERSLUYS: Anatomie der Wirbeltiere. Übersetzt von G. HIRSCH. 1927.
- INGRAM, W. R.: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **25**, 730, 731 (1928).
- Studies on amphibian neoteny. Anat. Rec. **46**, 233 (1930).
- JENSEN, C. O.: Standardisierung der Thyreoidpräparate durch Anwendung von Axolotl. Münch. med. Wschr. **1920 IIa**, 1423, ref.
- Recherches sur la provocation artificielle de la métamorphose chez les batraciens et notamment chez l'axolotl. C. r. Soc. Biol. Paris **83**, 315 bis 317 (1920b).
- Demi-Métamorphose chez l'*Amblystoma mexicanum*. Ebenda **84**, 423, 424 (1921a).
- Métamorphose provoquée par l'injection de préparations thyroïdiennes et de thyroxine (KENDALL) à des axolotls ayant subi la thyroïdectomie. Toxicité élevée de combinaisons jodées, dans le cas d'animaux thyroïdectomisés. Ebenda **85**, 391—392 (1921b).
- JORDAN, H. E. and C. SPEIDEL: Blood cell formation and distribution in relation to the mechanism of thyroid-accelerated metamorphosis in the frog larvae. J. of exper. Med. **38**, 529—542 (1923).
- JORES, A.: Metamorphosenhormon und Auge. Klin. Wschr. **1933 IIa**, 1599 bis 1601.
- u. E. W. LENSSEN: Sind die Erythrophenreaktion der Elrize und die Melanophorenreaktion des Frosches identisch? Endokrinol. **12**, 90—101 (1933b).
- KÄER, E.: Stoffwechselwirkungen von jodiertem Eiweiß. Klin. Wschr. **1934 I**, 11—13.
- KAMMERER, P.: Vererbung erzwungener Farbveränderungen. Arch. Entw.-mechan. **36**, 4—193 (1913).
- KARP, L. u. B. KOSTKIEWICZ: Experimenteller kolloider Kropf nach Follikulininjektion. Klin. Wschr. **1934 I**, 489, 490.
- KEHL, R.: Action d'un extrait de l'hypophyse antérieure de mammifère, sur la ponte des batraciens. C. r. Soc. Biol. Paris **103**, 744, 745 (1930)*.
- KLATT, B.: Arch. Entw.-mechan. **123**, 747—791 (1931).
- KOLLER, G. u. W. RODEWALD: Arch. ges. Physiol. **233**, 637 (1933).
- KONSULOFF, St.: Das Melanophorenhormon im Urin. Klin. Wschr. **1934 I**, 490, 491.
- KORNFELD, M.: Arch. Entw.-mechan. **40** (1914)*.
- KOSMIN, N. P. u. M. S. RESNITSCHENKO: Über die Bedeutung der Ca⁺⁺- und K⁺-Ionen für die Wirksamkeit des Thyroxins. Trans. Lab. exper. Biol. Zoopark Moscow **3**, 25—26 (1927).
- KRICHEL, W.: Der Einfluß thyroïdaler Substanzen auf Larven von *Bufo viridis* und die Bedeutung dieser Stoffe für die Entwicklung der Keimdrüse bis zur Metamorphose. Zool. Jb., Physiol. **48**, 589—666 (1931)*.
- KRÍŽENECKÝ, J. u. J. PODHRADSKÝ: Weitere Untersuchungen über die Wirkung des Hyperpituitarismus auf die Wachstums- und Entwicklungsvorgänge. (Versuche an Kaulquappen.) Arch. Entw.-mechan. **107** (1926).
- KROGH, A.: The Anat. a. Physiol. of Capillaries. New-Haven 1922.
- KROPP, B.: Control of melanophores. J. of exper. Zool. **49**, Nr 2 (1927).
- KRUMBIEGEL, I.: Zool. Anz. **79**, 250—256 (1928).
- KUHN, O.: Schilddrüsenfunktion und Neotenie bei Urodelen. Biol. Zbl. **45**, 483—495 (1925).

- KUHN, O.: Über morphogenetische Schilddrüsenwirkungen in frühen Entwicklungsstadien. Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, Math.-physik. Kl. VI. (Biol.) **1933**, Nr 7, 13—35.
- LAQUER, F.: Hormone und innere Sekretion. Dresden: Theodor Steinkopff 1928.
- LARSON, E.: The extirpation of the thyroid gland and its effects upon the hypophysis in *Bufo americanus* and *Rana pipiens*. Sci. Bull. Univ. Kansas **17**, 319—330 (1927)*.
- LAURENS, H.: The reactions of the melanophores of *Amblystoma tigrinum* larvae to light and darkness. J. of exper. Zool. **13** (1917).
— and J. W. WILLIAMS: Photomechanical changes in the retina of normal and transplanted eyes of *Amblystoma* larvae. Ebenda **17** (1923).
- LOEB, L. and F. L. HAVEN: Anat. Rec. **46**, 64—80 (1930).
- LOESER, A.: Beziehungen zwischen der thyreotropen Substanz des Hypophysenvorderlappens und den Nebennieren. Klin. Wschr. **1933 II**, 1614.
— Die Umstimmung der Schilddrüsentätigkeit durch Jod. Klin. Wschr. **1934 I**, 533, 534.
- MACHT, J.: Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **16**, 138, 139 (1918).
- MALYTSCHEW, B. TH.: Über die Hämatopoese beim Axolotl nach Entfernung der Randzone der Leber. Beitr. path. Anat. **88**, 315—336 (1932)*.
- MARX, L.: Entwicklung und Ausbildung des Farbkleids beim Feuersalamander nach Verlust der Hypophyse. Arch. Entw.mechan. **114**, 512—548 (1929).
- MILLS, S. M.: Acad. Sci. Washington, Vol. 18, p. 538—590. 1932*.
— J. of exper. Zool. **64**, 231 (1932)*.
- MORGAN, A. H. and S. C. SONDEHEIM: Anat. Rec. **52**, 7—30 (1932).
- MURR, E. u. A. SKLOWER: Z. vergl. Physiol. **7**, 278—288 (1928).
- NAGEL, A.: Beobachtungen bei der Metamorphose schilddrüsengefütterter Axolotl. Arch. f. exper. Path. **120**, 1—15 (1927).
- NAKIJIMA, A.: Über die Ernährung von Urodelen- und Anurenlarven durch im Wasser gelöste Nährstoffe und andere Lösungen. Fol. anat. jap. **5**, 213—224 (1929)*.
- NICHOLAS, J. S.: Anat. Rec. **28**, 317 (1924).
- NOBLE, G. K.: Anat. Rec. **29**, 100 (1924), ref.
— and L. B. RICHARDS: A metamorphic change produced in *Siren* by thyroxin injections. Anat. Rec. **45**, 275 (1930)*.
— — Amer. Mus., Nov. **1932**, Nr 113, 1—25*.
- OBRESHKOVE, V.: The photoreactions of tadpoles in relation to the BUNSEN-ROSCOE law. J. of exper. Zool. **34** (1921).
- OKKELS, I. H.: The mechanism of secretion in the thyroid gland. Acta path. scand. (Københ.) **16**, Suppl., 303—313 (1933).
- OPACKY, J.: Le développement de la peau larvaire des amphibiens dans différents milieux. C. r. Soc. Biol. Paris **95 II**, 900—902 (1926).
- PARKER, G. H.: The skin and the eyes as receptive organs in the reactions of frogs to light. Amer. J. Physiol. **10** (1903).
— Biol. Rev. Cambridge philos. Soc. **5** (1930).
— Erg. Biol. **9**, 239—291 (1932).
- PAULI, W.: Versuche über den physiologischen Farbwechsel der Salamanderlarve und der Pfrille. Z. Zool. **128**, 3, 4 (1926).
- PECZENIK, O.: Z. vergl. Physiol. **19**, 84—93 (1933).
- PEDERELSKIJ, A. u. L. J. BLACHER: Biol. generalis (Wien) **5**, 395 (1929)*.
- PÉZARD, A.: Variations de l'oeil du triton entre l'époque des amours et l'époque du repos annuel. C. r. Soc. Biol. Paris **110**, 948—950 (1932)*.
- POHLE, E.: Der Einfluß des Nervensystems auf die Osmoregulation der Amphibien. Amer. J. Physiol. **182** (1920).
- POKORNY, E.: Zur vergleichenden Anatomie der Hypophyse. Z. Anat. **78** (1926).
- POWERS, J. H.: Amer. Naturalist **37**, 385—410 (1903).

- POWERS, J. H.: Morphological variation and its causes in *Amblystoma tigrinum*. Univ. Stud. Nebraska **7**, 197—274 (1907).
- PRZIBRAM, H.: Z. vergl. Physiol. **17**, 565—574 (1932).
- PUENTE, J.: Modificaciones hitológicas que se observan en la piel de los sapos hipofisoprivos. Rev. Soc. argent. Biol. **3**, 321—343 (1927)*.
- REIS, K.: Sur le comportement des greffes des amphibiens. La métamorphose des greffes de la peau larvaire de l'Axolotl sur les Amblystomes. C. r. Soc. Biol. Paris **95 II**, 903—905 (1926).
- Arch. Entw.-mech. **122**, 494—543 (1930).
- La métamorphose des greffes hétéroplastiques de la peau des Amphibiens néoténiques (*Proteus anguimens*). C. r. Soc. Biol. Paris **109**, 1015—1017 (1932)*.
- RICCITELLI, L.: Über das Bestehen einer hormonalen Funktion der Prostata. Endokrinol. **12**, 23, 24 (1933).
- ROMEIS, B.: Die Wirkung der Verfütterung frischer Thymus auf Froschlärven. Arch. Entw.-mech. **104** (1924).
- Biochem. Z. **141** (1927).
- RŮŽIČKÁ, V.: Arch. Entw.-mech. **42**, 671—710 (1916).
- SACHS, W. B.: Umwandlungsversuche an kiementragenden Schwanzlurchen durch Schilddrüse und Schilddrüsenpräparate. Zool. Anz. **88**, 312—381 (1910)*.
- SAEGESSER, M.: Die Schutzfunktion des Organismus bei Thyreopathie, gleichzeitig eine Bemerkung zu der Arbeit von ANSELMINO und HOFFMANN im Jg. 1933, Nr 5, S. 99 dieser Wochenschrift. Klin. Wschr. **1933 I**, 672.
- SAINTON, P. et H. SIMONNET: Hyperthyroïdisation familiale chez les gallinacés. C. r. Soc. Biol. Paris **106**, 344—346 (1931).
- SCHARRER, E.: Z. vergl. Physiol. **7** (1928a).
- Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. Naturwiss. **1928b**, 76, 77.
- Z. vergl. Physiol. **17**, 491—509 (1932).
- Z. Zool. **144**, 1—12 (1933).
- Forschgn u. Fortschr. **10**, 300, 301 (1934).
- SCHULZE, W.: Untersuchungen über die Wirkungen innersekretorischer Drüsensubstanzen auf die Morphogenie. Ebenda **1922 I**, 895, 896.
- SCOTT-GILSON, A.: Melanophores in developing and adult *Fundulus heteroclitus* (minnow). J. of exper. Zool. **45**, 415 (1926).
- SEVERINGHAUS, A. E.: Z. Zellforsch. **19**, 653—680 (1933).
- SKLOWER, A.: Das inkretorische System im Lebenszyklus der Frösche. I. Schilddrüse, Hypophyse, Thymus und Keimdrüsen. Z. vergl. Physiol. **2**, 474—523 (1925).
- Forschgn u. Fortschr. **6**, 435, 436 (1930).
- SMITH, C. S.: Demonstration of the nature of the arterio-venous meshwork in frogs kidney. Amer. J. Physiol. **82**, 717—726 (1927).
- SMITH, P. E.: Experimental ablation of the hypophysis in the frog embryo. Science (N. Y.) **44**, 280—282 (1916a).
- The effect of hypophysectomy in the early embryo upon growth and later development in the frog. Anat. Rec. **11**, 57 (1916b).
- The pigmentary changes in frog larvae deprived of the epithelial hypophysis. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **16**, 74—78 (1918a).
- On the effects of ablation of the epithelial hypophysis on the other endocrine glands. Ebenda **16**, 81, 82, (1918b).
- and J. B. SMITH: Ebenda **20**, 51, 52 (1923).
- A retardation in the rate of metamorphosis of the colorado-axolotl by injection of anterior hypophyseal fluid. Brit. J. exper. Biol. **3**, 239 (1926)*.

- SMITH, P. E.: Fresh anterior feeding to the hypophysectomised rat. *Amer. J. Physiol.* **81** (1927)
- S PAUL, E. A.: Accelerated metamorphosis of frog tadpoles by injection of extract of anterior lobe pituitary gland and the administration of jodine. *Brit. J. exper. Biol.* **1**, 313 (1923a).
- Experiments of the injection of pituitary body (anterior lobe) extracts to axolotls. *Ebenda* **2**, 33 (1923b).
- *Proc. zool. Soc.* **1925a**, 995—1006.
- *Ebenda* **1925b**, 1021, 1026.
- Comparative studies of accelerated Amphibian metamorphosis. *Brit. J. exper. Biol.* **5**, 212—232 (1928).
- and W. W. MIDDLETON: Biological and chemical studies of extracts of anterior lobe pituitary. *J. of exper. Biol.* **8**, 30—43 (1931a)*.
- — Phosphate content and biological activity of anterior lobe pituitary. *Ebenda* **8**, 44—54 (1931b)*.
- SPEIDEL, C. C.: Studies of hyperthyroidism. III. Bile pigment production and erythrocyte destruction in thyroid-treated amphibian larvae. *J. of exper. Med.* **43**, 703—712 (1926).
- STEEGER, P. G.: *Z. Zellforsch.* **19**, 441—488 (1933).
- STEGGERDA, T. R.: The relation of pitressin to water interchange in frogs. *Amer. J. Physiol.* **98**, 255 (1931)*.
- STERN, N.: *Bull. Acad. Sci. Soviet. Soc., VII. s., math.-nat.* **6**, 851—881 (1933).
- STREULI, H.: Die Akkommodation des Wibreltierauges. Ein vergleichender anatomisch-physiologischer Überblick. *Naturwiss.* **1925**, 477—485.
- STUDNITZ, G. v.: *Ebenda* **1925**, 193—196.
- STUTINSKY, F.: Expansion des erythrophores chez *Phoxinus laevis*, par des produits non hypophysaires. *C. r. Soc. biol. Paris* **115**, 241—243 (1934).
- SUNDER-PLOSSMANN, P.: Die Neuroregulation der menschlichen Schilddrüse und ihre Störungen beim Morbus Basedow. *Klin. Wschr.* **1934 I**, 364 bis 369.
- SWINGLE, W. W.: On the experimental production of edema by nephrectomy. *J. gen. Physiol.* **1**, 509 (1908a).
- Jodine and the thyroid. III. The specific action of jodine in accelerating amphibian metamorphosis. *Ebenda* **1**, 593 (1918b).
- The relation of the pars intermedia of the hypophysis to pigmentary changes in anuran larvae. *J. of exper. Zool.* **34**, 545 (1921).
- Spontaneous metamorphosis of the american axolotl. *Amer. Nat.* **56**, 193 (1922a).
- *Ebenda* **56**, 560 (1922b).
- Thyroid gland of perennibranchiate amphibians. *Anat. Rec.* **23**, 106 (1922c).
- Thyroid transplantation and amphibian metamorphosis. *J. of exper. Zool.* **37** (1923).
- Some factors involved in the metamorphosis of the Colorado axolotl. *Anat. Rec.* **29**, 101 (1924), ref.
- Is the tadpole test for thyroid valid? *Endocrinology* **8** (1926).
- and K. A. MARTIN: *J. of exper. Zool.* **46**, 277—298 (1927).
- THEIS, A.: Histologische Untersuchungen über die Epidermis im Individualzyklus von *Salamandra maculosa* LAUR. *Z. Zool.* **140**, 356—420 (1932).
- TRENDELENBURG, P.: Die Hormone. Ihre Physiologie und Pharmakologie, Bd. I. Berlin 1929.
- Die Hormone, 1934. Herausgeg. von O. KRAYER.
- TSCHERNIKOFF, A.: Zur Physiologie der Hypophysis cerebri des Frosches. *Arch. ges. Physiol.* **212**, H. 2 (1926).

- UHLENHUTH, E.: Die synchrone Metamorphose transplantierte Salamander-
augen. Arch. Entw.mechan. **36**, 211—261 (1913).
- A contribution to the metamorphosis of skin in amphibians. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **14**, 88 (1916).
 - Ebenda **1917**, H. 5.
 - The antagonism between thymus and parathyroid glands. J. gen. Physiol. **1**, 23 (1918a).
 - Further proof of the existence of a specific tetany-producing substance in the thymus gland. Ebenda **1**, 33 (1918b).
 - Nature of the retarding influence of the thymus upon amphibian metamorphosis. Ebenda **1**, 305 (1918c).
 - Parathyroids and calcium metabolism. Ebenda **1**, 315 (1918d).
 - Relation between thyroid gland, metamorphosis, and growth. Ebenda **1**, 473 (1918e).
 - Relation between metamorphosis and other developmental phenomena in amphibians. Ebenda **1**, 525 (1918f).
 - Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **16**, 20 (1918g).
 - Ebenda **16**, 51 (1918h).
 - Ebenda **16**, 70 (1918i).
 - Ebenda **16**, 314 (1918k).
 - Thymus function. (Nicht wörtlich.) Endocrinology **3** (1919).
 - Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **17**, 11 (1920a).
 - The influence of hunger and temperature upon the utilization of food substances. Ebenda **17**, 108 (1920b).
 - The effect of iodine and jodothyrene on the larvae of salamanders. II. The relation between metamorphosis and limb development in salamander larvae. Biol. Bull. **41**, 307 (1921a).
 - The internal secretion in growth and development of amphibians. Amer. Nat. **55** (1921b).
 - The effect of iodine and jodothyrene on the larvae of salamanders. III. The role of iodine in the specific action of the thyroid hormone as tested in the metamorphosis of the axolotl larvae. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **42**, 143—152 (1922).
 - Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse. I. Histologisch-embryologische Untersuchungen des Sekretionsprozesses in den verschiedenen Lebensperioden der Schilddrüse des Marmorsalamanders *Ambystomama opacum*. Arch. Entw.mechan. **109**, 611—749 (1927).
 - u. S. SCHWARTZBACH: Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse II. Brit. J. exper. Biol. **5**, 1—5 (1928a).
 - u. H. KARNS: Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse. III. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **54**, 128—164 (1928b).
 - Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse. IV. Die Sekretionsvakuolen und Sekretionskörner in der frischen Schilddrüse des amerikanischen gefleckten Salamanders (*Ambystoma maculata*) und des Tigersalamanders (*Ambystoma tigrinum*). Z. Zellforsch. **7**, 595—672 (1928c).
 - and S. SCHWARTZBACH: Anterior lobe the thyroid stimulator. (Nicht wörtlich.) Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **26**, 149—154 (1929a).
 - Die Morphologie und Physiologie der Salamanderschilddrüse V. Arch. Entw. mechan. **115**, 184—236 (1929b).
 - Further facts regarding the influence of feeding the anterior lobe of hypophysis on the rate of growth and the size of *A. tig.*
- UNGAR, I. et E. J. BENEDETTO: L'absorption iso-osmotique ou contra-osmotique de l'eau à travers la peau du Crapaud. C. r. Soc. Biol. Paris **117**, 465—466 (1934).

- UYENO, K.: Observations on the melanophores of the frog. *J. of Physiol.* **56**, 348 (1922).
- VILTER, V.: Migration des mélanophores dermiques dans l'épiderme chez l'Axolotl. *C. r. Soc. Biol. Paris* **110**, 938—940 (1932)*.
- WEIGL, R.: *Arch. Entw.mechan.* **36**, 595—625 (1913).
- WEINBERG, E.: Über die Beziehung der Nervenfaserteilung zur Sekretausscheidung in der Pars nervosa und intermedia der Hypophyse. *Anat. Anz.* **76**, 155—158 (1933)*.
- WEISS, R.: Experimentelle Untersuchungen zur Metamorphose der Ascidien; Beschleunigung des Metamorphoseeintrittes durch Thyreoideabehandlung der Larve. *Biol. Zbl.* **48**, 69, 79 (1928)*.
- *Forschgn u. Fortschr.* **6**, 199, 200 (1930).
- WHIPPLE-WILDER, I.: *The Morphology of Amphibian Metamorphosis.* Northampton Mass., 1925.
- WINTREBERT, P.: *C. r. Soc. Biol. Paris* **63**, 521 (1907).
- *Ebenda* **65**, 415—417 (1908a).
- *Ebenda* **65**, 549—551 (1908b).
- WISSLER, H.: *Arch. ges. Physiol.* **233**, 137—144 (1933).
- WITSCHI, E.: *Anat. Rec.* **54**, 76 (1932), ref.
- WORONZOWA, M. A.: *Trans. Labor. exper. Biol. Zoopark Moscow* **4**, 89—105 (1928a).
- *Ebenda* **4**, 107—124 (1928b).
- Morphogenetische Analyse der Färbung bei weißen Axolotln. *Arch. Entw.mechan.* **115**, 93—109 (1920).
- u. L. J. BLACHER: Die Hypophyse und Geschlechtsdrüsen der Amphibien, der Einfluß der Hypophysenexstirpation auf die Geschlechtsdrüsen bei *Urodela*. *Ebenda* **121**, 327—344 (1930)*.
- WYMAN, L. C.: Blood and nerves as controlling agents in the movements of melanophores. *J. of exper. Zool.* **39**, Nr 1, 73 (1924).
- ZAWADOWSKY, B. M. and E. V. ZAWADOWSKY: Application of the Axolotl metamorphosis reaction to the quantitative assay of thyroid gland hormones. *Endocrinology* **10**, 550—559 (1926)*.
- u. Z. M. PERELMUTER: *Arch. Entw.mechan.* **10**, 210—237 (1927 a).
- u. S. I. BESSMERTNAJA: *Ebenda* **1927 b**, 238—240.
- A. A. TITAJEV, Z. M. PERELMUTER u. N. A. RASPOPOWA: *Arch. ges. Physiol.* **217**, 189—204 (1927 c).
- N. A. RASPOPOWA, T. P. ROLITSCH u. E. W. UMANOWA: Über die Rolle der Jodkomponente im Thyroxinmolekül. *Z. exper. Med.* **61**, 526—538 (1928a).
- u. L. P. LIPTSCHINA: Über die Anwendung der Metamorphosereaktion bei Axolotl zur Standardisierung des Hormons der Schilddrüse. *Ebenda* **62**, 27—34 (1928b).
- u. M. NOWIKOWA: Eine biologische Methode zur Bestimmung der Schilddrüsenaktivität bei Tieren. *Endokrinol.* **1**, 167—173 (1928 c).
- Zur Problemstellung der Physiologie und des Stoffwechsels der Hormone im Organismus. *Endokrinol.* **12**, 81—90 (1933).
- ZIESKE, R.: *Z. vergl. Physiol.* **17**, 606—643 (1932).
- ZONDEK, B. u. H. KROHN: Ein Hormon der Hypophyse. Zwischenlappenhormon (Intermedin). *Naturwiss.* **1932a**, 134—136.
- Hormon des Zwischenlappens der Hypophyse (Intermedin). II. Intermedin im Organismus (Hypophyse, Gehirn). *Klin. Wschr.* **19321 b**, 849.
- ZONDEK, H. u. T. REITER: Hormonwirkung und Kationen. *Klin. Wschr.* **1923 II**, 1344—1346.
- u. H. UCKO: Hormonwirkung und Wasserstoffionenkonzentration. *Ebenda* **1924 II a**, 1752—1753.
- *Dtsch. med. Wschr.* **1924 I b**, 849.

Physiologie des Zentralnervensystems der Fische.

Von J. TEN CATE, Amsterdam.

Mit 8 Abbildungen.

Inhaltsübersicht.

	Seite
I. Einleitung	335
II. Das Rückenmark	336
1. Segmentale Innervation der Haut, der Muskulatur und der Chromatophoren	336
2. Monosegmentale Reflexe	341
3. Plurisegmentale Reflexe	343
4. Lokotionsbewegungen der Rückenmarksfische	346
5. Erregbarkeit des Rückenmarks	355
6. Besondere Formen der Erregung und Hemmung	356
7. Das Rückenmark als Leitungsorgan	358
8. Die Wirkung einiger Gifte auf das Rückenmark	361
III. Das verlängerte Mark	362
IV. Das Kleinhirn	372
V. Das Mittelhirn	381
VI. Das Zwischenhirn	388
VII. Das Vorderhirn	393
VIII. Schlußbetrachtungen	399
Literatur	402

I. Einleitung.

Die großen Fortschritte auf dem Gebiet der Physiologie des Zentralnervensystems, welche ganz besonders im Laufe der letzten Dezennien zu verzeichnen sind, haben auch zu manchen wichtigen Entdeckungen auf dem Gebiet der Physiologie des Zentralnervensystems der Fische geführt. Dabei sind zahlreiche interessante Tatsachen sowohl über die Lokalisation der Funktionen in den einzelnen Abschnitten des Zentralnervensystems wie auch über den Verlauf der verschiedenen Reflexakte bekanntgeworden. Auch die Analyse des Zustandekommens der Reflextätigkeit bei den Fischen wurde in vielen Fällen durchgeführt. Meistensteils stehen alle diese Befunde aber gesondert da; im folgenden sollen daher die Ergebnisse dieser Versuche zugleich mit den älteren Befunden zusammengefaßt dargestellt werden. Dabei soll versucht werden, eine möglichst durchgreifende Einteilung und Gruppierung der Funktionen in den einzelnen Abschnitten des Zentralnervensystems durchzuführen.

Zunächst beabsichtige ich, die Funktionen der einzelnen Abschnitte des Zentralnervensystems bei den Vertretern der verschiedenen Unterklassen der Fische gesondert zu besprechen. Es zeigt

sich aber, daß dies sich vorläufig schwerlich durchführen läßt. Einerseits findet man in den Arbeiten der meisten Untersucher keine strenge Einteilung der beobachteten Tiere nach Unterklassen und Ordnungen; andererseits sind die bis jetzt bekanntgewordenen Tatsachen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Fische dafür noch nicht zahlreich genug. Die Cyclostomen und Ganoïden sind noch sehr wenig untersucht. Was die anderen Unterklassen anbetrifft, so sind bei den Elasmobranchiern vor allem die einen, bei den Teleostiern wieder andere Abschnitte des Zentralnervensystems untersucht worden. Immerhin habe ich versucht, bei der Besprechung der Funktion der verschiedenen Abschnitte des Zentralnervensystems bei den Fischen mich soweit wie möglich an die Einteilung nach den Unterklassen zu halten.

II. Das Rückenmark.

I. Segmentale Innervation der Haut, der Muskulatur und der Chromatophoren.

Um mit den Funktionen des Rückenmarks vertraut zu werden, muß man mit dessen einfachsten Leistungen beginnen. Nun ist das Rückenmark der Fische, wie dasjenige aller anderen Wirbeltiere streng segmentiert gebaut. Man wird deshalb gut tun, die Verrichtungen, welche ein jedes Segment an und für sich zu leisten imstande sind, zunächst zu erforschen.

Jedes Rückenmarkssegment ist durch die zuführenden und abführenden Bahnen zwischen den Rezeptoren und den Effektoren eingeschaltet. Aus diesem Grunde ist die Kenntnis der Funktionen eines Rückenmarkssegments nur dann möglich, wenn die Innervation der rezeptorischen und effektorischen Organe durch dasselbe bekannt ist. Die segmentale Innervation der rezeptorischen und effektorischen Organe ist hauptsächlich anatomisch untersucht, doch sind gerade durch die physiologischen Untersuchungen manche wichtige Tatsachen bekanntgeworden. Auf diese will ich hier zuerst eingehen.

Experimentell ist *die segmentale Innervation des allgemeinen Rezeptors — der Haut* — zuerst beim Hai (*Scyllium catulus*) von VAN RIJNBERG (1) untersucht. Nach der Isolierung eines dorsalen Wurzel-paares nach der Methode SHERRINGTONs, wobei kranial und kaudal von einem bestimmten Wurzel-paare, das intakt gelassen wurde, je drei Wurzel-paare durchtrennt wurden, konnte VAN RIJNBERG eine hyperalgetische bandförmige Zone, welche nach der ventralen Mittellinie zu breiter wurde und von zwei analgetischen Zonen begrenzt war, feststellen. Jede dorsale Wurzel beherrscht somit bei *Scyllium* das Tast- und Schmerzgefühl in einer umschriebenen Hautpartie — *Dermatom*, welches die Form eines Trapezes mit ungleichen parallelen

Seiten hat. Die kürzere Seite dieses Trapezes fällt mit der dorsalen, die längere mit der ventralen Mittellinie zusammen. Im ventralen Abschnitte des Dermatoms konnte eine größere Empfindlichkeit für Reize als im dorsalen festgestellt werden.

In anderen Versuchen konnte VAN RIJNBEEK konstatieren, daß man nach Durchtrennung von drei Dorsalwurzeln ein analgetisches Band an der Haut erhält, das von der dorsalen Mittellinie bis zu der ventralen etwas schräg nach hinten verläuft. Werden nur zwei Dorsalwurzeln durchschnitten, dann erreicht das analgetische Band die Bauchlinie nicht. Wurde nur eine dorsale Wurzel durchtrennt, dann konnte überhaupt kein analgetisches Hautfeld mehr festgestellt werden. Diese Befunde zeigen, daß bei Haien ein Übereinandergreifen, ein „overlap“ der Dermatome besteht und daß dies Übereinandergreifen infolge der größeren Breite der Rumpfdermatome an der ventralen Mittellinie hier am stärksten ausgeprägt ist.

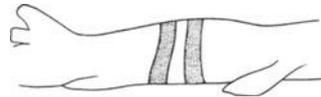


Abb. 1. Ein isoliertes Dermatom zwischen zwei analgetischen Zonen (schwarz).
(Nach VAN RIJNBEEK.)

VAN RIJNBEEK (9) hat auch die segmentale Innervation der Haut der Brustflosse bei den Haien untersucht. Er konnte feststellen, daß auch hier die Dermatome in einer bestimmten Reihenfolge liegen, indem sie in der kranio-kaudalen Richtung einander folgen, wie Strahlen eines Fächers. Auch ein Übereinandergreifen der Dermatome konnte an der Brustflosse bestimmt werden.

Die segmentale Innervation der Haut bei einem anderen Vertreter der Elasmobranchier, nämlich beim *Rochen (Raja clavata)* habe ich (1, 2) nach der von SHERRINGTON vorgeschlagenen Methode der „remaining sensibility“ untersucht.

Infolge des besonderen Körperbaues ist die Form der Dermatome bei den Rochen nicht deutlich ausgesprochen. Man bekommt zunächst den Eindruck, daß die Dermatome, welche hinter dem Schultergürtel liegen, längs dem abgeplatteten und scheibenförmigen Rumpfbandförmig verlaufen. Wenn man aber den kranio-kaudalen Durchmesser derselben an der dorsalen Seite mit demselben Durchmesser an der ventralen Seite vergleicht, kann man sich überzeugen, daß der letztere stets etwas größer ist als der erste. Demnach nähert sich die Form der Rumpfdermatome beim Rochen ebenfalls einem Trapez.

Auf den Brustflossen breiten sich die Dermatome fächerförmig aus; dabei verlieren die vordersten den Kontakt mit der Medianlinie. Bei der starken Ausbreitung der Brustflosse nach vorn hat somit eine Verschiebung der Dermatome beim Rochen stattgefunden, ähnlich, wie es BOLK für die Extremitäten der Säugetiere beschrieben hat.

Ebenso wie bei den Haien wird auch bei den Rochen ein „overlap“ der Dermatome gefunden. Infolge des besonderen Körperbaues ist

die Lage und Ausbreitung der einzelnen Dermatome beim Rochen sehr verschieden. Aus dem beistehenden Schema (Abb. 2), das die Lage der Dermatome an der dorsalen Seite wiedergibt, ist dies gut ersichtlich.

Außer den Haien und Rochen ist die segmentale Ausbreitung der dorsalen Wurzeln in der Haut noch bei den *Plattfischen* (*Pleuronectiden*) untersucht. VAN RIJNBEEK (3, 4) hat bei *Solea*- und *Rhomboidichtys*-Arten die ventralen und dorsalen Äste einiger Spinalnerven durchtrennt und danach die Lage und die Ausbreitung der erhaltenen unempfindlichen Hautgebiete bestimmt. Er konnte feststellen, daß die sensiblen Dermatome bei den Pleuronectiden bandförmig und segmental angeordnet sind.

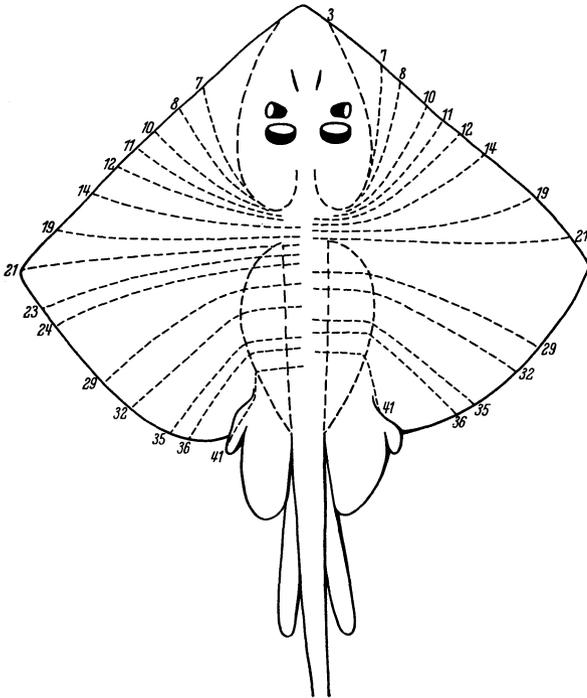


Abb. 2. Grenzen der Dermatome an der dorsalen Seite bei *Raja clavata*. Rechts sind die kranialen, links die kaudalen Grenzen angegeben.

Sehr ausführlich hat sich VAN HERK mit der Frage über die sensible Dermatomerie bei den Pleuronectiden beschäftigt. Er arbeitete nach der Methode SHERRINGTONS. Wie aus seinen Versuchen hervorgeht, ist das Schema, nach welchem die Haut der Pleuronectiden von den dorsalen Rückenmarkswurzeln innerviert wird, ganz einfach. Die Dermatome folgen einander ohne Unterbrechung und die Reihenfolge wird durch die Entwicklung der Flossen nicht gestört. Das 12. oder 13. Dermatome hat die Form eines Bandes, welches sich von der dorsalen bis zur abdominalen Flosse quer über den Körper erstreckt. Die Dermatome, welche kranialer oder kaudaler von diesen liegen, zeigen eine Brechung an der Mittellinie des Körpers; deshalb nehmen diese Dermatome immer mehr die Form eines liegenden „V“ an, dessen Spitze nach dem 12. oder 13. Dermatome gerichtet ist.

Die Dermatome des Körpers gehen ohne Unterbrechung noch Ablenkung auf die Flossen über. Im Gebiet der Schwanzflosse ist

die Ausbreitung der Dermatome von der dorsalen und ventralen Seite gleich. Am Rumpf sind die dorsalen Abschnitte der Dermatome breiter als die ventralen. Sie sind am schmalsten an der Seitenlinie. Der „Overlap“ ist auch bei diesen Fischen im ventralen Abschnitt des Rumpfes größer.

Wie bekannt, wird die Trapezform der Dermatome bei den Säugtieren nach SHERRINGTON durch die größere Länge der ventralen Mittellinie im Verhältnis zu der dorsalen erklärt. DE BOER (1) hat eine andere Erklärung vorgeschlagen, welche auf der verschiedenen Funktion der beiden Körperoberflächen beruht. Die Ausbreitung der Dermatome an der ventralen Seite ist deshalb größer, weil sich an derselben die wichtigsten physiologischen Funktionen abspielen. Die SHERRINGTONSche Erklärung trifft beim Rochen, dessen ventrale Mittellinie kürzer als die dorsale ist, nicht zu. Viel wahrscheinlicher erscheint die Auffassung DE BOERS; denn man findet beim Rochen die Mund-, Kiemen- und Analöffnungen an der ventralen Seite. Auch ist es die ventrale Körperoberfläche, mit welcher der Roche hauptsächlich mit der Außenwelt in Berührung kommt, wenn er am Boden liegt oder umherschwimmt.

Gegen diese Auffassung spricht aber die von mir gefundene größere Empfindlichkeit der dorsalen Körperoberfläche der Rochen für alle Reize, was vom biologischen Standpunkt aus wahrscheinlich so zu erklären ist, daß diese Körperoberfläche am meisten den Angriffen der Feinde ausgesetzt ist, worauf auch die Ausstattung mit Stacheln weist.

Es ist interessant, daß VAN HERK bei den Plattfischen im Gegensatz zu den Rochen eine größere Empfindlichkeit für Tast- und Schmerzreize an der Unterseite gefunden hat. Er glaubt, daß die verschiedenen Grade von Empfindlichkeit besonders von der Dicke der Haut und den Schuppen abhängig sind. Diese Erklärung ist aber keineswegs von allgemeiner Gültigkeit. Bei den Rochen ist die Haut der empfindlicheren oberen Körperseite gewiß nicht dünner als an der Unterseite.

Somit ist keine der vorgeschlagenen Erklärungen für die Trapezform der Dermatome bei den Fischen stichhaltig. Ohne Zweifel muß bei der Beurteilung der Form und Lage der Dermatome auch der Konfiguration des Tierkörpers Rechnung getragen werden, wie BROUWER dies hervorhebt.

Die segmentale Innervation der effektorischen Organe, nämlich der Muskeln und Chromatophoren, ist bei den Fischen physiologisch noch wenig erforscht.

Die Frage, ob die *Innervation der Körpermuskulatur* bei den Fischen mono- oder polymerisch erfolgt, wurde hauptsächlich anatomisch untersucht. Die Reizung der ventralen Wurzeln wurde nur vereinzelt vorgenommen. MÜLLER (1) reizte bei den Haien

(*Acanthias*) die spinalen Nerven mit äußerst schwachen elektrischen Strömen und notierte, wie er selbst hervorhebt, nur die ganz deutlichen Kontraktionen. In keinem einzigen Falle gelang es ihm, nur ein Myomer zur Kontraktion zu bringen; stets verkürzten sich zwei, drei, selbst vier Myomere. In den ventralen Abschnitten war die Zahl der sich kontrahierenden Myomere noch größer.

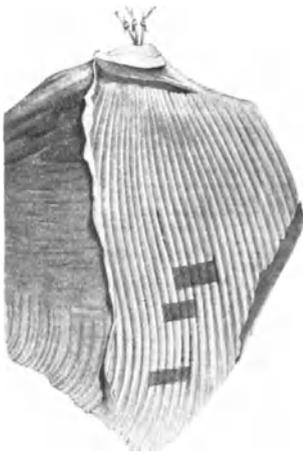


Abb. 3. Mittlere Partie der dorsalen Seite der Brustflosse von *Raja clavata*. Die Reizungszone des 18., 19. und 20. Spinalnervs sind durch Querbänder je an einer Stelle angegeben.
(Nach BRAUS.)

Während meiner Versuche am Rückenmark verschiedener *Scyllium*-Arten hatte ich oft Gelegenheit, einzelne ventrale Wurzeln sowohl elektrisch als auch mechanisch zu reizen. In diesen Versuchen konnte ich mich überzeugen, daß bei der Reizung einer ventralen Wurzel stets Kontraktionen in zwei oder drei Myomeren auftraten.

Bei den Rochen sind die Muskeln der Brustflosse in einer Fläche ausgebreitet; daher sind die motorischen Nervenaustritte bei ihnen ebenso übersichtlich gelegen, wie bei anderen Tieren die sensiblen. BRAUS (1, 2, 3, 4) hat die Spinalnerven bei *Raja* und *Torpedo* gleich an der Stelle, wo sie aus der Vereinigung der ventralen und dorsalen Wurzeln entstehen, mit ganz schwachen elektrischen Strömen gereizt und ihre Ausbreitung in der Flossenmuskulatur bestimmt. BRAUS findet, daß die Muskulatur der Flosse von den nacheinander folgenden Spinalnerven serienweise innerviert wird, und daß dabei eine ausgesprochene Überdeckung der motorischen Felder statthat.

BRAUS konnte feststellen, daß ein Spinalnerv bei den Rochen 6—8 Musculi radiales der Brustflosse innerviert. Dagegen glaubt MÜLLER (2), daß die Innervation der Brustflosse von *Raja* und *Acanthias* eine dimere ist. GOODRICH, der ebenfalls beim Rochen die motorische Innervation der Brustflosse untersuchte, kommt zu ähnlichen Resultaten wie MÜLLER.

Besser als die Innervation der Muskeln ist bei den Fischen, namentlich bei den Pleuronectiden, die segmentale Innervation der Chromatophoren untersucht. POUCHET (1, 2, 3) war der erste, welcher zeigen konnte, daß die Chromatophoren der Fische vom autonomen Nervensystem innerviert werden. Nach der Durchtrennung der Äste, welche aus den sympathischen Ganglien nach den spinalen Nerven verlaufen, konstatierte POUCHET eine Ausbreitung der Chromatophoren; die paralytischen Hautgebiete wurden dunkel gefärbt.

VAN RIJNBEEK (6, 8) hat bei verschiedenen *Solea*- und *Rhomboidichtys*-Arten die ventralen Äste der spinalen Nerven zugleich mit den Verbindungsästen vom entsprechenden sympathischen Ganglion durchschnitten. Das Resultat dieser Eingriffe war stets eine Verdunkelung im entsprechenden Hautgebiet. Die Ausschaltung eines einzigen sympathischen Ganglions ergab gewöhnlich keinen deutlichen Effekt; dagegen wurden nach der Ausschaltung mehrerer Ganglien deutliche dunkel gefärbte Hautgebiete erhalten. Auch nach der schon oben erwähnten Methode SHERRINGTONS hat VAN RIJNBEEK die segmentale Innervation der Chromatophoren untersucht.

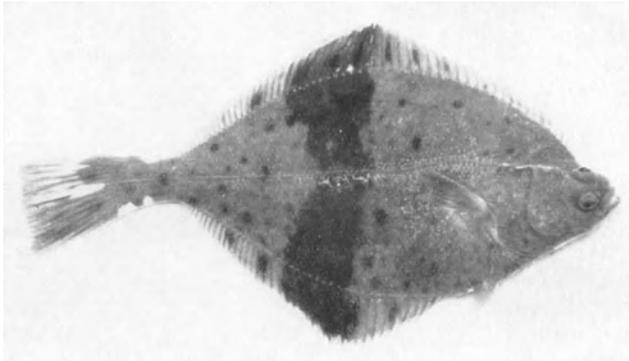


Abb. 4 Isolierte pigmentomotorische Dermatome bei *Pleuronectes flesus*. (Nach v. HERK.)

Die von den Ganglien des sympathischen Grenzstranges innervierten Hautgebiete werden von VAN RIJNBEEK *pigmentomotorische Dermatome* genannt. Die pigmentomotorischen Dermatome stimmen ihrer Anordnung, Gestalt und Ausdehnung nach mit den sensiblen überein. Auch ein „Overlap“ konnte festgestellt werden.

Diese Befunde VAN RIJNBEEKS sind in der letzten Zeit durch die Untersuchungen VAN HERKS an *Pleuronectes flesus* vollkommen bestätigt worden.

2. Monosegmentale Reflexe.

Nach dieser kurzen Besprechung der segmentalen Innervation der wichtigsten rezeptorischen und effektorischen Organe muß noch die Frage erörtert werden, ob überhaupt ein einzelnes Rückenmarksegment bei den Fischen zu einer selbständigen Tätigkeit befähigt ist. Ich (12) habe bei *Scyllium* ein Rückenmarkstück mit einem ventralen und dorsalen Wurzelpaare durch zwei Querschnitte vom übrigen Marke isoliert, wobei die angrenzenden Abschnitte des Rückenmarks beiderseits etwa 3—4 Segmente breit extirpiert wurden. Einige Stunden nach dieser Operation konnten durch mechanische Reizungen der Haut, welche vom isolierten Rückenmarks-

segment innerviert wurde, reflektorische Kontraktionen der Rumpf- und Flossenmuskulatur, welche ebenfalls von diesem Segment innerviert wurde, erhalten werden. Durch diese Versuche war festgestellt, daß ein isoliertes Rückenmarkssegment bei den Haien imstande ist, reflektorische Bewegungen zu vermitteln.

Wurde bei *Scyllium* ein Rückenmarkssegment im Bereiche der Brustflossen isoliert, dann konnten die unisegmentalen Reflexe in beiden Flossen gleichzeitig beobachtet werden. Um die gekreuzten unisegmentalen Reflexe bei den Haien noch besser kennenzulernen, habe ich bei einigen Fischen im Bereiche der Brustflosse ein Rückenmarkssegment isoliert und danach von der einen Seite die dorsale, von der anderen die ventrale Wurzel durchtrennt. Bei der mechanischen Reizung des Hautbezirkes der Flosse, welcher von der intakt

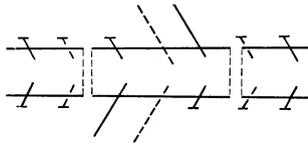


Abb. 5. Schema eines isolierten Rückenmarksstückes, das ein ventrales Wurzelpaar und je eine kranial und kaudal von diesem gelegene dorsale Wurzel umfaßt. Die ventralen Wurzeln sind schraffiert gezeichnet.

gelassenen dorsalen Wurzel innerviert wurde, konnten Kontraktionen in der anderen Flosse, die von der intakten ventralen Wurzel versorgt wurde, erzielt werden. Somit kann ein isoliertes Rückenmarkssegment bei Haien auch gekreuzte Reflexe zustande bringen.

Wie bekannt, verlassen bei den Haien die ventralen und dorsalen Wurzeln alternierend das Rückenmark; daher benutzte ich diese Fische zur Lösung der Frage, ob Reize, welche das eine Mal längs einer kranial, das andere Mal längs einer kaudal gelegenen dorsalen Wurzel nach den motorischen Zentren des isolierten ventralen Wurzel-paares geleitet werden, eine gleiche oder eine verschiedene Wirkung auf diese Zentren ausüben. Ich habe dazu bei einigen Haien ein ventrales Wurzel-paar mit einem kranial von demselben gelegenen dorsalen Wurzel-paare vom übrigen Rückenmarke isoliert; bei anderen Haien habe ich zugleich mit dem ventralen das kaudal davon gelegene dorsale Wurzel-paar isoliert. In beiden Fällen ergab die Reizung des Hautgebietes, welches von einer dieser dorsalen Wurzeln innerviert wurde, stets ungefähr dieselbe Wirkung auf die Muskeln, welche von isolierten ventralen Wurzel-paaren innerviert wurden.

In den eben beschriebenen Versuchen konnte die reflektorische Funktion der verschiedenen isolierten Rückenmarksstücke nur beim Vergleich der verschiedenen Tiere beurteilt werden. Um unter möglichst gleichen Bedingungen die Funktion der einzelnen dorsalen Wurzeln besser beurteilen zu können, habe ich bei einer Anzahl von Haien ein Rückenmarksstück isoliert, das ein ventrales Wurzel-paar und je eine kranial und kaudal von diesem gelegene dorsale Wurzel umfaßte. Die abwechselnde Reizung der rezeptiven Hautfelder der beiden dorsalen Wurzeln hat gezeigt, daß, wenn das isolierte Rücken-

marksstück sich in guten Verhältnissen befindet, die reflektorischen Kontraktionen der Brustflosse dieselbe Stärke und Ausbreitung haben, unabhängig davon, ob der afferente Reiz längs der kranial oder der kaudal gelegenen dorsalen Wurzel zu den motorischen Zentren des isolierten ventralen Wurzel paares geleitet wird.

Diese Versuche zeigen, daß bei den Haien eine strenge Einteilung des Rückenmarks in Segmente nicht durchführbar ist, was möglicherweise auf den besonderen Bau des Rückenmarks dieser Tiere zurückzuführen. Somit kann man bei diesen Tieren über unisegmentale Vorgänge nur insofern sprechen, als sie durch ein ventrales und ein dorsales Wurzel paar, wobei dieses letztere sowohl kranial als auch kaudal vom ersteren gelegen sein kann, vermittelt werden.

Als Gesamtorgan erfüllt das Rückenmark, wie bekannt, eine zweifache Aufgabe: Es stellt einerseits einen selbständigen nervösen Zentralapparat dar, welcher dem Zustandekommen der verschiedenen reflektorischen Tätigkeiten dient, andererseits ist es ein Leitungsapparat, der die höher gelegenen Teile des Zentralnervensystems mit den Zentren im Rückenmark, wie auch diese letzten untereinander verbindet.

Als *selbständigem nervösem Zentralapparat* kommen dem Rückenmark im wesentlichen zwei Hauptleistungen zu: *die verschiedenen Reflexbewegungen* und *die Lokomotionsbewegung*. Hier sollen zuerst die verschiedenen Reflexe, welche durch die gleichzeitige oder aufeinanderfolgende Tätigkeit einer größeren Anzahl von Rückenmarkssegmenten zustande kommen und daher plurisegmentale Reflexe genannt werden, besprochen werden. Der einfachste Weg, diese Reflexe zu erforschen, ist der, das Rückenmark von den höheren Gehirnteilen vollkommen zu trennen; dann erhält man das sog. Rückenmarkstier, an welchem alle selbständigen Funktionen des Rückenmarks leicht untersucht werden können.

Bei den Fischen kann man schon a priori eine größere Selbständigkeit des Rückenmarks erwarten, als bei den höheren Wirbeltieren, bei welchen die Leistungsfunktion und somit die Abhängigkeit des Rückenmarks von den höheren Zentren mehr in den Vordergrund tritt. Deshalb ist es sehr befremdend, daß in der Literatur nur spärliche Berichte über die reflektorische Tätigkeit des Rückenmarks der Fische gefunden werden.

3. Plurisegmentale Reflexe.

In seiner bekannten Arbeit über die sensorischen Funktionen des Rückenmarks beschreibt PFLÜGER einige Reflexe, welche er an Aalen, welche unterhalb der Medulla oblongata enthauptet waren, erzielen konnte. PFLÜGER beobachtete in diesen Versuchen, daß enthauptete Aale den Schwanz wegziehen, wenn man demselben eine Flamme nähert. Nähert man das Feuer den Seitenteilen des Rumpfes, so zieht sich dieser ebenfalls zurück. PFLÜGER berichtet

weiter, daß geköpft, auf den Rücken gelegte Aale sich umdrehen können, wenn man sie reizt, wobei wiederum der Rumpf sich vom reizenden Objekte entfernt.

VULPIAN (1) berichtet, daß jedes Stück eines in Stücke zerteilten Aales bei Reizung der Haut Bewegungen ausführt, solange das Rückenmark nicht zerstört ist. BICKEL (1, 2, 3) konnte bei Schleien und Weißfischen, bei welchen das Rückenmark nicht weit vom Gehirn quer durchschnitten war, durch Kneifen in den Schwanz lebhaft Hin- und Herbewegungen des Körpers hervorrufen. Dasselbe beobachtete er auch, wenn er den Fisch am Rumpf erfaßte und aus dem Wasser nahm.

BICKEL hat die Versuche PFLÜGERS mit der Flamme an Weißfischen und Aalen wiederholt und dieselben bestätigt. Denselben Effekt konnte er mit starken elektrischen Reizen, auch wenn sie im Wasser appliziert wurden, erzielen.

Die *reflektorische Tätigkeit des Rückenmarks* der Fische habe ich (II) an Haien (*Scyllium*) näher untersucht. Zunächst will ich die *reflektorischen Bewegungen des Rumpfes und des Schwanzes* beschreiben. Dieselben können in zwei Gruppen eingeteilt werden. Zu der ersten Gruppe gehören die reflektorischen Bewegungen, wobei der gereizte Körperabschnitt dem reizenden Gegenstande genähert oder von diesem entfernt wird. Zu der zweiten Gruppe rechne ich die Schwanzschläge und die Schlängelbewegungen des Körpers, welche bei stärkeren Reizen auftreten, aber nicht zur Ortsveränderung führen.

Die Annäherung, zuweilen sogar eine Anschmiegung des Körpers an den reizenden Gegenstand wird beim Rückenmarkshai durch ganz schwache taktile Reize, welche auf eine größere Oberfläche des Körpers einwirken, erzielt. Ist die Berührung etwas stärker, erfolgt sie plötzlich, dann wird der gereizte Körperteil vom Reize entfernt. Wird ein starker taktiler Reiz auf den Hinterabschnitt des Rumpfes oder auf die Schwanzflosse appliziert, dann werden diese Teile erst vom reizenden Objekt entfernt; danach treten rhythmische Schläge mit dem Hinterkörper auf, welche schon BICKEL beschrieben hat. Werden in derselben Weise die mehr nach vorn liegenden Körperteile gereizt, dann treten leichte Schlängelbewegungen des Körpers auf. Dieselben sind schwach und führen zu keiner Ortsveränderung, wird aber der Reiz stärker oder dauert er eine längere Zeit fort, dann gehen diese Schlängelbewegungen in eine Ortsbewegung über.

Außer diesen reflektorischen Bewegungen des Rumpfes konnten noch *verschiedene Reflexe* bei der Reizung *der Flossen* erzielt werden. Kneift man mit der Pinzette eine dorsale Flosse, dann wird sie hin- und herbewegt; wird dagegen dieselbe Flosse von einer Seite möglichst schwach gereizt, dann beugt sie sich nach der anderen Seite; sie wird vom reizenden Objekt entfernt. Eine Neigung der Flosse

nach der gereizten Seite konnte auch mit den schwächsten Reizen nicht erzielt werden.

An den *Brustflossen* sind die reflektorischen Bewegungen, welche durch Reizung der Haut erzielt werden können, viel mannigfaltiger. Liegt der Fisch ruhig am Boden, dann kann ein Heben der gereizten Flosse durch leichte Reize, welche am Rande appliziert werden, bewirkt werden. Wird dagegen die Basis der Flosse gereizt, dann wird dieselbe angezogen, so daß ihr Hinterabschnitt unter die Bauchoberfläche zu liegen kommt. Hält man den Haifisch so im Wasser, daß die Brustflossen frei hängen, dann hat eine schwache Reizung der Unterfläche derselben eine Hebung, die Reizung der Oberfläche eine Senkung der Flosse zur Folge. Eine starke Reizung ruft ein starkes Ausschlagen mit beiden Brustflossen hervor, das nicht selten eine Fluchtbewegung zur Folge hat.

Die *Bauchflossen* zeigen ähnliche reflektorische Bewegungen wie die Brustflossen. Sie sind aber meistens empfindlicher für die Reize. Überhaupt nimmt bei den Haifischen die Reizbarkeit der Flossen von vorn nach hinten zu, so daß die Schwanzflosse die größte Reizbarkeit zeigt.

Aus dieser Beschreibung der verschiedenen Reflexe kann man sehen, daß beim Rückenmarkshai die Reflexbewegungen im allgemeinen um so größer sind, je stärker der Reiz ist, welcher auf die Hautoberfläche appliziert wird.

Die oben beschriebenen Reflexe des Rumpfes und der Flossen können sich natürlich kombinieren und so zu komplizierten Reflexbewegungen führen. Immerhin ist die Zahl der Reflexe, welche bei den Haifischen durch das Rückenmark vermittelt werden, nicht groß.

In der letzten Zeit hat sich HELEN CRAW mit der Frage der reflektorischen Tätigkeit des Rückenmarks der Fische beschäftigt. Sie hat bei den Rochen (*Raja radiata* und *Raja erinocœa*) das Rückenmark gleich hinter der Medulla durchtrennt. Bei der Anwendung mechanischer Reize konnte CRAW sowohl von der ventralen als dorsalen Seite gewisse Hautareale abgrenzen, deren Reizung ganz bestimmte Bewegungen der Flossen und des Schwanzes verursachten. In einer direkten Abhängigkeit von der Stärke der Reize konnten sich die reflektorischen Bewegungen auf kleinere oder größere Körpergebiete ausbreiten.

CRAW isolierte auch *einzelne Abschnitte des Rückenmarks* durch zwei Querschnitte. Nach der Isolierung des Rückenmarksabschnittes, welcher die Bauchflossen innervierte, konnte CRAW in den letzteren sowohl gleichseitige wie auch gekreuzte Reflexe auslösen. Nach einer halbseitigen Durchschneidung des Rückenmarks zwischen der letzten Wurzel, welche die Brustflosse innerviert, und der ersten Wurzel, die die Bauchflosse versorgt, konnte CRAW bei der Reizung des Hinterendes der Brustflosse der operierten Seite reflektorische

Bewegungen der gleichseitigen Bauchflosse hervorrufen. Der gekreuzte Verlauf der Nervenimpulse muß somit im Rückenmark der Rochen sehr verbreitet sein.

4. Lokotionsbewegungen der Rückenmarksfische.

Zu den Funktionen des Rückenmarks als Gesamtorgan gehören außer den plurisegmentalen Abwehrreflexen noch die *lokomotorischen Bewegungen*.

Die Fortbewegung der Fische erfolgt durch alternierende Seitenbewegungen der Rumpfmuskulatur, an welchen, wie schon BORELLI feststellen konnte, auch der Schwanz sich beteiligt. Bei den Fischen findet man somit eine einfache Lokotionsform, zu deren Zustandekommen verhältnismäßig einfache Koordinationsmechanismen nötig sind. Die Brust-, Bauch- und Rückenflossen dienen zur genaueren Einstellung des Körpers in eine bestimmte Lage; sie werden aber von einigen Fischen auch bei langsamer Fortbewegung gebraucht. Somit muß man nicht nur untersuchen, inwieweit das Rückenmark unabhängig von den anderen Abschnitten des Zentralnervensystems die Bewegungen der Rumpfmuskulatur sichern kann, sondern es müssen auch die Innervation der Flossen durch das Rückenmark, sowie die Mechanismen, welche ein richtiges Zusammenarbeiten dieser verschiedenen Bewegungsapparate gewährleisten, festgestellt werden. Leider ist dies letzte noch sehr wenig aufgeklärt.

Daß geköpfte Aale noch über den Tisch kriechen können, berichtet PFLÜGER in seinem bekannten Werke über die sensorischen Funktionen des Rückenmarks. Eingehend hat zuerst STEINER die lokomotorischen Funktionen des Rückenmarks bei den Fischen untersucht, der ein besonderes Fortbewegungszentrum im Zentralnervensystem nachweisen wollte.

STEINER köpfte *Cyclostomen* (*Ammocoetes*, *Petromyzon*) oder schnitt sie mitten mit einer Schere durch. Das Kopfstück führte noch lokomotorische Bewegungen aus; das Hinterstück blieb bewegungslos und konnte nur durch mechanische oder chemische Reize zur Bewegung veranlaßt werden. Auf Grund dieser Versuche glaubte STEINER, daß der nervöse Lokotionsapparat im Rückenmarke der Neunaugen zwar vorhanden, seine Erregbarkeit aber stark herabgesetzt sei.

Diese herabgesetzte Erregbarkeit und Bewegungslosigkeit des Hinterstückes in den Versuchen STEINERS dürfte wohl auf den schweren operativen Eingriff zurückgeführt werden. Ich habe nämlich bei ausgewachsenen *Petromyzon fluviatilis* gelegentlich anderer Versuche wiederholt das Rückenmark quer durchtrennt, selbst einige Segmente breit exstirpiert. Bei Tieren, welche den Eingriff 2—5 Tage überlebten, konnte ich feststellen, daß bei der Fortbewegung des Vordertieres das Hintertier ebenfalls Schängelbewegungen ausführte, welche nach einem längeren Umherschwimmen nicht selten koordiniert mit denen des Vordertieres erfolgten. Das Rückenmark der

Petromyzonten ist somit imstande die Innervation der lokomotorischen Bewegungen des Hintertieres zu versorgen, es muß aber beständig durch Reize, welche entweder aus der Außenwelt oder vom Vordertiere kommen, zur Tätigkeit veranlaßt werden.

Auch mit den *Elasmobranchiaten* (*Scyllium* und *Torpedo*) hat STEINER Versuche angestellt. Er köpfte die Haie oder durchschnitt bei ihnen das Rückenmark auf der Höhe der Brustflossen und konnte feststellen, daß die Tiere nach diesem Eingriff vollkommen normal schwimmen. Da STEINER in der Medulla oblongata ein Lokomotionszentrum annahm, so erklärte er die Schwimmbewegungen der Rückenmarkshaie durch die Reizwirkung des Schnittes, wodurch die Tätigkeit im Rückenmark erweckt werde. Daneben gibt er aber zu, daß im Rückenmark eine ganze Reihe von Lokomotionszentren vorhanden ist. STEINER fand weiter, daß, wenn man einen Hai in zwei Teile schneidet, der Schwanzteil in gleicher Weise Lokomotionen wie der kopftragende Abschnitt zeigt.

STEINER schreibt dem Rückenmark auch die Erhaltung des Gleichgewichtes zu. Nach TRENDELENBURG kann man sich denken, daß die vom Rückenmark vermittelten Lokomotionsbewegungen so fein abgestuft sind, daß die normale Lage des Körpers zur Umgebung innegehalten werden kann. Aber BETHE konnte an toten Haien zeigen, daß sie meistens im Wasser eine symmetrische Bauchlage annehmen; somit ist beim Hai durch die bilaterale Symmetrie der äußeren Körperform und der inneren Gewichtsverteilung eine bilaterale symmetrische Lage im Wasser gesichert. Nach BETHE schwimmen die Haie, denen das Rückenmark durchschnitten ist, sowohl in Rücken- wie in Bauchlage. Die Bewegungen sind gut koordiniert; eine aktive Korrektur der Lage tritt jedoch nicht ein.

Bei den Zitterrochen, bei welchen das Rückenmark von Gehirn getrennt war, wie auch bei kleinen Stören, bei welchen das Rückenmark hinter den Brustflossen durchschnitten war, konnte STEINER mehr oder weniger normale Schwimmbewegungen feststellen. Dagegen beobachtete er bei geköpften Aalen und Schlammpeitzgern (*Cobitis*) nur Bewegungen des Schwanzes.

Auf Grund dieser Versuche kam STEINER zu der Auffassung, daß das Rückenmark der Rochen zur Lokomotionsfunktion vollkommen befähigt ist; bei den Haifischen und Ganoiden ist es den bulbären Zentren untergeordnet. Bei den Teleostiern soll das Rückenmark dagegen die Lokomobilität vollkommen verloren haben.

Diese theoretischen Folgerungen STEINERS sind zum größten Teil widerlegt; seine Versuchsmethodik entspricht in vielen Hinsichten den gegenwärtigen Forderungen nicht mehr, dennoch haben die Untersuchungen STEINERS viel zu unseren Kenntnissen über die Funktion des Zentralnervensystems der Fische beigetragen und zu weiteren Versuchen angeregt.

Ein anderer Forscher, der sich ebenfalls sehr eingehend mit den lokomotorischen Funktionen des Rückenmarks der Fische beschäftigt hat und dabei meistens zu entgegengesetzten Resultaten, wie STEINER kam, war BICKEL (1). Er experimentierte mit Knochenfischen, vornehmlich mit *Aalen*. Nach Köpfung führten die Aale in seinen Versuchen noch stundenlang Schwimmbewegungen aus, wobei sie das Wasser in allen Richtungen durchfurchten. Schwache Reize wirkten hemmend, starke dagegen verstärkten die lokomotorischen Bewegungen der dekapitierten Aale. Dieselben unterschieden sich von normalen Fischen nur durch ihr Unvermögen, die normale Lage im Wasser zu behaupten und rückwärts zu schwimmen.

Viel wertvoller sind die Versuche BICKELs, in welchen er seine Aale nach Durchtrennung des Rückenmarks bis zu 4 Monaten am Leben halten konnte. Durchschnitt BICKEL das Rückenmark eines Aales am Ende des den Kopf einschließenden ersten Achtels der ganzen Körperlänge, dann verhielt sich das Hintertier wie ein dekapitierter Aal. Es führte öfters spontane Schlängelbewegungen aus, durch welche auch das Vordertier mitgeschoben wurde. Dieses letzte konnte zuweilen auch lokomotorische Bewegungen ausführen. Auch Bewegungen, welche primär im Vordertier entstehen, können das Hintertier zu Schwimmbewegungen veranlassen. BICKEL sieht hierin ein Analogon mit den Versuchen LOEBs (2) und FRIEDLÄNDERS am Regenwurm. Das Gleichgewicht konnte solch ein kurzes Vordertier nicht behaupten, deshalb schwammen die Tiere öfters auf dem Rücken.

Wurde der Schnitt durch das Rückenmark weiter nach hinten vollzogen, dann bewegte sich das Kopftier aktiv und zog das Hintertier nach sich hin. Die Schlängelbewegungen des Vordertieres pflanzten sich dabei allmählich auch auf das Hintertier fort. Äußerlich unterscheidet sich ein solches schwimmendes Tier in nichts vom normalen Aale. BICKEL glaubt, daß die *Schlängelbewegungen des Vordertieres sich rein mechanisch über das ganze Tier fortpflanzen*, denn nach der Zerstörung des Rückenmarks im Hintertiere führte das rückenmarkslose Stück passive Schlängelbewegungen aus, wenn das Vordertier sich fortbewegte.

Dieselbe Erscheinung wurde auch nach Zerstörung des mittleren Drittels des Rückenmarks beobachtet. Auch diese Aale unterschieden sich bei der Bewegung in nichts von den normalen. Die rückenmarkslosen Stücke zeichneten sich nur durch eine größere Schloffheit der Muskulatur aus.

Außer den Aalen hat BICKEL (3) noch bei *Schleien und Weißfischen* das Rückenmark auf verschiedenen Höhen durchschnitten; diese Versuche wurden vornehmlich ausgeführt, um die Wirkung der Durchschneidungen auf die Erhaltung des Gleichgewichts festzustellen; sie haben zu ähnlichen Resultaten wie die Versuche mit

den Aalen geführt. Nur spontane Lokotionsbewegungen wurden bei diesen Tieren im Gegensatz zum Aale nicht beobachtet. BICKEL glaubt, den Grund dafür in der zu kurzen Beobachtungsdauer suchen zu müssen.

Von den *neueren Arbeiten*, welche sich mit der Frage über die Wirkung der *Durchschneidungen des Rückenmarks* auf die *Lokomotion der Fische* beschäftigen, müssen die Untersuchungen KOPPANYIS erwähnt werden. KOPPANYI hat zusammen mit WEISS hohe Rückenmarksdurchtrennungen an *Carassius vulgaris* ausgeführt. Die operierten Fische waren nach der Operation gelähmt und lagen wochenlang fast bewegungslos auf dem Boden des Aquariums; nach zwei Monaten aber waren die Schwimmbewegungen dieser Fische wieder normal. Nach der Meinung KOPPANYIS trat in diesen Fällen eine funktionelle Wiederherstellung des Rückenmarks ein. Die histologische Untersuchung dieser Fische, mehrere Monate nach der Operation, zeigte, daß eine Wiederherstellung der nervösen Bahnen aufgetreten war. Es trat somit bei diesen Fischen eine weitgehende Regeneration im Zentralnervensystem ein. Diese Befunde stehen im Widerspruch zu den bis jetzt bekannten Tatsachen über die Regeneration des Zentralnervensystem und bedürfen sicher weiterer Nachprüfungen.

In einer anderen von KOPPANYI und FRANK PEARCY publizierten Arbeit werden wiederum Versuche mit der Durchschneidung des Rückenmarks, diesmal an größeren Goldfischen, beschrieben. Bei diesen Fischen wurde die ganze Wirbelsäule mit einer Schere durchtrennt, so daß das Rückenmark ganz sicher in zwei Teile geteilt wurde. Während der ersten 6 Wochen wurden im Hinterteil der Fische nur gelegentlich Schwimmbewegungen beobachtet. Nach $2\frac{1}{2}$ Monaten wurden die Bewegungen des Hintertieres viel stärker; das Schwimmen war jetzt gut koordiniert. Im Ruhezustande lagen die Fische auf der Seite, und nur beim Schwimmen nahmen sie eine normale Haltung an. Auch bei diesen Goldfischen soll nach KOPPANYI und PEARCY eine *funktionelle Wiederherstellung des Rückenmarks* infolge einer Regeneration eingetreten sein. Soweit mir bekannt, ist die Regeneration im Rückenmark in diesen Fällen mikroskopisch nicht untersucht worden.

Diese Versuche KOPPANYIS hat HOOKER (1) wiederholt und ist dabei zu ganz abweichenden Resultaten gekommen. Die Goldfische, bei welchen das Rückenmark am Beginn der dorsalen Flosse durchtrennt war, waren alle imstande, kurze Zeit nach der Operation willkürlich zu schwimmen. Im Ruhezustand blieben sie aufgerichtet oder lagen sie auf der Seite. HOOKER glaubt daher, daß der Schnitt durch das Rückenmark nicht die Ursache des Liegens auf der Seite ist, wie KOPPANYI dies annahm. Es muß hier aber bemerkt werden, daß die Erhaltung des Körpers in der normalen Lage bei den Fischen

um so schwieriger wird, je weiter kranialwärts der Schnitt durch das Rückenmark geführt ist. Dies konnte ich bei verschiedenen Knochenfischen feststellen. Deshalb konnte das Liegen auf der Seite der Fische KOPPANYIS, bei welchen das Rückenmark höher durchtrennt war als in den Versuchen HOOKERS, wohl auf die verschiedene Schnitthöhe zurückgeführt werden.

Die Fortbewegung der Fische mit durchtrenntem Rückenmark wird nach HOOKER durch die Brustflossen und die Rumpfmuskulatur des Vordertieres verursacht. Der Schwanz bewegt sich nicht; er wird aber oft passiv gespreizt durch die Wasserströme, welche durch die Bewegungen der Brustflossen verursacht werden. Die Goldfische HOOKERS lebten nicht länger als 24 Tage. Histologisch konnten keine Regenerationserscheinungen im Rückenmark festgestellt werden. Die Lebensdauer dieser Fische war aber viel kürzer als diejenige der Fische KOPPANYIS, deshalb können diese Versuche die Befunde KOPPANYIS nicht mit Sicherheit widerlegen.

An dieser Stelle müssen noch die interessanten Versuche HOOKERS (2) besprochen werden, welcher beim *Lebistes reticulatus* während der ersten 4 Tage nach dem Ausschlüpfen aus dem Ei das Rückenmark durchschnitt, um die Regenerationserscheinungen zu untersuchen. HOOKER berichtet auch über die Bewegungen der operierten Fische. Gleich nach der Operation ist der hinter dem Schnitte gelegene Körperabschnitt vollkommen paralysiert und wird nur durch die aktiven Bewegungen des Vordertieres mitbewegt. Die Haltung der Tiere ist dabei normal. Wenige Stunden nach dem Eingriff rufen Reizungen des Hintertieres Muskelkontraktionen hervor, durch die dieser Körperabschnitt vom reizenden Objekt entfernt wird.

Ist der Reiz, welcher dem Hintertier appliziert wird, stark, dann kann er auf das Vordertier rein mechanisch übertragen werden, und der Fisch schwimmt weg. Die Fische mit durchschnittenem Rückenmark können ziemlich schnell ihren Platz ändern durch die Kontraktion der Rumpfmuskulatur; es muß aber vom Vordertier viel mehr Kraft entwickelt werden als beim normalen Fische. Langsame Fortbewegungen können bei diesen Fischen auch durch die Brustflossen zustande kommen, wobei die Fische sowohl vorwärts wie rückwärts schwimmen und sich umdrehen können.

Am 2. Tage nach der Operation fängt das Hintertier an, schwach Bewegungen auszuführen, welche gleichzeitig mit denen des Vordertieres auftreten. Diese Bewegungen sind wenig koordiniert und sind etwas langsamer als die Bewegungen des Vordertieres. Histologische Untersuchungen dieser Tiere haben gezeigt, daß die Bewegungen des Hintertieres in diesen Fällen nicht durch nervöse Überleitung hervorgerufen werden, sondern durch direkten Muskelzug zwischen dem Vorder- und Hintertiere.

Während des 3. Tages nach der Operation ist die oben beschriebene Fortbewegung der Fische noch besser zu beobachten. Die Bewegungen des Hintertieres werden noch mehr rhythmisch. Die reflektorische Entfernung des gereizten Hintertieres vom reizenden Objekt bleibt unverändert. 4 Tage nach der Durchschneidung des Rückenmarks verursacht die Reizung des Rumpfes bei den jungen Fischen ein Spreizen und Bewegungen der dorsalen und Schwanzflosse, was auf eine wiederhergestellte nervöse Leitung zwischen dem Vorder- und Hintertiere hindeutet. Zugleich werden die Bewegungen des Schwanzteiles immer mehr synchron mit denen des Vordertheiles. Zuletzt werden sie vollkommen koordiniert, so daß die Fische ganz normal schwimmen. Nur der beschriebene Abwehrreflex, der beim normalen Fische nicht vorkommt, bleibt noch einige Tage erhalten.

Bei einigen Fischen, bei welchen sich keine nervösen Verbindungen zwischen den beiden Körperhälften wiederhergestellt hatten, wurden die Bewegungen des Schwanzteiles mit denen des Vorderabschnittes niemals so gut koordiniert wie in den Fällen mit der Regeneration des Rückenmarks, obwohl auch bei diesen Fischen eine bestimmte Koordination niemals fehlte.

Vor kurzem habe ich (II) in einer Reihe von Versuchen *den Mechanismus der Übertragung der Lokomotionswellen vom Vordertier auf das Hintertier* bei Haien mit durchschnittenem Rückenmark näher zu bestimmen versucht. Zunächst probierte ich, festzustellen, ob man einen Unterschied in den Schlängelbewegungen der Hinterhälfte eines Haies mit durchtrenntem Rückenmark bemerken kann, wenn man das eine Mal das Rückenmark der Hinterhälfte intakt läßt, das andere Mal zerstört. Wenn man solche Fische genauer beobachtet, dann kann man sich leicht davon überzeugen, daß ein Unterschied wohl besteht. Beim Schwimmen des Vordertieres wird das Hintertier, dessen Rückenmark zerstört ist, vollkommen passiv mitgeführt. Man kann wohl am Hintertiere zuweilen ein Schlängeln beobachten, vornehmlich, wenn das Vordertier recht starke Schlängelbewegungen ausführt; dasselbe bleibt aber die ganze Zeit sehr schwach und ist nicht zu vergleichen mit den viel stärkeren Schlängelbewegungen des Hintertieres, dessen Rückenmark unversehrt geblieben ist. Die Schlängelbewegungen des Hintertieres, dessen Rückenmark unversehrt geblieben ist, kommen somit aktiv durch Vermittlung des Zentralnervensystems zustande.

Das Hintertier zeigt auch dann noch aktive und mit denjenigen des Vordertieres koordinierte Schwimmbewegungen, wenn nicht nur das Rückenmark, sondern auch in gleicher Höhe die gesamte Muskulatur durchtrennt ist, so daß die beiden Teile nur noch durch Haut und die Eingeweide zusammenhängen. Somit kann *der Zug*, den das sich fortbewegende Vordertier auf das Hintertier ausübt, als *das auslösende Moment für die Schlängelbewegungen des Hintertieres*,

ähnlich wie in den Versuchen FRIEDLÄNDERS mit dem Regenwurm, angesehen werden.

Bei der Fortbewegung des Vordertieres werden durch das Schlängeln desselben die vordersten Haut-Muskelsegmente des Hintertieres alternierend von beiden Seiten gedehnt. Bei der Dehnung der einen Seite des Vorderabschnittes des Hintertieres werden hier die sensiblen Elemente in der Haut und Muskulatur erregt. Die Erregung wird von hier nach dem Rückenmark geleitet, wo sie sich auf die motorischen Zentren verbreitet. Dem UEXKÜLLSchen *Dehnungsgesetze* entsprechend wird die Erregung aus dem Rückenmark nach den gedehnten Muskeln zurückgeleitet; daher tritt die Kontraktion zuerst in den vom Vordertier gedehnten Muskeln des Hintertieres auf. Wird danach der Vorderabschnitt des Hintertieres von der anderen Seite durch den Zug des Vordertieres gedehnt, dann entsteht in derselben Weise hier eine Kontraktion. Durch die Kontraktionen der vordersten Segmente des Hintertieres werden in derselben Weise die folgenden Segmente zur Kontraktion veranlaßt. So wird das aktive Schlängeln des Hintertieres gesichert.

Davon, daß bei *den Haien die Erregung, dem Gesetze von UEXKÜLL folgend*, nach den gedehnten Muskelabschnitten des Rumpfes fließt, kann man sich leicht überzeugen, wenn man den Hinterkörper eines Rückenmarkshaies über der Tischkante senkrecht nach unten hängen läßt und, nachdem derselbe vollkommen erschlaft ist, denselben an der Schwanzflosse ganz leicht reizt. In diesem Falle erfolgt die Kontraktion immer an der Seite, welche am meisten gedehnt ist.

Der eben beschriebene Mechanismus der Dehnung genügt somit, beim Hintertiere die Schlängelbewegungen auszulösen und zu unterhalten. Daß sich dabei mehr oder weniger schnell auch der Rhythmus und die Amplitude der Schlängelbewegungen des Hintertieres denjenigen des Vordertieres anpaßt, ist ebenfalls verständlich; denn entsprechend dem Rhythmus und der Amplitude der Schlängelbewegungen des Vordertieres muß sich auch die Frequenz und die Stärke der Erregungen, welche im Hintertier verursacht werden, verändern.

Vergleicht man die Schlängelbewegungen des Hinterabschnittes eines Haies, dessen Rückenmark quer durchtrennt ist, mit solchen bei einem Haie, bei welchem ein Stück des Rückenmarks etwa 5 Segmente breit exstirpiert ist, dann kann man einen bestimmten Unterschied feststellen. Bei einem Fisch mit einfacher Durchtrennung des Rückenmarks pflanzen sich die Schlängelwellen gleich beim Beginn der Lokomotion vom Vorder- auf das Hintertier fort. Gleich zu Beginn der Lokomotion herrscht bei diesen Tieren eine vollkommene Koordination in beiden Körperabschnitten.

Anders ist es bei den Tieren, bei welchen ein Stück des Rückenmarks exstirpiert ist. Die ersten Schlängelbewegungen des Vorder-

tieres lösen keine gleichen Bewegungen im Hintertiere aus. Erst nach einigen Schlängelbewegungen des Vordertieres treten auch im Hintertiere Schlängelbewegungen auf; sie sind erst schwach und meist unkoordiniert. Nach einer bestimmten Zeit kann aber auch bei diesen Tieren eine vollkommene Koordination der Schlängelbewegungen des Vorder- und Hintertieres auftreten.

Die *schnellere und bessere Koordination der Schlängelbewegungen* bei den Haien *mit einfacher Durchtrennung des Rückenmarks* beruht auf einer *direkten nervösen Übertragung* der Erregung vom Vorder- auf das Hintertier. Dank der Überdeckung, welche die Hinterwurzeln des Rückenmarks aufweisen, kann diese Übertragung der Erregung auf nervösem Wege stattfinden. Die sensiblen Nerven, welche den vordersten Rückenmarkssegmenten des Hintertieres angehören, verbreiten sich auch in den hinteren Körperteilen des Vordertieres. Wenn diese hinteren Abschnitte des Vordertieres sich im Kontraktionszustande befinden, dann werden die sensiblen Nerven in denselben erregt und übertragen diese Erregung sofort in das Rückenmark des Hintertieres.

Somit kann man annehmen, daß unter normalen Verhältnissen die Koordination der Schlängelbewegungen der einzelnen Abschnitte des Fischkörpers außer durch die Dehnungsreize im Sinne FRIEDLÄNDERS noch durch eine direkte nervöse Übertragung der Erregung von Segment auf Segment stattfindet.

So ist es bei den Selachiern. Bei den Teleostiern soll nach POLIMANTI (3) der spinale Automatismus viel begrenzter sein. Nach Durchschneidung des Rückenmarks soll der hintere Teil selbst nicht imstande sein, die Lokomotion zu unterhalten. Dies würde mit der Vorstellung STEINERS über ein besonderes Lokomotionszentrum, das dem Rückenmark übergeordnet ist, gut übereinstimmen. Doch glaube ich, daß es in Wirklichkeit wenigstens nicht auf alle Teleostier bezogen werden kann. Obwohl ich keine systematischen Versuche mit den Teleostiern ausgeführt habe, habe ich dennoch aus einigen Versuchen mit *Conger* und *Trigla* den Eindruck bekommen, daß nach der Durchtrennung des Rückenmarks das Hintertier aktiv an den Schwimmbewegungen teilnimmt, wie es auch BICKEL bei dem Aale gesehen hat.

Eine interessante Ausnahme scheinen die *Hippocampus-Arten*, deren Bewegungen in neuerer Zeit WEBER genau untersucht hat, zu machen. Er hat nämlich gefunden, daß nach Köpfung das Rückenmarkstier nur Schwanzbewegungen zeigt, welche mit der Klammerung zusammenhängen. Dabei tritt auf jeden Berührungsreiz, gleichgültig von welcher Stärke, eine Krümmung des Schwanzes nach der gereizten Seite ein. Die Flossenbewegungen, wie auch die Steuerbewegungen des Schwanzes werden nach WEBER vom Gehirn geleitet, nach Köpfung treten sie nicht mehr auf. Diese Versuche

WEBERS, dessen Arbeit übrigens einen sehr guten Eindruck macht, scheinen mir nicht ganz überzeugend zu sein; denn die Köpfung ist ein grober Eingriff, der ohne Zweifel auch die Erscheinungen des Shocks nach sich zieht. Deshalb ist die Frist von 10—15 Minuten, während welcher die Tiere nach der Operation in den Versuchen WEBERS lebten, zu kurz, um bestimmte Schlußfolgerungen über die Funktionen des Rückenmarkstieres zu ziehen.

Gewöhnlich wird bei der Beschreibung der Fische mit Durchschneidungen des Rückenmarks darauf hingewiesen, daß sie sich wie vollkommen normale Tiere fortbewegen. Bei einer genaueren Beobachtung konnte ich bei allen meinen operierten Fischen stets bestimmte *Abweichungen beim Schwimmen* feststellen. Ein normaler Hai bewegt sich vornehmlich durch Schlängelbewegungen des kaudalen Körperabschnittes fort; nach der Durchtrennung des Rückenmarks, etwa in der Mitte sind dagegen die Schlängelbewegungen im Vorderabschnitt stärker. Außerdem sind die Schlängelbewegungen der Haie mit durchtrenntem Rückenmark stets etwas kürzer und schneller als beim normalen Tiere. Dies ist besonders kurz nach der Operation gut zu sehen. Ähnliches hat THÖRNER bei Schlangen mit durchtrenntem Rückenmark beobachtet.

An dieser Stelle müssen noch die Beobachtungen STEINERS, BETHES und POLIMANTIS (2) erwähnt werden, welche eine *Nachwirkung asymmetrischer Operationen* an den Vorderabschnitten des Zentralnervensystems auf die Zentren des Rückenmarks beschrieben haben. STEINER durchschnitt auf einer Seite das Mittelhirn; als er danach das Rückenmark total durchschnitt, machte er die merkwürdige Beobachtung, daß der Hai immer noch dieselben Manegebewegungen ausführte, obgleich ein Einfluß des asymmetrischen Hirns auf das Rückenmark nicht mehr möglich war.

BETHE bestätigte diese Beobachtungen STEINERS. Auch nach der Hemisektion der Medulla in der Acusticusgegend, sowie nach der Durchschneidung eines N. octavus erhielt BETHE ähnliche Resultate. Nach Durchschneidung des Rückenmarks blieb die asymmetrische Flossenstellung fortbestehen. Diese ursprüngliche Flossenstellung konnte nach kurzem Indifferenzstadium selbst ins Gegenteil umschlagen. BETHE glaubt, daß auch Umkehr der Asymmetrie des Körpers auftreten kann. Nach POLIMANTI werden auch nach asymmetrischen Läsionen des Diencephalons nach der Durchtrennung des Rückenmarks Manegebewegungen bei den Haien beobachtet.

Nach asymmetrischer Operation gibt das Rückenmark auch nach der Ausschaltung der asymmetrischen Ursache noch asymmetrische Impulse ab. Allmählich ermüden diese Rückenmarkszentren und die korrespondierenden Zentren, welche noch wenig in Anspruch genommen waren, bekommen das Übergewicht; daraus erklärt sich die Umkehr der Asymmetrie.

In allen diesen Fällen hat man somit mit einer andauernden Nachwirkung der hochgelegenen Zentren auf die tieferen zu tun.

5. Erregbarkeit des Rückenmarks.

Um die Erregbarkeit des Rückenmarks der Fische kennenzulernen, hat RIZZOLLO (2) die *Chronaxie* an verschiedenen Stellen des Rückenmarks der Haie (*Scylliorhinus canicula*) bestimmt. Es zeigte sich, daß die Chronaxie in den verschiedenen Abschnitten des Rückenmarks vollkommen gleich ist; die mittleren Werte, welche bei den einzelnen Fischen gefunden wurden, betragen $0,3 \sigma$. Nach Querschnitten durch das Rückenmark veränderten sich diese Werte nicht.

RIZZOLLO (3) hat noch die Wirkung von Kokain, Morphin und Nikotin auf die Chronaxie des Rückenmarks untersucht. Dabei konnte er feststellen, daß nach der Applikation dieser Gifte in einer 1%igen Lösung auf die ventrale Fläche des Rückenmarks keine Veränderungen in der Chronaxie auftreten. Anders ist es, wenn diese Stoffe auf die dorsale Fläche des Rückenmarks appliziert werden; dann vermindert sich erst die Chronaxie, wonach sie etwas später noch höher wird als vor der Applikation dieser Gifte.

Die Erregbarkeit des Rückenmarks bei den Fischen wurde ebenfalls durch Bestimmungen der *Chronaxie* desselben noch von CARDOT und VARÉ untersucht. Diese Forscher haben ihre Versuche an verschiedenen Teleostiern ausgeführt. Wie aus den Tabellen, welche der Arbeit beigegeben sind, ersichtlich ist, betragen die Chronaxiewerte bei allen untersuchten Fischen einige zehntausendstel Sekunden und stimmten ungefähr mit den von RIZZOLLO gefundenen Werten überein.

In derselben Arbeit berichten CARDOT und VARÉ über ihre Versuche mit dem Teleostier *Motella tricirrata* (Seewiesel), bei welchem sie die *reflektorische Erregbarkeit* untersucht haben. In diesen Versuchen wurde die *Chronaxie* bestimmt, wozu die reflektorischen Wendungen des Kopfes, welche bei der Reizung der drei Bärteln auftreten, als Maßstab dienten. Die dabei erhaltenen Chronaxiewerte waren etwas höher als bei der direkten Reizung des Rückenmarks.

RIZZOLLO (6) versuchte noch die *Chronaxie* und somit die Erregbarkeit an der *ventralen und dorsalen Seite des Rückenmarks* zu bestimmen. Das Rückenmark von *Galeus canis* wurde dazu an bestimmten Stellen in der Nähe der Flossen von der dorsalen und ventralen Seite gereizt und die Wirkung dieser Reizungen an den Bewegungen der Flossen beurteilt. Es wurden an diesen Stellen die *optimalen motorischen Punkte* aufgesucht, wo die Erregbarkeit am größten war. Beim Vergleich der Chronaxie der verschiedenen optimalen motorischen Punkte kommt RIZZOLLO zu dem Schlusse, daß die Chronaxie an der dorsalen und ventralen Fläche des Rückenmarks bei diesen Fischen dieselbe ist. Sie verändert sich auch nicht mit dem Abstände vom Gehirn.

In einer weiteren Arbeit versucht RIZZOLLO (6) den *Einfluß des Hirns auf die Erregbarkeit des Rückenmarks* zu ermitteln. Er bestimmte dafür die Chronaxie an verschiedenen Punkten der dorsalen und ventralen Rückenmarksfläche (optimale motorische Punkte) vor und nach der Durchtrennung des Rückenmarks auf der Höhe der ersten Kiemenspalte. In diesen Versuchen konnte RIZZOLLO zeigen, daß die Chronaxie an den erwähnten Punkten der dorsalen Rückenmarksfläche während 12 Stunden, die der ventralen Fläche 6 Stunden lang unverändert bleibt. Die Chronaxiewerte waren vor und nach der Durchtrennung des Rückenmarks dieselben geblieben. Aus der Tatsache, daß die Erregbarkeit des Rückenmarks während 6—12 Stunden nach der Durchtrennung unverändert bleibt, zieht RIZZOLLO den Schluß, daß von den *höheren Nervenzentren im Gehirn keine Dauerhemmung, noch Dauererregung auf die Zentren des Rückenmarks* ausgeübt wird. 12—24 Stunden nach der Durchtrennung sinkt die Erregbarkeit des Rückenmarks; dies wird von RIZZOLLO auf Trauma, Störungen in der Blutversorgung, Eindringen des Seewassers bis zum Nervengewebe zurückgeführt.

RIZZOLLO hebt in seiner Arbeit ferner hervor, daß nach der Durchtrennung des Rückenmarks seine Haie die normale Haltung sowohl in Ruhe als auch beim Schwimmen beibehielten und auch fähig waren, künstliche Lageänderungen zu korrigieren. Inwiefern diese Erhaltung des Körpergleichgewichts auf aktiven Prozessen beruht, ist aus den Versuchen RIZZOLLOS nicht deutlich. BETHE hat aber, wie oben erwähnt, gezeigt, daß auch ein toter Haifisch im Wasser eine normale Lage einnimmt.

6. Besondere Formen der Erregung und Hemmung.

Eigenartige Erscheinungen von *erhöhter Erregbarkeit und Hemmung* hat VAN RIJNBK (2, 5.) bei den Haien nach leichten Schädigungen des Rückenmarks beschrieben. Nach Durchschneidung einiger Dorsalwurzeln, ja bloßer Eröffnung des Rückenmarks treten bei diesen Fischen Schlängelbewegungen ein, welche an Lokotionsbewegungen erinnern und stunden-, ja tagelang dauern. Durch ganz leichte Berührungen, welche beim normalen Tiere ohne Wirkung sind, können diese Schlängelbewegungen gehemmt werden. Außer der leichten Traumatisation, welche bei den Operationen des Rückenmarks unvermeidlich ist, kann auch das Durchdringen des Seewassers durch die Wunde zu diesen Erscheinungen führen.

Während seiner weiteren Versuche konnte VAN RIJNBK feststellen, daß, wenn die Haie beim Schwimmen gegen die Aquariumwand anprallen, es öfters zu einem lang anhaltenden Stillstand der Schwimmbewegungen kommt. Auch durch einen leichten Druck auf den Unterkiefer können die Schwimmbewegungen eines intakten Haies gehemmt werden. Es gelang ferner VAN RIJNBK, durch Einklemmen der Brustflossen in eine Holzpinzette oder Aufhängen

in Schlingen bei *Scyllium catulus* nach vorübergehenden Abwehrbewegungen Schlängelbewegungen hervorzurufen. In diesen Fällen werden die Schlängelbewegungen durch anhaltende anormale periphere Reize verursacht. Diese Bewegungen konnten durch Berührungen des Unterkiefers oder auch anderer Körperteile leicht gehemmt werden. Die Hemmungserscheinungen nehmen bei *Scyllium*, nach VAN RIJNBEEK, zu, je nach dem Maße, wie die Bedingungen der Versuche anomaler werden und die Läsion des Zentralnervensystems größer wird.

Eine merkwürdige Erscheinung hat L. FREDERICQ am Schwanz der Haie (*Scyllium canicula* und *catulus*) beschrieben. Wird nämlich der Schwanz durch einen Schnitt zwischen der Anal- und Schwanzflosse vom übrigen Körper isoliert, so macht er Schlängelbewegungen, wenn man ihn mit der Seite auf den Tisch legt oder mit der Bauchseite nach oben hält. Diese Schlängelbewegungen verschwinden aber, wenn man den Schwanz in normaler Lage hält, so daß er den Boden berührt. FREDERICQ glaubt, daß es sich in diesem Falle nicht um reflektorische Bewegungen handelt, da dieselben auftreten, wo immer man den in anomaler Lage gehaltenen Schwanz berührt. Man hat hier vielmehr automatische Bewegungen vor sich, welche durch die *Wirkung der veränderten Schwerkraft auf die motorischen Zentren des Rückenmarks* ausgelöst werden.

Die Versuche FREDERICQs hat einige Jahre später BAUER wiederholt. Er findet die von FREDERICQ beschriebenen Bewegungen, welche er als rhythmische, nach hinten peristaltisch fortschreitende Pendelbewegungen auffaßt, bei den verschiedenen Lagen des isolierten Schwanzes. Diese Bewegungen sind für die Korrektur der Lage völlig ungeeignet. Das Ausbleiben dieser Bewegungen, wenn der Schwanz in normaler Haltung die Unterlage berührt, wird von BAUER auf eine *reflektorische Hemmung der motorischen Zentren des Schwanzes von der Haut her* erklärt.

Diese Hemmungserscheinungen können viel besser an Rückenmarkstieren untersucht werden. Die nach Abtrennung des Gehirns einsetzenden ruhelosen Schwimmbewegungen können durch leichte, aber großflächige Berührungen bestimmter Stellen der Körperoberfläche gehemmt werden. Den sichersten Erfolg ergeben dabei diejenigen Stellen, mit welchen das Tier in der Ruhe dem Boden aufliegt (z. B. ventraler Rand der Schwanzflosse). Außer diesen hemmenden Stellen gibt es auch solche, deren Berührung eine Verstärkung bzw. Auslösung dieser Bewegungen verursacht (Schwanz, Spitze beider Rückenflossen), Kokainisierung der Haut läßt beide Erscheinungen verschwinden; man hat es also in beiden Fällen mit einer Reizung der sensiblen Apparate der Haut zu tun.

Eine Hemmung der Schwimmbewegungen läßt sich auch durch in die Tiefe wirkenden Druck erzielen; wenn man z. B. das Rücken-

markstier mit starkem Druck umfaßt, dann treten erst starke Abwehrbewegungen auf, welche bald nachlassen, so daß der Fisch ganz ruhig bleibt. Dabei befindet sich die Muskulatur in krampfhafter Kontraktur. Da die Kokainisierung der Haut diese Erscheinung nicht aufhebt, muß sie auf die Reizung der propriozeptiven Apparate in der Muskulatur zurückgeführt werden.

Nach BAUER können die Hemmungen beim normalen Hai mindestens auf drei verschiedenen Wegen zu den motorischen Zentren des Rückenmarks gelangen; von den sensiblen Organen der Haut, der Muskeln und vom Gehirn. BAUER beschreibt in seiner Arbeit noch eine eigenartige Hemmung, welche er beim Grundfische (*Gobius capito*) beobachtet hat. Die Bewegungen der Brustflossen, welche beim normalen Fisch als Lagereflexe die Wiederaufrichtung aus einer abweichenden in die gewöhnliche Lage bewirken, werden gehemmt, wenn in irgendeiner Körperlage die Bauchflossen, welche bekanntlich zu einer Art Saugnapf verwachsen sind, berührt werden. Die Brustflossen werden dabei seitlich abgespreizt fixiert. Diese Fische können sich in allen möglichen Lagen, nicht selten mit den Kopf nach oben oder unten, an den Klippen festhalten. Eine korrigierende Bewegung der Brustflossen wäre in diesem Falle unerwünscht; sie wird daher auch unterdrückt.

7. Das Rückenmark als Leitungsorgan.

Anatomisch sind bei den Fischen die verschiedenen Leitungsbahnen des Rückenmarks verhältnismäßig gut untersucht. In der „Vergleichenden Anatomie des Nervensystems“ von ARIENS KAPPERS kann man eine zusammenfassende Darstellung des Verlaufs, wie auch der Bedeutung der wichtigsten Bahnen finden. Daher werde ich hier darauf nicht eingehen.

Physiologisch ist dagegen das Rückenmark der Fische als Leitungsorgan noch sehr wenig untersucht. Nur beim Suchen nach den Bahnen, längs welchen die Impulse aus den höheren Zentren nach den Chromatophoren geleitet werden, sind einige interessante Tatsachen über den Verlauf der *pigmentomotorischen Bahnen* im Rückenmark bekanntgeworden.

Den Leitungsweg, längs welchem die Erregungen von den höheren nervösen Zentren nach den Chromatophoren der Haut geleitet werden, könnte man sich am wahrscheinlichsten als im Rückenmark verlaufend denken. Doch konnte POUCHET (1, 2, 3) nach einer Querdurchschneidung des Rückenmarks keine merkliche Beeinträchtigung der normalen Fähigkeit des Farbenwechsels bei Tarbutten erzielen. Desgleichen blieb auch die Durchtrennung des Lateralnerven ohne Erfolg; nur nach der Durchschneidung des Sympathicus trat eine deutliche Veränderung in der Hautfarbe ein. Somit konnte POUCHET

nur im Sympathicus die Anwesenheit der pigmentomotorischen Fasern nachweisen.

LODE reizte das Rückenmark der Forellen mit Induktionsströmen und erhielt dabei einen Tetanus der Körpermuskulatur und ein Erblassen der Haut. Wurde das Rückenmark quer durchschnitten, dann trat ein Tetanus nur in der vor dem Schnitte gelegenen Muskulatur auf, während die Haut bis zum Körperende blaß wurde. Auf diese Weise war das Rückenmark als Leitungsbahn für die pigmentomotorischen Impulse ausgeschlossen, und es blieb nur noch der Weg durch den Sympathicus übrig. Wurde nun der Sympathicus durchschnitten, dann trat Veränderung in der Hautfarbe nur vor diesem Schnitte ein. LODE deutete diese Ergebnisse nicht als Folge der Rückenmarksreizung, sondern führte sie auf die Reizung durch Stromschleifen des nahe gelegenen Sympathicus zurück.

Sowohl POUCHET wie auch LODE haben den Fehler gemacht, daß sie die am kaudalen Abschnitt des Rückenmarks erhaltenen Ergebnisse auf das ganze Organ bezogen. Erst v. FRISCH (1) ist es gelungen, die Beziehung der pigmentomotorischen Fasern zum zerebro-spinalen System näher zu bestimmen.

Neben dem Aufhellungszentrum im verlängerten Mark (vgl. Kap. III) glaubt v. FRISCH noch ein *untergeordnetes Zentrum im vorderen Abschnitt des Rückenmarks* annehmen zu müssen. Zerstört man nämlich bei einer Elritze (Pfrille: *Phoxinus laevis* L.) das Gehirn, dann wird sie zunächst dunkel; nach etwa $\frac{1}{2}$ Stunde aber wird sie wieder maximal hell. Diese Aufhellung, welche nach v. FRISCH auf einer postmortalen Erregung infolge des Absterbens des Rückenmarks beruht, dauert etwa 20 Minuten. Wird im Stadium dieser Aufhellung der Sympathicus durchtrennt, dann hat dies denselben Erfolg wie die Durchtrennung am lebenden Tier. Diese Aufhellung muß also als Ausdruck einer vom Rückenmark ausgehenden Erregung angesehen werden, denn wenn das Rückenmark zerstört wird, nachdem die Aufhellung eingetreten ist, dann macht sie sofort einer Verdunklung Platz.

Auch den Verlauf der pigmentomotorischen Fasern aus dem Rückenmark in den Sympathicus konnte v. FRISCH bei der Elritze näher bestimmen. Er findet eine Stelle, welche in der Nähe des 15. Wirbels liegt, wo diese Fasern das Rückenmark verlassen. Es treten dabei erst die Fasern für die vordere, dann die für die hintere Körperhälfte aus. Die Versuche, welche zu diesen Ergebnissen führten, beschreibt v. FRISCH an Hand eines Schemas (Abb. 6). Ich lasse hier das Schema, wie auch die kurze Zusammenfassung der Versuche folgen.

„Die Tatsachen, aus denen auf den Verlauf der Fasern geschlossen wurde, waren die folgenden: 1. Durchtrennung des Rückenmarks und Sympathicus in Strecke „a“ und Strecke „b“ am postmortal aufgehellten Tier ergab: Verdunklung, kranial von der vorderen und kaudal von der hinteren Schnittstelle; Erhaltenbleiben der

Hellfärbung in der zwischenliegenden Zone. 2. Dieselben zwei Schnitte am lebenden Tier: Verdunklung des ganzen Tieres; nach einiger Zeit Aufhellung zwischen den Schnitten. 3. Durchtrennung des Sympathicus am lebenden oder postmortal aufgehellten Tier in „a“: kraniale Verdunklung; in „b“: kaudale Verdunklung; in „c“: kein Effekt. 4. Durchtrennung des Rückenmarks in „a“ am lebenden Tier: totale Verdunklung; am postmortal aufgehellten Tier: Abkürzung der Zeit, die die Aufhellung anhält; Durchtrennung des Rückenmarks in „b“ am lebenden oder postmortal aufgehellten Tier: kein Effekt; in „c“: kaudale Verdunklung.“

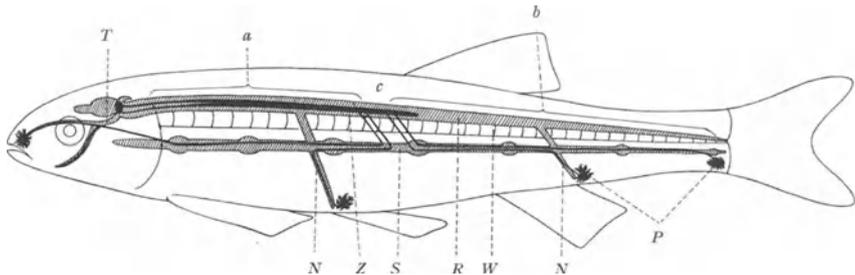


Abb. 6. Schema des Verlaufs der pigmentomotorischen Nervenfasern bei *Phoxinus*. W Wirbelsäule; R Rückenmark; S Sympathicus; N Spinalnerven; T Trigeminus; P Pigmentzellen; Z Rückenmarkszentrum. (Nach F. FRISCH).

Ähnliche Resultate haben die Versuche mit Forellen, *Crenilabrus* und *Trigla corax*, ergeben. Bei den zwei letzten Fischen wurde die *Innervation* auch der *farbigen Pigmente* untersucht. Dabei stellte sich heraus, daß die farbigen Pigmentzellen bei diesem Fisch im gleichen Sinne innerviert werden wie die schwarzen; daß die Lage des Zentrums im Rückenmark, wie auch der Verlauf der pigmentomotorischen Fasern im wesentlichen übereinstimmen mit den bei der Elritze gefundenen Verhältnissen.

Im Gegensatz zu der Auffassung v. FRISCHS, welcher im Vorderabschnitt des Rückenmarks ein untergeordnetes Aufhellungszentrum annimmt, kommt SCHAEFER, der Versuche mit Pleuronectiden anstellte, zu dem Schlusse, daß sich im *oberen Abschnitte des Rückenmarks ein hemmendes Zentrum* befindet, das die Expansion der Chromatophoren bewirkt. SCHAEFER gelangt zu dieser Auffassung auf Grund folgender Beobachtungen. Nach der Ausschaltung des Aufhellungszentrums in der Medulla oblongata durch Zerstörung tritt eine maximale Expansion der Chromatophoren ein. Wird danach das Rückenmark vom Schädel aus zerstört, dann tritt sofort Aufhellung ein.

Bei einer mit Phenol vergifteten Scholle bohrte SCHAEFER das Rückenmark von der Mitte bis zur Oblongata aus. Da in der Mitte Rückenmark und Sympathicus durchschnitten waren, so war der

kaudale Teil des Tieres dunkel, der Vorderteil, dessen Rückenmark ausgebohrt war, zeigte dagegen eine intensive Aufhellung.

Diese Beobachtungen SCHAEFERS scheinen mir nicht überzeugend zu sein, da die Aufhellungen, welche nach Ausbohrungen des Rückenmarks auftreten, sehr wohl auf Reizungen der hier vom medullären Aufhellungszentrum verlaufenden Bahnen beruhen können.

Auch die Versuche SCHAEFERS mit Strychnin erbringen keinen endgültigen Beweis für das Vorhandensein eines Hemmungszentrums im Rückenmark der Fische. Nach Injektion tritt erst eine geringe Aufhellung ein, welcher eine totale Verdunklung folgt. Die zuerst auftretende Aufhellung wird auf die Reizung des Aufhellungszentrums in der Medulla oblongata zurückgeführt. Die danach auftretende Expansion der Chromatophoren kann entweder auf einer Lähmung des medullären Zentrums beruhen oder durch die kurareähnliche Wirkung des Strychnins auf die motorischen Nerven bedingt sein. Da nach der Rückenmarksdurchtrennung wieder eine Aufhellung eintritt, so glaubt SCHAEFER diese zwei Möglichkeiten ausschließen zu können, und es bleibt somit die Annahme übrig, daß durch Strychnin der hemmende Einfluß des Rückenmarks vergrößert wird.

8. Wirkung einiger Gifte auf das Rückenmark.

Hier will ich einige neuere Untersuchungen über die Wirkung bestimmter Gifte auf das Rückenmark der Fische besprechen, welche zur Kenntnis von dessen Funktionen von Bedeutung sind. Die älteren Versuche, in welchen die Wirkung verschiedener pharmakologischer Mittel auf das ganze Tier untersucht wurde, können hier nicht angeführt werden.

RIZZOLLO (1) hat in einer Reihe von Versuchen die *Wirkung verschiedener Gifte auf die Erregbarkeit des Rückenmarks* untersucht, wobei die Chronaxie des Rückenmarks vor und nach der Giftapplikation bestimmt wurde. Das Rückenmark wurde dazu bei den einen Fischen von der dorsalen, wieder bei anderen von der ventralen Seite freigelegt.

RIZZOLLO konnte bei den Rochen (*Trygon vulgaris* und *Raja pastinaca*) feststellen, daß durch die Applikation des Strychnins auf die Oberfläche des Rückenmarks die Chronaxie an der ventralen Seite nicht verändert wird. Anders ist es, wenn Strychnin auf die dorsale Seite des Rückenmarks einwirkt, dann wird die Chronaxie um 50—80 % vermindert.

In den meisten Versuchen an denselben Fischen konnte RIZZOLLO zeigen, daß nach der Applikation von Kokain, Nikotin und Morphium auf die dorsale Fläche des Rückenmarks die Chronaxie erst merklich vermindert und etwas später wieder größer wird. Die Wirkung dieser Alkaloide auf die ventrale Seite des Rückenmarks war ohne Einfluß auf die Chronaxie.

Bei der Anwendung von Koffein und Thein bei denselben Fischen konnte RIZZOLLO (5) eine Verminderung der Chronaxie nur nach der Applikation an der ventralen Seite des Rückenmarks feststellen; nach der Applikation dieser Stoffe auf die dorsale Seite blieb die Chronaxie unverändert.

Die Wirkung des Strychnins auf das Rückenmark der Fische hat BLUME am Moorkarpfen (*Carassius vulgaris*) zugleich mit der Wirkung des Phenols untersucht. BLUME findet, daß die Wirkung des Strychnins an Moorkarpfen ausschließlich in Reflexsteigerung besteht. Diese Wirkung wird nach Entfernung des Vorderhirns, wie auch am Hintertier nach der Durchschneidung des Rückenmarks beobachtet. Tetanische Krämpfe, die am Frosch von BAGLIONI beschrieben sind, wurden bei den Fischen nicht beobachtet.

Im Gegensatz zum Strychnin treten nach der Injektion des Phenols spontane Krämpfe bei den Moorkarpfen, Sonnenbarschen und Stichlingen auf. Dieselben sind durch Reflexsteigerung und Zuckungen charakterisiert. Sie treten auch nach der Durchschneidung des Rückenmarks auf.

Wie bekannt, schreibt BAGLIONI dem Strychnin eine elektive Wirkung auf die zentralen sensiblen Mechanismen zu, während das Phenol elektiv auf die motorischen Zentren wirken soll. Bei den Fischen konnte die elektive Wirkung des Strychnins auf die sensiblen Mechanismen bestätigt werden; dagegen glaubt BLUME, daß das Phenol sowohl motorische als auch sensible Zentralapparate angreift.

BACHRACH und BINET haben die Wirkung des Pikrotoxins auf das Zentralnervensystem von Seefischen untersucht. Bei der Vergiftung kann zunächst eine Abnahme bzw. Aufhebung bestimmter Rückenmarksreflexe beim Erhaltensein der spontanen Bewegungen festgestellt werden. Später tritt Atemstillstand ein und schließlich bleibt auch das Herz stillstehen. Das Pikrotoxin scheint somit vorwiegend am Rückenmark anzugreifen.

III. Das verlängerte Mark.

Das verlängerte Mark ist ein ungemein wichtiges Empfangs- und Ursprungsorgan der Hirnnerven. Es genügt, zu erwähnen, daß von den 12 Hirnnerven 8 aus der Medulla oblongata entspringen, welche Hautsinnesorgane, Labyrinth, Atmungsorgane, Herz und Magen-Darmkanal innervieren.

In der Medulla oblongata findet man eine anatomisch sehr ausgeprägte und funktionell wichtige Verteilung in dorsale und ventrale Areale (ARIENS KAPPERS). In den dorsalen Arealen, der sensiblen Flügelplatte, kann man einen somato-sensiblen und einen viszero-sensiblen Abschnitt unterscheiden, denen auf Grund der anatomischen Befunde die primär sensible und korrelativ-sensible Funktion zugeschrieben wird. Im ventralen Areal, der motorischen Bodenplatte (HISS), befinden sich hauptsächlich primäre und sekundäre effektorische Zentren (ARIENS KAPPERS).

FLOURENS war der erste, der die Frage über die *funktionelle Bedeutung des verlängerten Marks* bei den Fischen auf experimentellem Wege zu lösen versuchte. Bei Karpfen, Hechten und anderen Knochenfischen zerstörte er die eine Hälfte der Medulla oblongata und beobachtete gleich danach eine Aufhebung der Bewegungen des gleichseitigen Kiemendeckels. Durch einen Stich oder eine Exstirpation

des mittleren Abschnittes der Oblongata wurde ein Stillstand der Bewegungen der beiden Kiemendeckel verursacht.

BAUDELLOT nahm ebenfalls einseitige Läsionen der Oblongata bei Teleostiern vor und beobachtete danach Manege- und Rollbewegungen nach der operierten Seite. Auch im Ruhezustande war bei den operierten Fischen der Körper nach der operierten Seite geneigt.

VULPIAN (1) bestätigte diese Resultate der Versuche FLOURENS' und BAUDELLOTS. Er konnte ebenfalls durch Läsionen der einen Seite der Medulla oblongata bei Karpfen Rollungen nach der operierten Seite und einen Stillstand der Operculumbewegungen von derselben Seite feststellen. Die Läsionen des „*noeud vital*“ verursachten einen sofortigen Stillstand der beiden Kiemendeckel und der anderen Mundteile; die Atmung wurde somit vollkommen aufgehoben.

Die Bedeutung des verlängerten Marks für die *Atmungsbewegungen* der Fische wurde auch von STEINER festgestellt, welcher zu ganz ähnlichen Resultaten wie BAUDELET und VULPIAN kam. Er verlegte deshalb das Atemzentrum ebenfalls in die Medulla oblongata.

STEINER findet ferner, daß nach der Abtragung des vorderen Abschnittes der Oblongata, wahrscheinlich kranialer der Nn. faciales, die Atmung unverändert bleibt, während die Lokotionsbewegungen aufgehoben werden. Nach dieser Operation sollen auf mechanische Reizungen nur Zuckungen eintreten. Aus diesem Grunde verlegt STEINER in den vorderen Abschnitt des verlängerten Marks das von ihm gesuchte allgemeine Bewegungszentrum. Nach einseitigen Schnitten durch das verlängerte Mark traten auch in den Fällen STEINERS Rollbewegungen nach der verletzten Seite ein.

Auch LOEB (1) beschreibt *Kreis- und Rollbewegungen* nach der operierten Seite bei Haien, bei welchen ein Schnitt durch die eine Hälfte der Medulla oblongata gemacht war. Zugleich findet LOEB eine typische Veränderung in der *Stellung der Augen und Brustflossen*. Dieselben werden um Achsen gedreht, welche zur Längsachse des Körpers parallel verlaufen, und zwar die Augen nach rechts, die Brustflossen nach links, wenn die Läsion an der rechten Seite der Medulla oblongata ausgeführt ist. Alle eben genannten Symptome erscheinen am besten ausgesprochen, wenn die Läsion an der Stelle des Octavuseintrittes angebracht worden ist. Liegt der Schnitt oralwärts vom Octavuseintritte, dann treten hauptsächlich Kreisbewegungen, auch Krümmungen des Körpers nach der operierten Seite in den Vordergrund; ist der Schnitt dagegen kaudaler geführt, dann prävalieren die Rollbewegungen. Da sich alle diese Erscheinungen nach einseitigen Durchtrennungen der Oblongata von den Folgen der gleichseitigen Octavusdurchschneidung nicht unterscheiden, zieht LOEB daraus den Schluß, daß in beiden Fällen Bestandteile des Octavus beschädigt werden.

Halbseitige Durchschneidung der Medulla oblongata an ihrem hinteren Ende ergibt nach LOEB keine Orientierungsstörungen.

Die Resultate der Versuche STEINERS und LOEBs wurden von BETHE nachgeprüft und kritisch beurteilt. BETHE bestätigte die Befunde LOEBs, daß nämlich die Manegebewegungen nach einseitigen Durchschneidungen der Medulla oblongata vor dem Octavus, Rollbewegungen nach Durchschneidungen hinter dem Octavus eintreten. Auch die Veränderungen der Stellung der Augen und Brustflossen konnte BETHE bestätigen. In Übereinstimmung mit LOEB nimmt BETHE an, daß *alle Erscheinungen*, welche nach einseitiger Verletzung des verlängerten Marks im Octavusgebiet auftreten, *auf Verletzungen des zentralen Apparates des gleichseitigen Octavus beruhen*.

In weiteren Versuchen spaltete BETHE bei den Haien die Medulla oblongata von der Mitte zwischen den Vorderrändern der Nn. octavi bis hinter die Vagusursprünge der Länge nach. Einer von den Fischen, bei welchen dies gelungen war, zeigte keine Zwangsbewegungen; andere, bei welchen der Schnitt asymmetrisch geführt war, zeigten ähnliche Erscheinungen wie nach gleichseitigen Octavusdurchtrennungen. Bei einigen Tieren wurde ein N. octavus durchtrennt und die Medulla oblongata hinter dem Vagusaustritte gleichseitig oder gekreuzt bis zur Mitte durchtrennt. In beiden Fällen traten Stellungsänderungen der Flossen und Rollbewegungen auf. Aus diesen Versuchen folgert BETHE, daß die beiderseitigen absteigenden Bahnen des Vestibularis sich in den mittleren Teilen der Oblongata vermischen und auf beiden Seiten des Rückenmarks gekreuzte und ungekreuzte Faserzüge des Vestibularis vorhanden sind.

Nach halbseitigen Durchtrennungen der Medulla oblongata an ihrem hinteren Ende findet BETHE in den Muskeln der gesunden Seite einen stärkeren Tonus als in denen der operierten Seite; daher bewegen sich die Tiere nach solchen Eingriffen in Kreisen.

BETHE verwirft die Lehre STEINERS von einem allgemeinen Bewegungszentrum im verlängerten Mark, da nach seiner Erfahrung die durch diesen Gehirnteil auf verschiedener Höhe angebrachten Querschnitte keine Aufhebung der Lokomotion nach sich ziehen. Dagegen beschreibt BETHE einen interessanten Erscheinungskomplex, wenn die Medulla oblongata zwischen den hinteren Kleinhirnschenkeln und der Mitte zwischen den Nn. octavi und Nn. glossopharyngaei quer durchtrennt ist. Die Fische zeigen regelmäßige Schwimmbewegungsanfälle, welche von Ruhepausen unterbrochen sind. Die Schwimmbewegungen beginnen mit schwachen rhythmischen Schwanzschlägen, welche langsam stärker werden, bis der Körper durch sie fortbewegt wird. Reizt man solch einen schwimmenden Fisch am Körper, so hören die Schwimmbewegungen sofort auf; sie werden gehemmt. Gerade stärkere Reize, wie Stechen, Reiben, Brennen, haben eine solche hemmende Wirkung, und es treten weder Flucht-

noch Abwehrbewegungen auf. Dagegen führen schwache Reize leicht zu reflektorischen Bewegungen.

Auf Grund dieser Versuche kommt BETHE zu dem Schlusse, daß man es in diesen Fällen nicht mit einem Wegfallen eines allgemeinen Bewegungszentrums, sondern mit einer *stärkeren Erhöhung der Hemmbarkeit* zu tun hat. Durchschneidet man die Medulla hinter der Mitte zwischen dem Octavus und Glossopharyngeus quer, dann treten diese Hemmungserscheinungen nicht mehr ein, und alle Reize werden durch lebhaftere Bewegungen beantwortet.

BETHE findet weiter, daß dauernde Progressivbewegungen eintreten, wenn die Medulla oblongata hinter den Nn. vagi quer durchschnitten wird. Diese Hemmungslosigkeit zeigt sich auch bei einseitiger Unterbrechung; die operierte Seite macht noch Schwimmbewegungen, wenn die andere schon zur Ruhe gekommen ist. Dadurch entstehen Kreisbewegungen.

Die Tatsache, daß der Kontraktionszustand der Pigmentzellen in einer direkten Abhängigkeit vom Untergrund wie auch vom allgemeinen Verhalten der Fische Veränderungen zeigt, weist darauf hin, daß im Gehirn bestimmte Zentren vorhanden sein müssen, welche das Spiel der Chromatophoren regulieren. Solch ein Zentrum konnte v. FRISCH (1) bei Elritzen und Forellen im vordersten Abschnitt der Medulla oblongata feststellen. Bei der elektrischen Reizung des Gehirns der erwähnten Fische hatte v. FRISCH gefunden, daß die Reizung der Oblongata eine Aufhellung des ganzen Körpers zur Folge hatte. Eine genauere Lokalisation dieses *Aufhellungszentrums* konnte v. FRISCH bei der Anwendung der Durchschneidungsmethode durchführen. Er stellte mit dieser Methode fest, wie weit nach vorn der Schnitt angebracht werden muß, um noch die Pigmentzellen dem Einflusse des Aufhellungszentrums zu entziehen. Diese Versuche haben gezeigt, daß das Aufhellungszentrum im vordersten Abschnitte des verlängerten Marks gelegen ist.

War der Schnitt durch das verlängerte Mark unter der Kuppe des Kleinhirns geführt, dann trat sowohl bei den Elritzen wie auch bei den Forellen eine maximale Verdunklung ein; war aber der Schnitt zwischen dem verlängerten Mark und dem Mittelhirn oder weiter vorn, im Mittelhirn selbst, angebracht, so wurden die Fische oft sehr hell. Diese Versuche zeigen ganz unzweideutig, daß *das Aufhellungszentrum im vorderen Abschnitt des verlängerten Marks gelegen sein muß*.

In einer anderen Arbeit, welche etwas später erschienen ist, berichtet v. FRISCH (3) über die Resultate seiner Versuche an *Crenilabrus pavo* und *Trigla corax*, bei welchen er *die Innervation der farbigen Pigmentzellen* untersuchte. Es wurden dieselben Methoden angewandt wie in den Versuchen mit den Elritzen. Wurde das

freigelegte verlängerte Mark bei *Crenilabrus pavo* tetanisch gereizt, so kontrahierten sich nicht nur alle Melanophoren, sondern auch die roten und gelben Pigmentzellen. Wurde die Reizung ausgesetzt, so verdunkelte sich der Fisch in kurzer Zeit, und die roten und gelben Flecken traten wieder hervor.

Das Aufhellungszentrum liegt bei *Crenilabrus*, wie bei der Elritze, am Vorderende des verlängerten Marks, denn man erhält schon bei schwacher elektrischer Reizung dieser Stelle eine Kontraktion sämtlicher schwarzen, roten und gelben Pigmentzellen, während Reizung des Mittel-, Zwischen- oder Vorderhirns unter gleichen Bedingungen keinen Effekt ergibt. Wird das verlängerte Mark hinter seinem Vorderende durchschnitten, dann tritt sofort eine Verdunklung des zuvor hell gefärbten Tieres auf. Durch den Schnitt wurden die Pigmentzellen vom Aufhellungszentrum getrennt, infolgedessen trat eine Erschlaffung derselben ein. Reizt man das abgetrennte Vorderende des verlängerten Marks elektrisch, dann tritt keine Aufhellung mehr auf.

Auch bei *Trigla corax* konnte ein Aufhellungszentrum im vorderen Abschnitte des verlängerten Marks festgestellt werden. Die elektrische Reizung dieses Zentrums hatte eine Kontraktion der schwarzen und gefärbten Pigmentzellen zur Folge.

Das Aufhellungszentrum v. FRISCHS konnte SCHAEFER auch bei den *Pleuronectiden* feststellen. Bei einer Scholle (*Pleuronectes platessa*), welche auf dem schwarzen Untergrunde des Versuchsgefäßes ganz dunkel geworden war, konnte SCHAEFER bei der faradischen Reizung der Medulla oblongata eine Aufhellung des ganzen Körpers erzielen. Dieselbe begann an der Schwanzflosse und ging langsam von dort aus über das ganze Tier. Dieselbe Reizung der vorderen Abschnitte des Gehirns, wie auch der Nn. optici, ergab dagegen keinen Farbenwechsel.

Bei einer anderen Scholle, welche auf einem hellgrünen Untergrunde dunkel gefärbt blieb, wurde durch Injektion einer minimalen Menge von Suprarenin eine mittlere Färbung erreicht. Bei der faradischen Reizung des verlängerten Marks trat eine sehr intensive Aufhellung ein. Wurde nun das verlängerte Mark zerstört, dann trat sofort eine maximale Verdunklung ein. Auch in diesem Versuche konnte von den anderen Gehirnabschnitten kein Effekt auf die Chromatophoren erzielt werden.

Somit befindet sich bei den *Pleuronectiden* ein Aufhellungszentrum in der Medulla oblongata.

Eine interessante Arbeit über die Bedeutung der einzelnen Abschnitte der Medulla oblongata für die *Atmungsbewegungen* der Fische hat IDA HYDE an Rochen ausgeführt. Wie bekannt, liegt das Gehirn

bei diesen Tieren in einer breiten Schädelkapsel und es können deshalb an ihm verschiedene Eingriffe leicht ausgeführt werden.

Zunächst stellte HYDE fest, daß die Operationen am Gehirn bei den Rochen gewöhnlich Shockerscheinungen nach sich ziehen, welche in einer Hemmung, selbst zeitlicher Aufhebung der Atembewegungen bestehen. Diese Shockerscheinungen dauern ungefähr 15 Minuten; danach werden Respirationsbewegungen erst eines einzigen Kiemenbogens oder des einen Spritzloches beobachtet, wonach auch die anderen einsetzen.

Wird die Medulla oblongata durch einen Querschnitt von den oral gelegenen Gehirnteilen oder vom Rückenmark getrennt, dann tritt nach einer kurzen Pause eine normale Atmung wieder ein. Die koordinierte rhythmische Tätigkeit des Atemzentrums ist also vollkommen unabhängig von den Gehirnabschnitten, welche zu beiden Seiten der Medulla oblongata liegen.

Weiter untersuchte HYDE, ob die im Vorderabschnitt der Medulla oblongata gelegenen *Rindenknoten* (Nuclei des sekundären Vagustraktes) und die *Nuclei funiculi* mit der *Commissura infima Halleri*, welche im hinteren Abschnitt des verlängerten Marks sich befinden, eine Wirkung auf die Bewegungen der Kiemen und Spritzlöcher haben. Dazu wurden die vorderen oder die hinteren Abschnitte der Medulla oblongata zerstört. Es zeigte sich, daß diese Abschnitte keinen direkten Einfluß auf die Atmung haben.

Nach einem Medianschnitte durch die Medulla oblongata beginnen nach einer kurzen Pause die Atembewegungen der Kiemen und der Spiracula wieder; sie sind aber nicht mehr koordiniert. Sie können auch erst an der einen und später an der anderen Seite anfangen. Der *nervöse Atmungsmechanismus* ist somit beim Rochen *bilateral*, wobei jede Hälfte die Bewegungen der entsprechenden Seite beherrscht.

Oberflächliche Läsionen des *Tuberculum acusticum* und des *Lobus lineae lateralis* rufen eine vorübergehende Hemmung der Bewegungen der Kiemen hervor; sind die Läsionen tiefer und breiten sich auf die motorischen Kerne oder Bahnen des IX. und X. Nerven aus, dann tritt ein Stillstand des gleichseitigen Kiemenbogens entsprechend der Höhe der Läsion ein. Desgleichen bewirkt eine tiefe Läsion im Bereiche des Lobus lineae lateralis, wobei der VII. Nerv beschädigt wird, einen Stillstand des entsprechenden Spiraculums.

Wurde der *Fasciculus longitudinalis posterior* oberflächlich beschädigt, dann trat ebenfalls ein vorübergehender Stillstand der gleichseitigen Atmungsbewegungen ein. Tiefe Läsionen im vorderen Abschnitt des Fasciculus haben eine dauernde Aufhebung der Bewegungen des gleichseitigen Spiraculums und eine zeitweilige des andersseitigen zur Folge. Mit fortschreitender Verlegung der Läsionen nach kaudalwärts wird ein Stillstand der Kiemenbögen der Reihe nach erzielt.

Ähnliche Resultate erhielt HYDE bei den Läsionen des *Lobus n. vagi*. Es trat ferner die Funktion der sensorischen Kerne in den

Vordergrund; war z. B. im Fasciculus posterior longitudinalis der motorische Kern des Spiraculum zerstört, so daß dieses letztere stillstand, so konnte ein vorübergehender Stillstand des anderen Spiraculum durch Druck auf den Vorderabschnitt des Lobus vagi erzielt werden. Waren die Atmungsbewegungen langsam und oberflächlich, dann wurden sie durch einen Stich, der an irgendeiner Stelle dieses Lobus angebracht war, sofort in heftige verändert.

Querschnitte durch die eine Hälfte der Medulla ergaben ähnliche Resultate, wie die oben erwähnten Läsionen. Es traten wiederum Stillstände des Spiraculum und der einzelnen oder mehrerer Kiemenbögen in einer direkten Abhängigkeit von der Stelle, an der der Querschnitt gemacht war, auf. Durch Querschnitte, welche mit einem Medianschnitt durch die Medulla kombiniert waren, konnte HYDE *respiratorische Ganglien* im verlängerten Mark *in zwei oder drei Gruppen verteilen*, welche entweder einen eigenen Rhythmus oder eine gleiche Aktivität zeigen. So zeigen das Spiraculum und der erste Kiemenbogen noch deutliche Atmungsbewegungen, wenn ihre Zentralorgane (Kerne des VII. und IX. Nerven) vom übrigen Zentralnervensystem median und transversal isoliert sind. Dasselbe ist auch von den letzten vier Kiemenbögen zu sagen; auch diese können Atmungsbewegungen ausführen, wenn sie zugleich mit dem Zentralapparat (X. Nerv) vom übrigen Zentralnervensystem isoliert werden.

Die verschiedenen Abschnitte der Medulla oblongata beherrschen die Tätigkeit der mit ihnen verbundenen Atmungsorgane, welche eine segmentale Anordnung zeigen. Bei den Rochen steht der zentrale Atmungsmechanismus in der Mitte zwischen der einfachen segmentalen Anordnung der die koordinierten Atmungsbewegungen beherrschenden Nervenzellen, wie man sie z. B. bei *Limulus* findet, und den komplizierten und spezialisierten Atmungszentren der höheren Wirbeltiere.

LUTZ (1, 2, 3), der beim Haifische (*Scyllium canicula*) die *reflektorische Beeinflußbarkeit des Atmungszentrums* von den verschiedenen Teilen des Körpers aus untersuchte, fand, daß dieses medulläre Zentrum noch $3\frac{1}{2}$ Stunden lang eine regelmäßige Atmungsbewegung der Kiemen unterhalten kann, nachdem die Durchströmung des Wassers durch die Kiemenbögen sistiert ist.

Selbst wenn die Blutzufuhr zur Medulla oblongata infolge einer Durchschneidung der Aorta aufgehoben ist, zeigt das Atmungszentrum noch ungefähr 1 Stunde lang eine regelmäßige Tätigkeit. Auf Grund dieser Befunde glaubt LUTZ, daß die *Tätigkeit des Atmungszentrums* bei den Fischen *vollkommen autonom* ist; sie kann auch beim Ausbleiben von chemischen Blutreizen eine längere Zeit normal bleiben. Das schließt natürlich nicht aus, daß die Tätigkeit des Atmungszentrums unter normalen Verhältnissen in hohem Maße

durch die Beschaffenheit des Blutes und auch reflektorisch beeinflußt wird.

LUTZ konnte ferner zeigen, daß beim *Scyllium* das *Atmungszentrum* zu den *Herzanteilen des Vagus* in enger Beziehung steht. LUTZ hat nämlich gefunden, daß verschiedene periphere Reize, welche eine reflektorische Hemmung des Herzens verursachen, in vielen Fällen bei den Haien dieselbe Wirkung auch auf das Atmungszentrum ausüben. Zugleich mit dem reflektorischen Herzstillstand bleibt auch die Atmung stehen. Da diese Hemmung der Atmungsbewegungen noch 1 Stunde lang nach der Durchschneidung der Aorta zugleich mit der Herzhemmung ausgelöst werden kann, kann sie nicht auf die Blutdruckveränderungen, welche beim Herzstillstand in der Medulla oblongata entstehen, zurückgeführt werden; sie muß vielmehr als ein rein nervöser Prozeß aufgefaßt werden.

Periodische Potentialschwankungen, welche auf die Tätigkeit des Atmungszentrums zurückgeführt werden mußten, haben ADRIAN und BUYTENDIJK beschrieben. Sie isolierten das Gehirn des Goldfisches aus dem Schädel und zerstörten danach das Vorderhirn. Bei der Ableitung nach einem Oszillographen von MATHEWS konnten an gelungenen Präparaten langsame periodische Potentialschwankungen nachgewiesen werden. Dieselben hatten eine Dauer von etwa $\frac{1}{4}$ Sekunde und traten in Intervallen von 1—3 Sekunden auf. Beim Vergleich mit den Atmungsbewegungen dieser Fische konnte eine vollkommene Übereinstimmung festgestellt werden. Da das isolierte Hirnpräparat afferente Reize nicht mehr empfängt, so müssen *diese Potentialänderungen auf spontane automatische Erregungen des Atmungszentrums zurückgeführt werden*. Auch der träge, meistens einphasische Verlauf dieser Wellen weist darauf hin, daß sie nicht durch Summation rascher Einzelaktionsströme entstehen, sondern daß sie vielmehr auf langsam verlaufenden intrazentralen Prozessen beruhen. Diese schwachen Potentialschwankungen werden dadurch verursacht, daß die Lobi nervi vagi gegenüber den anderen Abschnitten des Gehirns periodisch negativ werden.

Außer diesen trägen Potentialschwankungen kann man noch bei der Ableitung von solchem isoliertem Gehirn noch kleinere, rasch verlaufende Aktionsströme unterscheiden, welche auf die trägen aufgesetzt sind. Diese letzteren werden von ADRIAN und BUYTENDIJK auf die Tätigkeit des Mittelhirns zurückgeführt; vielleicht entsprechen sie den krampfhaften Bewegungen, welche beim Ersticken beobachtet werden.

Potentialschwankungen, welche infolge der Tätigkeit des Seitenorgans im verlängerten Marke der Fische auftreten, hat HOAGLAND (I, 2, 3, 4) registriert.

HOAGLAND hat in einer Reihe von Arbeiten die elektrischen Erscheinungen des Seitenorgans nach vorheriger Durchtrennung des Rückenmarks

gleich hinter dem verlängerten Mark bei Katzenfischen (*Ameinurus nebulosus*) und Forellen mit dem Oszillographen MATHEWS untersucht. Er fand die Rezeptionszellen des Seitenorgans in einem Zustande dauernder Aktivität, wobei ganz unabhängig von äußeren Reizen regelmäßig spontane Entladungen registriert werden konnten. Diese Entladungen wurden durch mechanische und thermische Reizungen der Sinneszellen im Seitenkanal verstärkt, wobei sich auch ihre Frequenz veränderte.

Bei den genannten Fischen, wie auch bei Goldfischen und Barschen konnte HOAGLAND starke, *anhaltende Entladungen* auch im *Tuberculum acusticum*, in welchem der Lateralnerv endigt, feststellen. Diese Entladungen wurden sofort aufgehoben, wenn der Lateralnerv von derselben Seite durchschnitten war, während sie von der intakten Seite unverändert blieben.

Außer im *Tuberculum acusticum* der *Oblongata* konnte HOAGLAND *starke Entladungen im Kleinhirn registrieren*, welche einen mehr diffusen Charakter hatten, aber mit denen des Lateralorgans übereinstimmten. Nach der Durchtrennung des einen Lateralnerven konnte eine ziemlich gleichmäßige Abnahme der Entladungen in allen Abschnitten des Kleinhirns festgestellt werden. Nach Durchtrennung beider Lateralnerven wurden keine elektrischen Potentialschwankungen weder in den *Tuberculi acustici* noch im Kleinhirn registriert.

Die spontanen Entladungen, welche mit dem Oszillographen registriert wurden, waren bei den Forellen rhythmisch. Solche rhythmischen Potentialschwankungen gelangen bis zum *Tuberculum acusticum*, im Kleinhirn waren sie dagegen nicht mehr rhythmisch.

Auf Grund der angeführten Versuche glaubt HOAGLAND, daß die Impulse, welche von den Rezeptoren des Seitenorgans ausgehen, nicht nur für die Perzeption von Druckschwankungen und thermischen Reizen dienen, sondern sie haben auch eine verstärkende tonische Wirkung auf die Lage- und Schwimmreflexe.

Bei den Fischen können die Bedingungen, welche für die normale Funktion der Zentren im Kopfmark, namentlich in der *Medulla oblongata* unentbehrlich sind, verhältnismäßig leicht bestimmt werden. KOULIABKO war der erste, der dafür *die Durchströmung des isolierten Fischkopfes* mit der LOCKESCHEN Salzlösung anwandte. Zuerst an Neunaugen, später auch an Ganoiden und Teleostiern konnte er zeigen, daß das Atmungszentrum, dessen Tätigkeit an den Bewegungen der Kiemendeckel beurteilt wurde, stundenlang nach der Isolation des Kopfes noch funktionieren konnte, wenn das Kopfmark mit sauerstoffhaltiger LOCKESCHER Lösung durchströmt wurde. Wird die Durchströmung sistiert, dann tritt schnell ein Stillstand der Atmung auf, der darauf weist, daß auch bei den Fischen, wie bei den höheren Wirbeltieren, die nervösen Zentren für Sauerstoff-

mangel und die Anhäufung von Kohlensäure und anderen Stoffwechselprodukten im Blut sehr empfindlich sind.

In neuerer Zeit haben BINET und CARDOT die Versuche KOULIABKOS wieder aufgenommen und eine Reihe von Beobachtungen an *Gobius lota* ausgeführt. Bei diesem Fisch kann die *Atmung nach der Isolierung des Kopfes* noch eine kurze Zeit fort dauern; das Atmungszentrum in der Oblongata kann somit funktionieren. BINET und CARDOT suchten nun festzustellen, ob bei der Durchströmung des Kopfes mit verschiedenen Salzlösungen die Funktionen des Atmungszentrums verlängert werden kann.

Es zeigte sich, daß Seewasser, auch wenn es zur Hälfte verdünnt ist, dazu nicht geeignet ist. Am besten erwies sich eine Salzlösung von folgender Zusammensetzung: NaCl 12,5; KCl 0,60; CaCl₂ 0,30; NaHCO₃ 0,45; MgCl₂ 0,15; NaH₂PO₄ 0,075 g auf 1000 ccm H₂O. Bei der Durchströmung des isolierten *Gobius*-Kopfes mit dieser Lösung konnte das Atmungszentrum 20—30 Minuten funktionieren. Es konnte ferner festgestellt werden, daß Hinzufügen von Glukose (0,93 g) und Harnstoff (0,89 g) die Tätigkeit der respiratorischen Zentren merklich verlängert.

In einer weiteren Arbeit, welche BINET und CARDOT zusammen mit ARNAUDET ausführten, wurde die Bedeutung der *H-Ionenkonzentration für die Tätigkeit der respiratorischen Zentren* bestimmt. Es ergab sich, daß die Tätigkeit dieser Zentren am besten ist bei einer neutralen Reaktion der Durchströmungsflüssigkeit. Am schlechtesten wird eine Veränderung der Reaktion ins Alkalische vertragen; die Lebensdauer wird viel kürzer. In diesen Versuchen konnten die genannten Forscher noch feststellen, daß die Tätigkeit des von ihnen untersuchten automatischen Zentrums für die Atmung zugleich mit der Tätigkeit der reflektorischen Zentren (labio-operculärer Reflex) erlischt.

BINET und CARDOT haben zusammen mit ARNAUDET und BONNET am isolierten Kopfe von *Gobius lota*, der mit der oben erwähnten Nährflüssigkeit durchströmt wurde, die Wirkung des *Chloroforms* auf das Atmungszentrum untersucht. Bei der Durchströmung mit der Nährflüssigkeit, der Chloroform hinzugefügt ist, tritt schnell ein Stillstand der Atmungsbewegung ein. Derselbe kann viel leichter beseitigt werden, wenn man zur Durchströmung mit einer Lösung, zu der Koffein zugesetzt ist, übergeht. Dieselben Resultate erhielten diese Untersucher, wenn sie die Fische in Seewasser setzten, dem die genannten Stoffe hinzugefügt waren. Sie kommen auf Grund dieser Versuche zu dem Schlusse, daß ein durch Chloroform zum Stillstand gebrachtes Atmungszentrum durch Koffein wieder zur Tätigkeit veranlaßt werden kann.

Das verlängerte Mark, in welchem sich die Kerne der Nn. vagi befinden, ist für das Gelingen des *Goltzschen Klopversuches* selbstverständlich unentbehrlich. Bei den Fischen haben BONNET und ABEL dies experimentell nachweisen können. Sie konnten feststellen, daß die Entfernung der Hirnteile vor der Medulla oblongata wie auch des Kleinhirns ohne Einfluß auf das Zustandekommen dieses Reflexes bleibt. Die afferente Bahn dieses Reflexes verläuft im Magenast, die efferente in den pneumo-kardialen Ästen des N. vagus.

IV. Das Kleinhirn.

Das Kleinhirn ist bei den Fischen sehr verschieden ausgebildet. Bei den Cyclostomen ist es sehr klein, bei den Elasmobranchiern kann es eine beträchtliche Größe erreichen und mit zahlreichen Furchen versehen sein. Bei den Ganoïden und Teleostiern unterscheidet sich das Kleinhirn durch die Verdickung des Daches und durch die vorspringende Platte-Valvula, welche unter dem Tectum opticum des Mittelhirns zu liegen kommt. Die Größe des Kleinhirns ist bei diesen Fischen sehr mannigfaltig.

Durch zahlreiche Verbindungen steht das Kleinhirn in vielseitiger Beziehung zu den anderen Abschnitten des Zentralnervensystems. Von den afferenten Bahnen sind die wichtigsten der Tractus spino- und olivo-cerebellaris und der Tractus mesencephalo-cerebellaris. Von den efferenten Verbindungen ist die bedeutendste der Tractus cerebello-motorius, welcher hauptsächlich in den Aurikeln und in der Emminentia ventralis cerebelli anfängt.

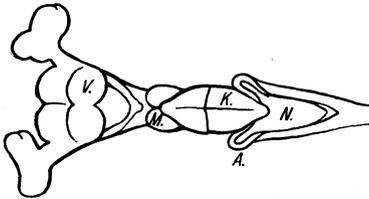


Abb. 7. Gehirn eines Haies (*Scyllium canicula*).
V. Vorderhirn; M. Mittelhirn; K. Corpus cerebelli; A. Aurikel; N. Medulla oblongata.

Die Frage über die *Funktionen des Kleinhirns bei den Fischen* ist schon oft behandelt worden. Die Resultate der zahlreichen Versuche sind aber bis jetzt noch sehr widersprechend. RENZI beschreibt starke Störungen des Gleichgewichtes nach der Exstirpation des Kleinhirns bei

den Teleostiern und glaubt, es sei unentbehrlich für die Erhaltung des Gleichgewichtes. BAUDELLOT dagegen konnte keinerlei Veränderungen weder in Regelmäßigkeit noch Lebhaftigkeit der Schwimmbewegungen bei Stichlingen nach der Exstirpation des Kleinhirns feststellen. Zu den gleichen Resultaten wie BAUDELLOT kamen auch VULPIAN und PHILIPPEAU (1) in ihren Versuchen mit Karpfen und Schleien. Die Tiere schwammen vollkommen normal, wenn man nur die Stiele des Kleinhirns intakt ließ. DICKINSON, der ungefähr zu derselben Zeit seine Versuche anstellte, sah bei verschiedenen Teleostiern nach der Exstirpation des Kleinhirns starke Störungen des Gleichgewichtes auftreten.

STEINER, der das Kleinhirn sowohl bei Teleostiern als auch bei Selachiern entfernte, konnte keinerlei Abweichungen, weder beim Schwimmen noch im Ruhezustand der Tiere feststellen. Desgleichen konnte auch LOEB (1) nach teilweisen und vollkommenen Kleinhirresektionen keine Veränderungen im Verhalten der operierten Haie bemerken.

Auch BETHE vermochte nach der Exstirpation des ganzen Kleinhirns oder der einen Hälfte desselben keine Störungen zu konstatieren. Wenn er aber neben der Kleinhirnexstirpation den einen oder die beiden Nn. octavi durchtrennt oder die Medulla oblongata hinter dem Vagus zur Hälfte durchschneidet, konnte er *einige Veränderungen* beobachten, welche er auf das Kleinhirn bezieht. Am

wesentlichsten war eine persistierende Änderung der Flossenhaltung, welche er bei Haien mit erhaltenem Kleinhirn nur vorübergehend nach beiderseitiger Durchschneidung des N. octavus beobachtete. Die Brustflossen waren maximal gespreizt, so daß sie senkrecht zur Körperachse standen. Ihre Muskulatur zeigte eine tonische Kontraktion, deshalb fühlten sich die Flossen steifer an als in der Norm.

CORSO, welcher bei verschiedenen Fischarten das ganze Kleinhirn oder Teile desselben entfernt hatte, konnte keine Abweichungen in den Schwimmbewegungen derselben feststellen. Um zu ermitteln, ob die Entfernung des Kleinhirns von Einfluß auf die Kraft der Muskelbewegungen ist, befestigte CORSO Korkstückchen um den Fischkörper, wodurch die Fische an der Oberfläche des Wassers gehalten wurden. Nur mit Anwendung einer bestimmten Kraft konnten die Tiere bis zum Boden des Aquariums hinuntertauchen. Diese Versuche haben gezeigt, daß nach Kleinhirnexstirpationen die Muskelkraft bei den Fischen nicht verändert ist.

In seiner Untersuchung über die nervöse Regulation der Schwimmbewegungen bei den Fischen beschäftigt sich POLIMANTI (I, 2, 3) auch mit der Frage über die Funktion des Kleinhirns. Bei den Teleostiern findet er keine Veränderungen nach der Exstirpation des Kleinhirns; bei den Selachiern erscheint dagegen das Schwimmen nach einseitiger wie auch kompletter Exstirpation des Kleinhirns nicht mehr so gut äquilibriert und zeigt auch eine gewisse Insuffizienz.

REISINGER (I, 2, 3, 4) entfernte das Kleinhirn bei Barschen und beobachtete danach Störungen des Gleichgewichtes. Die Fische schwankten bei der Fortbewegung nach beiden Seiten; manchmal traten auch Drehungen um die Längsachse auf. Die Exstirpation des Mittelhirns hatte die schwersten Gleichgewichtsstörungen zur Folge: Die Fische schwammen dauernd auf der Seite oder mit nach aufwärts gekehrtem Bauche. Diese schweren Störungen nach der Exstirpation des Mittelhirns sollen nach REISINGER auf der Verletzung der *Valvula cerebelli*, welche bei den Teleostiern stark entwickelt ist und unter das Tectum opticum hineinwächst, beruhen.

Wie REISINGER selbst angibt, sind Nebenverletzungen bei der Exstirpation der genannten Hirnteile bei den Barschen unvermeidlich. Deshalb kann diesen Versuchen nur ein relativer Wert zuerkannt werden.

Auch TILNEY hat zusammen mit ELSBERG bei einer Anzahl von Haien das Cerebellum mediale (Corpus cerebelli) ganz entfernt. Nach dem Eingriff konnten keine motorischen Störungen beobachtet werden; die operierten Fische konnten gut die optimale physiologische Haltung behaupten. Es konnte aber in einigen Fällen eine eigenartige Veränderung der forttreibenden Kraft beim Schwimmen festgestellt werden. Es schien, als ob die Tiere die Möglichkeit der

Koordination der intersegmentalen Bewegungen ihres Körpers verloren hätten und nur mit Hilfe ihres Schwanzes sich fortbewegten. Die rhythmischen intersegmentalen Bewegungen des Körpers fehlten, die paarigen Flossen wurden nur wenig benutzt. Bei Reizung bewegten sich die Tiere in gerader Linie, aber träge und unsicher. Brachte man den Hai aus seiner normalen Lage, dann wurde dieselbe sofort korrigiert.

Auf Grund dieser Versuche kommt TILNEY zum Schlusse, daß das Corpus cerebelli nichts mit dem Gleichgewicht zu tun hat; es dient vielmehr zur *Synergisierung* der untersegmentalen Bewegungen der Körpermuskulatur mit den paarigen Flossen und dem Schwanze. Das Kleinhirn dient zur Aufrechterhaltung der Haltung der Fische nicht nur im Ruhezustande, sondern auch bei der Ausführung verschiedener Bewegungen. Das Kleinhirn ist ein „*posture-maintaining organ*“.

Schließlich müssen noch die Versuche von RIZZOLLO mit Haien, *Galeus canis*, erwähnt werden. RIZZOLLO (4) hat bei 7 Haien das Kleinhirn, wahrscheinlich das Corpus cerebelli, exstirpiert und danach keinerlei Störungen des Gleichgewichtes feststellen können. Die Haie schwammen nach der Operation in allen Ebenen ganz normal; sie zeigten keine Drehungen um die Körperachse, noch Manegebewegungen. Im Ruhezustande war die Haltung ganz normal; wurden die Fische aus derselben gebracht, dann trat sofort eine Korrektur ein.

Vor einigen Jahren habe ich (3, 4, 5, 6, 7, 8) eine Reihe von Versuchen mit Haien (*Scyllium canicula*, *Scyllium catulus*, *Mustelus vulgaris*) und mit den Rochen (*Torpedo marmorata*, *Raja undulata*, *Trygon pastinaca*, *Myliobates aquila*) angestellt, um weitere Einblicke in die Funktion dieses bei den Plagiostomen gut entwickelten Hirnabschnittes zu bekommen.

Bekanntlich wird das Kleinhirn dieser Fische in das Corpus cerebelli und die zu beiden Seiten von diesem gelegenen Auriculi cerebelli eingeteilt. Die Untersuchungen von ARIENS KAPPERS (1), WALLENBERG, VOORHOEVE u. a. haben gezeigt, daß die Aurikeln in einer engen Beziehung zu dem Vestibulolateralapparat stehen, während das Corpus cerebelli vornehmlich durch die spino-zerebellären und olivo-zerebellären Bahnen mit dem Rückenmark verbunden ist und somit hauptsächlich somatische Erregungen empfängt.

Aus diesem Grunde habe ich beide Abschnitte des Kleinhirns gesondert untersucht. Zunächst exstirpierte ich bei Haien (*Scyllium canicula*) die eine *Aurikel*. Gleich nach der Operation wurde in allen Fällen eine mehr oder weniger deutliche Krümmung des Vorderabschnittes des Körpers nach der operierten Seite festgestellt. Je mehr von der Aurikel exstirpiert war, um so weiter nach hinten erstreckte sich die Krümmung des Körpers. Dieselbe blieb einige Tage sowohl in der Ruhelage wie bei Bewegung unverändert. Infolge dieser Krümmung machten die Fische bei der Lokomotion Kreisbewegungen nach der operierten Seite.

Diese Krümmungen des Vorderkörpers nach Läsionen der einen Aurikel sind vollkommen unabhängig vom Labyrinth; sie treten auch nach einer vorhergehenden Durchschneidung der beiden Nn. octavi auf. Während die Durchschneidung des N. octavus zu Veränderungen in der Stellung der Flossen und Augen führt, hat die Exstirpation einer Aurikel bei den Haien vornehmlich eine Veränderung des Tonus in der gleichseitigen Rumpfmuskulatur zur Folge.

Die Wirkung der Aurikelexstirpation auf die Brustflossen ist bei den Haien nicht deutlich; daher untersuchte ich den *Effekt der Exstirpation einer Aurikel auf die Flossen bei den Rochen: Trygon und Myliobates*. Wie bekannt, werden die lokomotorischen Bewegungen bei den Rochen eben durch die Brustflossen ausgeführt. Nach der Exstirpation einer Aurikel trat bei allen Rochen eine Beugung des äußeren Randes der homolateralen Brustflosse nach oben auf, welche einige Tage dauern konnte. Es trat somit bei den Rochen eine tonische Kontraktion der Flexoren der homolateralen Brustflosse auf.

Die Bewegungen, welche die Rochen nach der Operation ausführten, waren gut koordiniert; die Flossenschläge erfolgten beiderseits vollkommen synchron; doch war die Amplitude des Schlages der operierten Seite kleiner; diese Flosse wurde weniger flektiert und gestreckt als die der normalen Seite. Infolgedessen war die Wirkung des Flossenschlages der operierten Seite kleiner als diejenige der normalen; wodurch in allen diesen Fällen bei der Fortbewegung ein Kreisen nach der operierten Seite auftrat.

Auf Grund dieser Versuche mit Haien und Rochen kann man zu dem Schlusse kommen, daß *die Exstirpation einer Aurikel eine Tonuszunahme in der Muskulatur derselben Seite zur Folge hat*. Dabei werden die Muskeln am meisten betroffen, welche zur Fortbewegung dienen; hierdurch treten bei den Haien, welche sich durch die Schlangelbewegungen des Rumpfes fortbewegen, die Tonusänderungen vornehmlich in der Rumpfmuskulatur auf, während bei den Rochen, welche die Schwimmbewegungen mit den Brustflossen ausführen, die tonischen Veränderungen am meisten in den Flossen in den Vordergrund treten.

Nachdem festgestellt war, daß die Läsionen der Aurikeln ganz bestimmte Veränderungen des Tonus der Muskeln zur Folge haben, ging ich zu den Versuchen über, in welchen ich das *ganze Corpus cerebelli* wie auch bestimmte Abschnitte desselben entfernte und die Wirkung dieser Operationen auf die Fische untersuchte. Diese Versuche wurden einerseits an *Scyllium, Raja, Torpedo*, welche ein einfach gebautes Corpus cerebelli haben, andererseits an *Trygon* und *Myliobates*, deren Corpus cerebelli stark differenziert ist, ange stellt; schließlich wurden noch Versuche mit *Mustelus*, dessen Corpus

cerebelli seiner Entwicklung nach zwischen den oben genannten Gruppen steht, hinzugefügt.

Zunächst habe ich verschieden große Stücke vom vorderen und hinteren Abschnitte wie auch von der Seitenfläche des Corpus cerebelli exstirpiert. Da diese Eingriffe zu keinerlei sichtbaren Veränderungen führten, habe ich bei anderen Tieren die ganze vordere oder hintere Hälfte des Corpus cerebelli entfernt oder auch denselben sagittal gespalten und danach die eine Seitenhälfte exstirpiert; aber auch nach dieser Exstirpation traten keinerlei Störungen in der Lage der Fische im Ruhezustande wie auch bei der Fortbewegung ein. Auch wenn das ganze Corpus cerebelli exstirpiert war, konnten keine sichtbaren Störungen festgestellt werden. Diese Versuche stimmen somit vollkommen mit den Befunden von STEINER, LOEB, BETHE und RIZZOLLO überein.

Nur wenn die Exstirpationen des Corpus cerebelli, wie mikroskopisch festgestellt werden konnte, sich auch auf die *Kleinhirnstiele* (*Pedunculi cerebelli*) erstreckte, konnten Veränderungen in der Muskulatur beobachtet werden, welche sehr viel Ähnlichkeit mit denjenigen nach der Exstirpation der Aurikeln hatten. So konnte nach der Exstirpation des Corpus cerebelli mit den Stielen bei Haien und Rochen eine Art Opisthotonus beobachtet werden, wobei der Kopf tonisch nach oben gedreht wurde. War der Kleinhirnstiel nur von einer Seite exstirpiert, dann traten tonische Veränderungen in der homolateralen Rumpf- und Flossenmuskulatur ein. Dabei waren wiederum bei den Rochen am meisten die Muskeln der Brustflosse, bei den Haien die Rumpfmuskeln des Vorderkörpers getroffen. Neben Krümmungen des Körpers und Beugungen der Flossen traten bei der Fortbewegung Manegebewegungen nach der operierten Seite auf, ganz wie nach Exstirpationen einer Aurikel.

Diese Erscheinungen konnten sowohl bei *Trygon* und *Myliobates* als auch bei *Scyllium* hervorgerufen werden. Sie waren um so deutlicher, je mehr von den Kleinhirnstielen mitentfernt war. Nach oberflächlichen Läsionen des einen Kleinhirnstieles waren oft nur kleine Abweichungen des Fisches beim Schwimmen festzustellen.

In Übereinstimmung mit den eben beschriebenen Exstirpationsbefunden ergab die *faradische Reizung* mit ganz schwachen Strömen der ganzen Oberfläche des Corpus cerebelli bei Rochen keinerlei Effekt. Nur wenn die Elektroden in den Kleinhirnstiel gestochen wurden, ergab die Reizung mit derselben Stromstärke Bewegungen in der homolateralen, zuweilen auch in der heterolateralen Brustflosse; dieselben waren aber meistens kurz; echte tonische Kontraktionen wurden auf diese Weise nicht erzielt.

Zu denselben Resultaten wie die Exstirpationsversuche führten die Versuche mit der *Applikation von Kurare* auf das Kleinhirn von Haien (*Scyllium*). Nach der Applikation des Kurares auf den

Kleinhirnstiel traten tonische Kontraktionen in der homolateralen Rumpfmuskulatur ein, welche zu Krümmungen des Vorderkörpers nach der Operationsseite führten.

Es war interessant, daß *Kokain*, auf den Kleinhirnstiel appliziert, eine entgegengesetzte Wirkung wie das Kurare hatte. Es traten Beugungen des Vorderkörpers nach der normalen Seite auf. Der Tonus der Muskulatur der normalen Seite erwies sich in diesen Fällen als größer als derjenige der operierten Seite, der augenscheinlich durch das Kokain vermindert war. Man kann somit annehmen, daß Kokain die Nerven-elemente, welche Kurare reizt, paralyisiert.

In allen oben erwähnten Versuchen traten nur dann deutliche Erscheinungen einer gestörten tonischen Innervation der Muskulatur auf, wenn der Kleinhirnstiel verletzt oder chemisch oder elektrisch gereizt wurde. Die Nervenapparate, welche auf den Muskeltonus wirken, müssen also im Kleinhirnstiele gesucht werden. Um die Lokalisation dieser Nervenapparate im Kleinhirnstiele noch mehr zu präzisieren, habe ich versucht, die Läsionen desselben noch weiter zu beschränken und die vordere wie auch die hintere Fläche dieses Organs gesondert zu zerstören. Diese Versuche, welche ich mit ausgewachsenen *Scyllium catulus* anstellte, haben gezeigt, daß die Läsionen des hinteren Abschnittes des Kleinhirnstieles ungefähr dieselben Symptome ergeben wie die Verletzungen des ganzen Organs; dagegen waren die Erscheinungen nach den Läsionen der vorderen Fläche des Kleinhirnstieles viel weniger ausgeprägt. Somit müssen die Nervenapparate, welche den Muskeltonus beeinflussen, vornehmlich im hinteren Abschnitte des Kleinhirnstieles lokalisiert sein.

Wenn man zur Anatomie greift, um eine Erklärung dieser Befunde zu finden, so muß man zwei wichtige anatomische Besonderheiten der Kleinhirnstiele berücksichtigen. Wie die mikroskopischen Untersuchungen von ARIENS KAPPERS gezeigt haben, liegt im Bereiche des Kleinhirnstieles der Nucleus lateralis cerebelli. Die Erscheinungen nach den Läsionen sind am stärksten ausgeprägt, wenn sie im mittleren und unteren Abschnitt des Kleinhirnstieles vorgenommen sind, also gerade in dem Abschnitte, wo der *N. lateralis cerebelli* liegt. Somit könnte man annehmen, daß die Läsion dieses Kernes alle die beschriebenen tonischen Veränderungen in der Muskulatur nach sich zieht.

Es ist aber auch eine andere Erklärung der hypertonen Erscheinungen, welche nach den Läsionen des Kleinhirnstieles auftreten, möglich. Wie die mikroskopischen Untersuchungen des Kleinhirns der Elasmobranchier gezeigt haben, verlaufen die meisten Faserzüge, welche das Corpus cerebelli mit der Medulla oblongata und dem Rückenmarke verbinden, im hinteren Teile des Kleinhirnstiels. Bei der Zerstörung gerade des hinteren Kleinhirnstielabschnittes werden also die meisten dieser Faserzüge unterbrochen. Dies weist darauf

hin, daß möglicherweise auch diesen Faserbündeln beim Entstehen der oben beschriebenen Erscheinungen eine bestimmte Rolle zukommt. Die Tatsache, daß nach den Läsionen des Kleinhirnstieles ganz ähnliche Erscheinungen wie nach den Verletzungen einer Aurikel auftreten, könnte vielleicht so gedeutet werden, daß in beiden Fällen Faserzüge getroffen werden, welche von diesen beiden Kleinhirnabschnitten ihren Anfang nehmen; als solche können der *Tractus cerebello-motorius cruciatus* und *rectus*, welche nach ARIENS KAPPERS sowohl in den Aurikeln wie auch im Corpus cerebelli ihren Anfang nehmen, am meisten in Betracht kommen.

Welche von diesen beiden Auffassungen die richtige ist, läßt sich schwer entscheiden. Es ist nicht ausgeschlossen, daß beide Ursachen beim Entstehen der oben beschriebenen Hypertonien eine Rolle spielen.

Fast alle Untersucher, welche sich mit der Frage über die Funktion des Kleinhirns bei den Fischen beschäftigt haben, suchten die spezifische Bedeutung derselben für die Gleichgewichtserhaltung und Regulierung zu beweisen. Meine Versuche mit den Plagiostomen weisen mehr auf eine *tonische Wirkung des Kleinhirns auf die willkürliche Körpermuskulatur im Sinne LUCIANIS*. Das Kleinhirn ist nicht das Organ des Gleichgewichtes; es kann sich aber an der Erhaltung des Gleichgewichtes durch die erwähnte tonische Wirkung auf die Muskulatur beteiligen.

Wie aus allen bis jetzt publizierten Untersuchungen hervorgeht, ist es bis jetzt nicht gelungen, experimentell die Funktion des größten Kleinhirnabschnittes, des Corpus cerebelli, zu ermitteln. Deshalb hat man versucht, seine Funktion auf Grund vergleichend-anatomischer Untersuchungen zu bestimmen. Die Tatsache, daß das Kleinhirn bei den verschiedenen Fischen eine verschiedene Entwicklung zeigt, hat viel dazu beigetragen.

Auf Grund seiner *vergleichend-anatomischen Untersuchungen* der Fischkleinhirne kam EDINGER zu der Auffassung, daß ein deutlicher *Parallelismus zwischen der Ausbildung des Kleinhirns und der starken lokomotorischen Tätigkeit der Fische* besteht. Ein kleines einfaches Kleinhirn bei den Cyclostomen und ein großes und stark gefaltetes bei den Selachiern weist darauf hin. Auch unter den Teleostiern fand EDINGER große Unterschiede: bei Schollen, die wenig schwimmen, ein kleines Cerebellum; beim Thunfisch (*Thunnus*), der ein guter Schwimmer ist, ein großes und massives. EDINGER glaubte daher, daß das Kleinhirn zur Aufrechterhaltung des Gleichgewichtes und des Muskeltonus diene.

FRANZ (1, 2, 3, 4) konnte noch weitere Beweise für eine bestimmte Abhängigkeit der Ausbildung des Kleinhirns von der lokomotorischen Tätigkeit bei den Fischen finden. Er fand bei den nahen Verwandten von *Thunnus*, *Pelamys* und *Scomber* ein großes Kleinhirn, während

bei den trägen *Lophuis*, bei den Seepferdchen und Seenadeln dasselbe sich als sehr klein erwies.

Eine weitere Bestätigung dieser Auffassung findet FRANZ in der Tatsache, daß bei den planktonischen Fischlarven (*Trutta*, *Ammodytis*) ein viel kleineres Kleinhirn angetroffen wird als bei den voll entwickelten Formen. Die Fischlarven führen zwar bestimmte Bewegungen aus, aber gewiß in geringerem Grade als erwachsene Fische, da sie sich vom Dottersack aus ernähren, welcher nach BETHE durch seine Schwere selbst das tote Lärvlein noch in der Gleichgewichtslage erhält.

Nach FRANZ dient das Kleinhirn der präziseren Regulierung der statischen und nichtstatischen Innervation der willkürlichen Muskulatur bei allerlei Bewegungen, die die Fische ausführen.

Zu einer ähnlichen Auffassung kommt auch TILNEY. Bei *Ammocoetes*, den Larven der Petromyzonten, welche im Schlamm eingegraben liegen und von Detritus, der dank der Flimmerhaarbewegungen der Pharynx in den Darm transportiert wird, leben, findet TILNEY das Kleinhirn kleiner und einfacher gebaut als beim erwachsenen Neunauge, das zwar als Parasit lebt, dennoch aber mehr Bewegungen ausführt. Das Kleinhirn dient nach TILNEY für die Aufrechterhaltung der Haltung der Fische, nicht nur in der optimalen Lage, sondern auch während der Ausführung verschiedener Bewegungen. Bei der Lokomotion, die eine fortwährende Modifikation der Haltung des Tieres nötig macht, werden an das Kleinhirn größere Ansprüche gestellt; daher findet man bei den Selachiern ein viel besser entwickeltes Kleinhirn als bei den wenig schwimmenden Cyclostomen.

Bei den Elasmobranchiern: sowohl Haien wie Rochen, ist das Corpus cerebelli bei den einzelnen Arten verschieden stark entwickelt. Bei Haien, welche zu den *Notidanidae* und *Spinatidae* gehören, findet man ein kleines, wenig differenziertes Corpus cerebelli; bei den *Carcharidae* und *Cetorhinidae* ist das Corpus cerebelli im Gegenteil stark differenziert. Ungefähr dieselben Verhältnisse findet man bei den Rochen. Nach VOORHOEVE, der die Kleinhirne der Elasmobranchier vergleichend-anatomisch untersuchte, besteht ein bestimmtes Verhältnis zwischen der Körpergröße und der Entwicklung des Corpus cerebelli. Deshalb ist das Corpus cerebelli bei den *Carcharidae* und *Cetorhinidae* einerseits und den *Trigonidae* und *Myliobatidae* andererseits, die eine beträchtliche Größe erreichen, stärker entwickelt als bei anderen Haien und Rochen. Gleichzeitig nimmt aber auch VOORHOEVE an, daß die Motilität der Tiere ebenfalls von Einfluß auf die Größe des Corpus cerebelli ist. Die schwache Entwicklung dieses Kleinhirnabschnittes bei den *Rhinidae*, deren Körper eine bedeutende Größe erreichen kann, muß auf die träge Lebensweise dieser Tiere zurückgeführt werden.

Für einen bestimmten Parallelismus zwischen der Entwicklung des Corpus cerebelli und der Beweglichkeit der Rochen sprechen auch meine Beobachtungen an diesen Fischen. Bei *Torpedo*, welcher sich nur selten fortbewegt, ist das Corpus cerebelli wenig entwickelt; bei *Trygon* und *Myliobates*, welche gute Schwimmer sind, ist es dagegen stark differenziert. Bei den *Raja*-Arten ist das Corpus cerebelli mehr differenziert als bei *Torpedo*, aber weniger als bei *Trygon*, und auch in ihrer Lebensweise nehmen diese Rochen eine Mittelstellung ein.

Es gibt aber Fische, bei welchen die Größe des Kleinhirns in keinem richtigen Verhältnis zu der geringen Beweglichkeit derselben steht. Man findet z. B. bei den Mormyriden ein sehr stark entwickeltes Kleinhirn, obwohl diese Fische eine geringe Lokomotion zeigen. Die starke Entwicklung des Mormyriden-Kleinhirns beruht vornehmlich auf der Hypertrophie der Valvula cerebelli. In diesem Kleinhirnabschnitt strahlt bei den Mormyriden und anderen Knochenfischen eine Bahn ein, welche nach HERRICK chemorezeptorische Eindrücke eines sensiblen Kopfnerven (N. facialis) ins Kleinhirn führt. Daher glaubt FRANZ (2), daß das Kleinhirn der Mormyriden unter anderen die Aufgabe habe, die Eindrücke des N. facialis mit den Eindrücken anderer Sinnesgebiete zu assoziieren. Noch auf eine starke afferente Bahn, den Tractus mesencephalo-cerebellaris, der sich in der Kuppe des Kleinhirns auffasert und wahrscheinlich mit der Sehfunktion in Zusammenhang steht, wird von FRANZ hingewiesen. Er sieht daher im Kleinhirn der Fische ein Zentrum für viele Sinnesgebiete, dessen Tätigkeit darin besteht, Eindrücke aus den verschiedenen Sinnesgebieten zu assoziieren und die einzelnen oder assoziierten Impulse auf die efferenten Bahnen zu übermitteln. FRANZ ist der Ansicht, „daß zwischen dem Kleinhirn bei den Wassertieren und dem Pallium bei den Landtieren eine weitgehende funktionelle Analogie besteht“.

Diese Hypothese von FRANZ hat NOLTE experimentell nachgeprüft, indem er nach Läsionen des Kleinhirns die optische Assoziationsfähigkeit bei Elritzen untersuchte. Es wurden Läsionen der Molekularschicht des Kleinhirns, in welcher der Tractus mesencephalo-cerebellaris endigt, vorgenommen. Gleich nach der Operation trat ein Zwangskreisen und unsicheres, pendelndes Schwimmen auf, das später verschwand. Diese Fische konnten auf Spektralfarben dressiert werden; die vorher gebildeten Farbenassoziationen werden selbst durch erhebliche Zerstörungen in der Molekularschicht des Kleinhirns nicht beeinträchtigt.

Die Annahme von FRANZ, welche später auch von HEMPELMANN geteilt wurde, daß das stark entwickelte Kleinhirn bei den Fischen als Zentrum der höheren assoziativen Fähigkeiten diene, ist durch diese Versuche NOLTES widerlegt.

Die Frage über die Funktion des Kleinhirns der Fische bleibt somit noch ungelöst. Ihre Lösung würde vielleicht mit kombinierten Operationen im Sinne BETHES herbeizuführen sein.

V. Das Mittelhirn.

Das Mittelhirn der Elasmobranchier wie auch der Teleostier, von welchen hauptsächlich weiterhin die Rede sein wird, unterscheidet sich durch die massive Gestalt seiner Basis und den mehr oder weniger großen Umfang des Tectum opticum. Das letztere ist durch eine Längsfurche in zwei Halbkugeln, die Corpora bigemina oder Lobi optici, geteilt. Dem Tectum kommt eine große Bedeutung zu, da in ihm die Opticusfasern enden, welche die Lichtreize von der Retina an verschiedene Schaltzellen übermitteln, die ihrerseits dieselben mittels der effektorischen Axonen (Tr. tecto-bulbares rectus und cruciatus) den motorischen Zentren des Mittelhirns und der Oblongata übertragen.

Im Mittelhirn der Elasmobranchier enden auch sekundäre sensible Octavus- und Trigemini-fasern, vornehmlich in den Nuclei tegmentalis medialis und lateralis, in angrenzenden Schichten des Tectums und teilweise auch im Ganglion isthmi.

Bei den Teleostiern bleibt die octavo-mesenzephalale Faserung gänzlich beschränkt auf das Tegmentum und die frontal angrenzende Regio praetectalis. Die trigemino-mesenzephalen Fasern enden dagegen teilweise auch im Tectum, so daß das Mittelhirn doch auch bei diesen Fischen ein Korrelationsgebiet von optischen und nichtoptischen vitalen Reizen bleibt (KAPPERS).

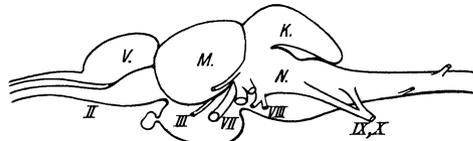


Abb. 8. Gehirn eines Kabeljau (*Gadus morhua*). V. Vorderhirn; M. Mittelhirn; K. Kleinhirn; N. Medulla oblongata; II—X Hirnnerven.

Es muß noch ferner hervorgehoben werden, daß sowohl das Tectum wie auch das Tegmentum mit dem Kleinhirn durch die Tracti tecto-cerebellaris und mesencephalo-cerebellaris posterior verbunden sind.

Auf die Bedeutung des Mittelhirns für die Körperstellung und die Bewegung deutet weiter die besondere Ausbildung der efferenten tecto-bulbären Bahnen hin.

Diese anatomischen Besonderheiten des Mittelhirns, welche ich nach ARIENS KAPPERS ganz kurz angeführt habe, weisen auf die wichtige Rolle dieses Gehirnabschnittes als *Korrelationsapparat zwischen Photostatik und Gravistatik* hin. Dies wird auch durch die experimentellen Untersuchungen, zu deren Beschreibung ich übergehe, vollkommen bestätigt. Bei den Besprechungen der physiologischen Arbeiten über das Mittelhirn werde ich zunächst die Versuche beschreiben, in welchen *die Funktion des Tectums* allein untersucht wurde, um später auch auf die Versuche, welche an der Mittelhirnbasis verrichtet wurden, zurückzukommen.

VULPIAN (I) beobachtete nach der Entfernung des Daches des Mittelhirns keine Störungen im Gleichgewicht bei den Teleostiern. Dies wurde auch von STEINER sowohl an Knochenfischen wie an Haien bestätigt. Auch BETHE sah keine Bewegungsstörungen nach einseitiger und doppelseitiger Abtragung des Daches des Mittelhirns.

Im Gegensatz zu diesen negativen Befunden müssen hier die Versuche FERRIERS erwähnt werden, der nach oberflächlichen Verletzungen der Lobi optici deutliche Unregelmäßigkeiten in der Bewegung der

Fische beobachtete. Die Fische konnten nicht mehr in ihrer normalen Stellung schwimmen. Auch POLIMANTI (1, 2, 3) kam in seinen Versuchen mit Knochenfischen und Selachiern zu ähnlichen Resultaten. Nach einseitigen Läsionen des Tectum traten Manegebewegungen nach der normalen Seite zugleich mit einer ausgesprochenen Verminderung des Pupillenreflexes auf.

BAUDELLOT hat zuerst nach der Abtragung des Mittelhirndaches bei Knochenfischen (Stichlingen) *Blindheit*, aber keine Störungen der Motilität festgestellt. Dies wurde von VULPIAN bei Knochenfischen, von STEINER bei Haien bestätigt. STEINER verlegt in diesen Hirnabschnitt das Sehzentrum. Auch POLIMANTI findet nach beiderseitiger Abtragung des Tectum opticum eine starke Beeinträchtigung des Sehvermögens der Haie.

In der neueren Zeit hat sich das Ehepaar CHAUCHARD (1, 2) mit der Frage über die *Bedeutung des Tectum opticum für die Innervation der Muskulatur* und somit für die Bewegung beschäftigt. Sie haben dabei die unipolare elektrische Reizung angewandt mit der unpolarisierbaren Elektrode D'ARSONVAL-LAPIQUES. Bei Knochenfischen (*Mugil auratus*) ergab die Reizung des vorderen Abschnittes der medianen Fläche des einen Lobus Bewegungen des Schwanzes nach der entgegengesetzten Seite und Spreizung der kaudalen Flosse. Die Reizung der medianen Fläche an der Grenze des vorderen und mittleren Drittels des Lobus hatte eine Spreizung der hinteren Rückenflosse, eine Reizung an der Grenze des mittleren und hinteren Drittels dagegen eine Spreizung der vorderen Rückenflosse zur Folge. Etwas nach hinten und lateralwärts befand sich eine Stelle, deren Reizung eine Spreizung der gekreuzten Brustflosse verursachte.

Auf der Außenseite des Lobus verursachte die Reizung des Vorderabschnittes eine Rotation der gleichseitigen Brustflosse, vom mittleren Abschnitt wurden dagegen Bewegungen der Augen hervorgerufen.

Bei *Trigla gurnardus* ergab die Reizung homologer Stellen der Lobi optici die gleichen Resultate. Bei diesem Fische findet man einen besonderen Lokomotionsapparat — eine Art Füße, mit denen er sich auf dem Boden fortbewegt. Die Bewegungen dieser Füße werden hervorgerufen, wenn man einen Punkt an der Außenfläche des Lobus reizt, welcher etwas mehr nach vorn demjenigen Punkte, dessen Reizung Bewegungen der Brustflosse hervorbringt, liegt.

Bei den Rochen *Trygon* und *Myliobates* ergab die Reizung der Lobi optici etwas andere Resultate. Die elektrische Reizung von vorn nach hinten längs der Mittellinie eines Lobus hatte Bewegung der Schwanzsegmente, und zwar von der gekreuzten Seite in der entgegengesetzten Richtung, also vom freien Schwanzende nach der Basis desselben, zur Folge. Die Reizung des Vorderendes zu beiden Seiten dieser Mittellinie verursachte Bewegungen des Vorderabschnittes der Brustflosse. Bei der Reizung nach innen von der

Mittellinie wurde die Brustflosse gehoben, bei der Reizung nach außen von dieser Linie gesenkt. Die elektrische Reizung des mittleren Abschnittes der medialen Fläche hatte Wellenbewegungen im mittleren Teil der gekreuzten Flosse zur Folge, während die Reizung des Hinterabschnittes der medialen Fläche Bewegungen im hinteren Teile der Flosse auslöste. Die Reizung derselben Abschnitte der lateralen Fläche erzeugte Bewegungen in denselben Teilen der Flosse, aber von derselben Seite.

CHAUCHARDs glauben, daß diese Befunde für die von einigen vergleichenden Anatomen geäußerte Meinung sprechen, daß nämlich das Tectum der Lobi optici bei den Fischen der Rinde des Telencephalons der höheren Wirbeltiere entspricht.

CHAUCHARDs haben auch die *Erregbarkeit der verschiedenen Zonen der Lobi optici* bei Knochenfischen und Rochen zu bestimmen versucht, indem sie die Chronaxie derselben feststellten. Die Werte der Chronaxie schwankten um 0,0002 Sekunden und zeigten kleine Unterschiede in den verschiedenen Zonen. So betrug z. B. die Chronaxie bei *Labrus berggylta* für die Brustflosse 0,00022 und für den Schwanz 0,00025 Sekunden.

Im Anschluß an die Versuche von A. und B. CHAUCHARD habe ich mit B. TEN CATE (9, 10) Versuche mit Haien und Rochen angestellt, in welchen wir die Corpora bigemina erst ganz oberflächlich beschädigten und danach auf diese Stellen Kurare applizierten. Bei den Rochen konnten nach der Applikation des Kurare tonische Bewegungen der Brustflossen beobachtet werden. Die Brustflosse der gereizten Seite nahm eine kuppelförmige Haltung an, wobei sie nur mit ihren Rändern den Boden berührte. Erreichte diese Wölbung der Flosse einen bestimmten Grad, dann erfolgte ein Schlag, dem ein solcher der anderen Flosse folgte, wonach beide Brustflossen wieder flach dem Boden anlagen. Nach einer bestimmten Zeit trat wiederum eine Wölbung der einen Flosse auf, der wieder ein Schlag folgte. Ein solches Spiel konnte längere Zeit dauern.

War die Reizung im lateralen Abschnitte des einen Lobus lokalisiert, dann blieben diese tonischen Bewegungen auf die gleichseitige Brustflosse beschränkt; wenn sich dagegen die Reizung auf die mediale Fläche des Lobus erstreckte, so wurde dieselbe Erscheinung in der entgegengesetzten Flosse beobachtet. Diese Versuche stimmen in vieler Hinsicht mit den Ergebnissen der Versuche CHAUCHARDs überein.

Auch die ganz oberflächliche Läsion der verschiedenen Abschnitte der Corpora bigemina bei den Haien mit der darauffolgenden Applikation des Kurare ergaben ebenfalls das Vorhandensein einer bestimmten *funktionellen Korrelation zwischen der Oberfläche des Tectum opticum und bestimmten Abschnitten des Körpers*. Nach Läsionen des lateralen Abschnittes eines der Lobi tritt eine kleine Abweichung der

homolateralen Brustflosse nach oben, der kontralateralen nach unten. Dadurch wurde eine mehr oder weniger deutliche Neigung des Fisches nach der operierten Seite verursacht. War dagegen eine Läsion im medialen Abschnitte angebracht, dann wurde die homolaterale Brustflosse etwas nach unten, die kontralaterale etwas nach oben gehalten; was ein Neigen des Fisches nach der normalen Seite zur Folge hatte. Diese anomale Haltung der Brustflossen blieb bei der Fortbewegung unverändert; dies konnte öfters zu Drehungen um die Körperachse führen.

Nach Läsionen eines Lobus der Corpora bigemina treten bei Rochen und Haien Veränderungen in der Haltung der Brustflossen ein, welche bei den Haien zu einem Neigen des Körpers zur Seite, also zu Störungen des Gleichgewichtes, führen. Diese Störungen des Gleichgewichtes haben, obwohl sie viel schwächer sind, eine gewisse Ähnlichkeit mit den Störungen des Gleichgewichtes nach Reizungen des *N. octavus*. Wahrscheinlich hat man es in diesen Fällen mit einer Reizung der nervösen Elemente, welche die Corpora bigemina mit der Medulla oblongata verbinden, zu tun. Somit scheinen die Corpora bigemina der Elasmobranchier eine bestimmte Rolle in der Erhaltung des Gleichgewichtes dieser Tiere zu spielen.

An dieser Stelle müssen auch die Versuche RIZZOLLOS (4) erwähnt werden. Derselbe hat bei 8 Haien (*Galeus canis*) beide Lobi optici mit Vermeidung von Beschädigung des Bodens des Mittelhirns extirpiert. In drei Fällen schwammen die Tiere normal in allen Ebenen, in fünf Fällen schwammen sie nach rechts oder links um die dorsoventrale Achse. RIZZOLLO glaubt nicht, daß diese Störungen einer partiellen Aufhebung des Gleichgewichtes zugeschrieben werden können; eine andere Erklärung dieser Erscheinung gibt er aber nicht.

Einen Übergang zu den Versuchen, in welchen auch die tiefer gelegenen Abschnitte des Mittelhirns, nämlich die *Basis*, mitverletzt wurde, bilden die Versuche POLIMANTIS (1, 3, 4). POLIMANTI konnte nach einseitigen und beiderseitigen Läsionen sowohl des Daches als auch der Basis des Mittelhirns bestimmte Veränderungen in den Bewegungen bei Selachiern und Teleostiern feststellen. Bei den Selachiern treten nach einseitiger Läsion des Tectum opticum Störungen des Pupillenreflexes derselben Seite und Manegebewegungen nach der normalen Seite auf. Nach beiderseitigen Läsionen des Tectum opticum treten Störungen des Pupillenreflexes beiderseits auf; die Augenbewegungen sind nicht mehr normal, das Sehvermögen ist stark beeinträchtigt; das Tier steht stets unbeweglich.

Viel schwerer sind die Erscheinungen, wenn die Basis des Mittelhirns beschädigt ist. Nach einseitigen Läsionen der Mittelhirnbasis treten schwere Manegebewegungen und Drehungen um die Achse, alles der normalen Seite zu, auf. Nach vollständiger Abtragung des Mittelhirns sind die Störungen der Bewegung und des Gleichgewichtes

sehr schwer, die allgemeine Sensibilität ist gewöhnlich vermindert und die Blindheit ist vollkommen. Die Fische sind nur selten imstande, einige spontane Bewegungen auszuführen. Diese Region des Hirns ist nach POLIMANTI das Hauptzentrum der Bewegung.

Läsionen der Mittelhirnbasis bei Fischen hat ebenfalls BAUDELLOT zuerst untersucht. Er erhielt nach einseitigen Zerstörungen dieses Hirnteiles Rollbewegungen nach der unversehrten Seite. Er konnte weiter feststellen, daß diese Erscheinungen am deutlichsten sind, wenn der mittlere Abschnitt des Mittelhirns getroffen ist. Diese Rollungen können nach BAUDELLOT nicht durch die Blindheit der Tiere auf einem Auge, noch durch die anormale Haltung der Brustflossen oder eine kleine Krümmung des Körpers nach der normalen Seite verursacht werden. Vielmehr soll das Schmerzgefühl, das infolge der Kontraktur in den Muskeln des vorderen Rumpfabschnittes an der unversehrten Seite entsteht, den Fisch veranlassen, nach dieser Seite zu drehen.

VULPIAN (I) beobachtete bei Karpfen außer den Rollbewegungen noch Manegebewegungen, ebenfalls nach der normalen Seite, nach der Abtragung des einen Lobus opticus. Nach FERRIER sollen nach der vollständigen Entfernung der Lobi optici die Erhaltung des Gleichgewichtes wie auch die Lokomotion nicht mehr möglich sein.

MARGARETHE TRAUBE-MENGARINI, welche unter Leitung CHRISTIANIS arbeitete, versuchte eine bestimmte Lokalisation der Funktionen im Mittelhirn durchzuführen. In Versuchen mit Läsionen bestimmter Abschnitte des Mittelhirns bei verschiedenen Knochenfischen, wie auch nach der elektrischen Reizung derselben fand TRAUBE-MENGARINI, daß nicht das gesamte Mittelhirn zur Lokomotion und Erhaltung des Gleichgewichtes in Beziehung steht, sondern im vorderen mittleren Abschnitt desselben ein Koordinationszentrum festgestellt werden kann, dessen Verletzung Aufhebung des Gleichgewichtes, der koordinierten Bewegungen und Atmungsstillstand verursacht. Die elektrische Reizung dieser Stelle ruft tetanische Krämpfe hervor. Vor diesem Zentrum findet sich eine Stelle, deren Reizung eine Beschleunigung der Atmung verursacht; hinter demselben wieder eine andere Stelle, deren Reizung eine Hemmung der Atmung zur Folge hat.

Gegen die Lehre CHRISTIANIS vom Koordinationszentrum im Mittelhirn trat STEINER auf, welcher nach einer symmetrischen Abtragung des vorderen Abschnittes des Mittelhirns keine Störungen, wie TRAUBE-MENGARINI sie beschrieb, erhalten konnte. Die Zwangsbewegungen, welche BAUDELLOT und VULPIAN beschrieben haben, sind nach STEINER als eine Folge der asymmetrischen Verletzungen anzusehen. Ist der Schnitt zwischen dem Mittelhirn und der Oblongata symmetrisch geführt und sind die Nn. IX und X nicht beschädigt, dann bleibt die Atmung regelmäßig; das Gleichgewicht ist dagegen

gestört, und zwar bei *Squalius cephalus* mehr als beim Aale. Die Fische bewegen sich nur auf Reize; die Bewegungen sind aber gut koordiniert.

Auf Grund dieser Befunde glaubt STEINER, daß sich im Mittelhirn kein besonderes Koordinations- oder Lokomotionszentrum befindet: es müssen aber hier Zentren lokalisiert werden, welche die Sinnesempfindungen der Haut sowie die Muskel- und Gelenkempfindungen aufnehmen und nach der Medulla oblongata, wohin STEINER ein allgemeines Bewegungszentrum verlegt, leiten.

LOEB (1) hat bei *Scyllium canicula* die eine Hälfte des Mittelhirns extirpiert und danach Kreis- und Rollbewegungen nach der entgegengesetzten, also normalen Seite beobachtet. Lebten die Tiere eine längere Zeit, dann trat allmählich eine Krümmung des Körpers, ebenfalls nach der normalen Seite, auf, welche stets zunahm, so daß schließlich der Kopf den Schwanz berührte.

LOEB konnte ferner feststellen, daß die nach Durchschneidung der einen Hälfte des Mittelhirns auftretenden Kreisbewegungen völlig gehemmt werden können, wenn man den N. octavus von derselben Seite durchschneidet. Da diese Störungen solche Bewegungen betreffen, welche auch normalerweise durch Reizung des Labyrinths ausgelöst werden, so glaubt LOEB, daß das Gleichgewichtszentrum im Mittelhirn in enger Verbindung mit den Nn. octavi steht.

Auch BETHE erhielt ähnliche Resultate wie LOEB bei Haien, wenn er den Schnitt am hinteren Rande des Mittelhirns bis auf die Schädelbasis führte. Es traten Kreis- und Rollbewegungen und Krümmungen nach der normalen Seite auf. War der Schnitt weiter nach vorn geführt, dann waren alle Erscheinungen schwächer.

Die beschriebenen Erscheinungen, welche nach einseitigen Verletzungen des Mittelhirns entstehen, beruhen nach LOEB und BETHE auf *Schädigung der zentralen Octavuselemente*. Während aber LOEB glaubt, daß die zentralen Octavuselemente des Mittelhirns sich im vorderen Abschnitt des verlängerten Marks kreuzen, gelangt BETHE auf Grund seiner Versuche zu der Auffassung, daß neben den gekreuzten noch ungekreuzte Octavuselemente in der Mittelhirnbasis vorhanden sind. BETHE führte eine Längsspaltung des Hirnstammes von der Gegend des Octavuseintrittes bis zur Mitte des Mittelhirns aus. Durch einen solchen Schnitt müssen die gekreuzten Bahnen des Octavussystems durchtrennt sein; wird noch ein einseitiger Schnitt durch das Mittelhirn geführt, dann treten dennoch Kreisbewegungen nach der normalen Seite auf.

Nach *totaler Abtrennung des Mittelhirns* von der Medulla oblongata schwimmen die Haie dagegen auffallend gerade und biegen nur dann um, wenn sie auf eine Wand stoßen. Die Schwimmbewegungen sind vollkommen koordiniert; die Erhaltung des Gleichgewichtes ist beeinträchtigt, aber nicht erloschen. Die Behauptung STEINERS, daß

die Fische keine spontanen Bewegungen mehr ausführen, ist nach den Erfahrungen BETHES falsch.

Dieselben Erscheinungen nach einseitigen Läsionen des Mittelhirns hat auch POLIMANTI (1, 2, 3, 4) beschrieben. Nach vollständiger Abtragung des Mittelhirns waren dagegen in seinen Fällen die Störungen der Bewegung und des Gleichgewichtes sehr schwer; die allgemeine Sensibilität war vermindert und die Blindheit war vollkommen. Aus diesen Gründen ist das Mittelhirn bei den Fischen nach der Meinung POLIMANTIS der wichtigste Abschnitt des Zentralnervensystems.

An dieser Stelle müssen die Versuche MUSKENS' erwähnt werden, der bei Goldfischen mit einer Nadel Läsionen im Bereiche des Mittelhirns ausführte und danach die eingetretenen Degenerationen mikroskopisch untersuchte. Neben der Beschreibung der anatomischen Veränderungen bespricht MUSKENS in dieser Arbeit auch das Verhalten der Fische nach den Eingriffen.

Die nach den Operationen aufgetretenen Zwangsbewegungen werden von MUSKENS in zwei Gruppen eingeteilt. Zu der ersten Gruppe gehören die Fälle, in welchen die *Zwangsbewegungen* vornehmlich in *horizontaler und frontaler Fläche* stattfinden; zu der zweiten diejenigen Fische, bei welchen die Zwangsbewegungen in der *vertikalen Fläche* überwiegen.

Wie die mikroskopischen Untersuchungen der Gehirne gezeigt haben, war in den Fällen, welche zu der ersten Gruppe gehörten, stets eine einseitige Durchtrennung des hinteren Längsbündels vorhanden. Die Manegebewegungen traten bei diesen Tieren nach der gesunden Seite, die Rollbewegungen nach der operierten Seite auf.

Dagegen beobachtete MUSKENS Zwangsbewegungen in der vertikalen Fläche, namentlich nach hinten, wenn eine Läsion des Tractus cerebello-diencephalicus, den er auch beim Goldfisch gefunden hat, vorlag. Dieselben Zwangsbewegungen nach hinten wurden auch nach Läsionen des Nucleus anterior, welche von absteigenden Degenerationen des Tractus thalamo-mamillaris begleitet waren, wahrgenommen. Läsionen des Tractus bulbo-thalamicus oder des Bündels von MEYNERT führten bei den Goldfischen zu Zwangsbewegungen nach unten.

Die Bedeutung des Mittelhirns wie auch der darunterliegenden Valvula cerebelli für das Entstehen von Zwangsbewegungen und Zwangsstellungen bei den Fischen hat RIZZO (1, 2) vor einigen Jahren untersucht. Er wandte in diesen Versuchen die Acupunktur an, mit der es ihm gelang, begrenzte Läsionen der genannten Hirnabschnitte auszuführen. Die Gehirne der meisten Fische wurden nach der Sektion in Serienschnitte zerlegt und einer genauen mikroskopischen Untersuchung unterworfen.

Auf Grund seiner Versuche mit 15 Teleostiern: *Fulis vulgaris* und *Cyprinus carpio*, deren Gehirne mikroskopisch untersucht wurden,

kommt Rizzo zu dem Schlusse, daß bei den Fischen *der Muskeltonus, die Lokomotion und das Gleichgewicht* nicht nur vom *Mittelhirn*, sondern auch vom *Kleinhirn*, namentlich von der *Valvula cerebelli*, reguliert werden. Bei einer Anzahl Fische war, wie die mikroskopische Untersuchung zeigte, nur die *Valvula cerebelli*, wieder bei anderen nur die *Basis des Mittelhirns* beschädigt; in beiden Fällen wurden genau dieselben *Beugungen und Neigungen des Körpers* wie auch *Kreisbewegungen* beobachtet.

Die *Zwangsbewegungen*, welche nach *Läsionen des Mittelhirns* wie auch des *Kleinhirns* auftreten, müssen nach Rizzo nicht als *Reizerscheinungen*, sondern als *Ausfallserscheinungen* aufgefaßt werden, welche nicht so sehr auf den *Läsionen bestimmter Lobi* beruhen, sondern vielmehr auf *Verletzungen der nervösen Bahnen* zurückgeführt werden müssen.

Rizzo bespricht in seiner Arbeit die *Versuche*, welche vor ihm ausgeführt waren. Die *abweichenden Resultate*, zu welchen die verschiedenen Forscher kamen, glaubt Rizzo dadurch erklären zu können, daß die *angewandten Methoden* zu grob, die *gemachten Schlüsse* zu *simplizistisch* waren und die *mikroskopische Kontrolle* unterlassen wurde. Der letzteren *Behauptung* kann man selbstverständlich nur zustimmen; dagegen scheint mir die von Rizzo benutzte *Acupunktur* vielleicht eine bessere, aber lange nicht ideale Methode zu sein, da man bei der *Anwendung derselben* die *Läsionen* nur schwer *lokalisieren* kann und *Nebenverletzungen* ebenfalls unvermeidlich sind.

VI. Das Zwischenhirn.

Das *Zwischenhirn* ist bei den meisten Fischen, von oben gesehen, klein und wird vom stark entwickelten *Mittelhirn* von hinten her überdeckt. Am dünnwandigen *Dach* befinden sich einige *Ausstülpungen*, von welchen das *Pinealorgan* oder die *Epiphyse* und das *Parapinealorgan* drüsenartig umgebildet sind. Zu beiden Seiten der *Epiphyse* liegen zwei durch eine *Kommissur* verbundene *Verdickungen*, die sog. *Ganglia habenulae*, welche bei vielen Fischen eine bestimmte *Asymmetrie* zeigen.

Die *Seitenwände* des *Zwischenhirns* sind in der *Mitte* verdickt; hier findet man die sog. *Thalami*, in deren *dorsalem Abschnitt* das *Corpus geniculatum laterale* unterschieden werden kann. Der *untere Abschnitt* des *Thalamus* und der *Hypothalamus* zeigen auch *aufsteigende Verbindungen* (*Tr. strio-thalamicus* und *strio-hypothalamicus*) mit dem *Vorderhirn*.

Der große *Umfang* des *ventralen Abschnittes* des *Thalamus* und des *Hypothalamus* bei den Fischen wird von KAPPERS auf die große *Bedeutung* dieses *Hirnabschnittes* als *Koordinationsgebiet* zwischen *absteigenden Riechbahnen* und *aufsteigenden bulbären Systemen*, darunter auch solchen des *Geschmacks*, zurückgeführt. Außerdem enden hier *Axonon* der *Sinneszellen* des *Saccus vasculosus*, welcher wahrscheinlicher für die *Perzeption* und *Regulierung* des *Liquordruckes* dient.

Am *Boden* des *Zwischenhirns* findet man eine *Einsenkung* — das *Infundibulum*, gleich hinter dem *Chiasma*, dessen *Anhang* die *Hypophyse* bildet.

Hinter dem Infundibulum befindet sich der Saccus vasculosus, auf dessen wahrscheinliche Funktion schon oben hingewiesen ist.

Das Zwischenhirn der Fische ist physiologisch noch wenig untersucht. Nur eine Funktion dieses Abschnittes des Zentralnervensystems, nämlich seine Wirkung auf die *Chromatophoren*, welche zuerst v. FRISCH (1) festgestellt hat, ist gerade in der neueren Zeit von einigen Untersuchern näher untersucht worden.

Abtragungen des ganzen Zwischenhirns hat nur STEINER bei Hai-fischen ausgeführt. Da bei diesem Eingriff die Zerstörung der Nn. optici unvermeidlich ist, sind diese Fische blind. Sie schwimmen aber vollkommen normal und STEINER konnte keinerlei Störungen in der Fortbewegung dieser Tiere feststellen. Doch werden diese Bewegungen nur auf Reizungen ausgeführt; sonst verharren die Fische an einem Orte.

Die Störungen, welche nach Abtragungen des Zwischenhirns auftreten, bestehen nach STEINER in einem *Mangel an Antrieb zur Bewegung*. Da STEINER glaubt, daß die periphere Erregungsquelle bei den Fischen die Berührung mit dem bewegten Wasser ist, so folgert er daraus, daß im Zwischenhirn ein Teil der zentripetalen Erregungen landet, welche durch die Berührung mit dem Wasser erzeugt werden.

Wie v. FRISCH (1, 2) zeigen konnte, kommt dem Zwischenhirn bei den Fischen eine ausgesprochene Wirkung auf die Chromatophoren zu. Bei der unipolären elektrischen Reizung des Vorderhirns bei Elritzen trat konstant eine Verdunklung des Körpers ein, während die Reizung des Mittelhirns ohne Wirkung blieb. Da aber das Vorderhirn selbst, wie Exstirpationen desselben gezeigt haben, auf die Farbe und den Farbenwechsel bei der Elritze keinen Einfluß hat, so mußten die erhaltenen Verdunklungen auf eine Reizung des Zwischenhirns zurückgeführt werden. Dies wurde durch die weiteren Versuche vollkommen bestätigt. Neben dem Aufhellungszentrum im verlängerten Mark findet man bei den Fischen noch ein *antagonistisches Zentrum im Zwischenhirn, welches das erste Zentrum hemmt und so eine Verdunklung der Haut verursacht*.

v. FRISCH machte noch die merkwürdige Entdeckung, daß blinde Elritzen, Karauschen und Flußbarsche auf Erhöhungen der Lichtintensität durch Verdunklung, auf Herabsetzungen derselben durch Aufhellung des ganzen Körpers reagieren. In weiteren Versuchen konnte v. FRISCH ermitteln, daß diese Veränderungen des Kontraktionszustandes der Chromatophoren nicht durch direkte Wirkung des Lichtes auf die Pigmentzellen verursacht werden, sondern von einer umgrenzten Stelle des Körpers, deren Lage bei der Elritze genau der Lage der Epiphyse entspricht. Bei genauer Betrachtung kann man bei den Elritzen an dieser Stelle einen richtigen Scheitelfleck erkennen. Die lokale Belichtung dieses Scheitelfleckes hatte

eine Expansion der Chromatophoren des ganzen Körpers zur Folge; die Beschattung verursachte dagegen eine Pigmentballung, die sich ebenfalls auf den ganzen Körper erstreckte.

Auf Grund dieser Beobachtung war die Annahme berechtigt, daß *die Epiphyse* bei den Elritzen *zur Lichtperzeption* dient und die erwähnten Reaktionen vermittelt. Aber die weiteren Versuche v. FRISCHs haben gezeigt, daß nach der vollständigen Entfernung der Epiphyse, was bei zwei Elritzen mikroskopisch bestätigt werden konnte, die Belichtung der Stelle, wo sie gesessen hat, noch stets eine Verdunklung der Fische verursacht.

Im Bereich der durch den Scheitelfleck eindringenden Lichtstrahlen liegt nach der Entfernung der Epiphyse die Hypophyse. Auch diese konnte völlig zerstört werden, ohne daß dadurch die Fähigkeit der blinden Elritze, auf Licht zu reagieren, beeinträchtigt wurde. Auch die Entfernung einer verdickten Partie des Ependyms, das v. STUDNIČKA als „Schaltstück“ bezeichnet wird, welche an der Einmündungsstelle der Epiphyse in den Zwischenhirnventrikel beginnt und sich bis zur Commissura posterior erstreckt, hatte keinen Einfluß auf die erwähnten Reaktionen. Daher vermutete v. FRISCH, daß *die Sinneszellen, welche durch das Licht erregt werden, in der epithelialen Auskleidung des Zwischenhirnventrikels zu suchen sind*. Diese Zellen sind in der Epiphyse wahrscheinlich besonders dicht zusammengedrängt; daher sind die Reaktionen bei der Intaktheit dieses Organs ausgesprochener. Diese Sinneszellen sind mit den pigmentomotorischen Nerven zu dem oben beschriebenen Reflex verbunden.

SCHARRER (1, 2, 3), der die Versuche v. FRISCHs weiterführte, suchte durch *Zerstörung einzelner Teile des Zwischenhirns* das lichtempfindliche Organ näher zu lokalisieren. Er exstirpierte zu diesem Zweck 1. die Epiphyse allein, 2. die Epiphyse mit Teilen des Vorderhirns und 3. die Epiphyse mit Teilen des Zwischenhirns. Die Dressurreaktionen auf Lichtreize blieben in allen diesen Versuchen erhalten. SCHARRER konnte ferner bei einer Elritze die Vorderwand des Infundibulums unter Schonung der Epiphyse exstirpieren; die Reaktionen auf Licht wurden stark beeinträchtigt, aber nicht ganz aufgehoben. Leider gelang es nicht, nach Hypothalamusexstirpationen die Tiere am Leben zu halten, so daß die Frage, ob dann die Lichtempfindlichkeit dauernd verschwindet, noch offen bleibt.

SCHARRER stellt die Hypothese auf, daß *das Zwischenhirn* möglicherweise auf *inkretorischem Wege die Pigmentzellen beeinflusst*. Dafür sprechen die Versuche ABOLINS, der durch Injektion von Infundin und Adrenalin bei Elritzen Farbenwechsel auslösen konnte, ferner die von HOGBEN, McCORD und ALLEN und BLACHER (1, 2, 3) an Amphibien und Fischen gemachten Befunde. Zwischen den Zellen des Nucleus magnocellularis praeopticus, eines sympathischen Kernes,

findet SCHARRER (2, 3) *Vakuolen*, welche gleichfalls auf eine *innere Sekretion weisen*. Solche Vakuolen hat SCHARRER auch bei *Fundulus heteroclitus* und *Perca fluviatilis* gefunden; wieder bei anderen Fischen ließ sich keine Sekretion feststellen. Bei der Annahme einer inneren Sekretion lassen sich die von v. FRISCH beschriebenen Aufhellungen paralysierter Hautpartien bei den Elritzen auf verschiedene Erregungen leicht erklären.

Während die Funktion des Aufhellungszentrums, das v. FRISCH in der Medulla oblongata gefunden hat, vollkommen klar ist, ist die Tätigkeit des Hemmungszentrums im Zwischenhirn noch lange nicht deutlich. Die Wirkung desselben auf die Chromatophoren kann man sich einerseits so denken, daß durch seine Tätigkeit die tonische Beeinflussung der Farbzellen durch das Aufhellungszentrum in der Medulla oblongata herabgesetzt wird, was natürlich zu einer Verdunklung der Haut führen muß. Andererseits ist eine Annahme berechtigt, daß nämlich von diesen zwei antagonistischen Zentren verschiedene Nervenfasern verlaufen und daß die Chromatophoren wahrscheinlich durch sympathische und parasympathische Fasern doppelt innerviert werden. An eine doppelte Innervation der Chromatophoren bei den Chamaelionen hat schon PAUL BERT gedacht; später gelangten SPAETH und BARBOUR zu einer ähnlichen Auffassung auf Grund ihrer Versuche über die Wirkung verschiedener Gifte auf die Chromatophoren der isolierten Haut von *Fundulus*. GIERSBERG hat in seinen Versuchen mit Elritzen versucht, dieser Frage näherzukommen.

Er schaltete die Wirkung der sympathischen Fasern auf die Chromatophoren mit Ergotamin aus und erhöhte zugleich die Erregbarkeit des parasympathischen Systems mit Cholin. Bei der Reizung der Medulla oblongata wie auch der sympathischen Nerven erhielt GIERSBERG eine Expansion der schwarzen Pigmentzellen. Durch diese Versuche glaubt GIERSBERG den Nachweis *dilatatorischer Nervenfasern*, welche ebenfalls wie die kontrahierenden im Sympathicus verlaufen, erbracht zu haben. Er hält es für wahrscheinlich, daß diese Fasern vom Hemmungszentrum im Zwischenhirn durch die Medulla oblongata und das Rückenmark nach den schwarzen Pigmentzellen ziehen. Dies gilt nach GIERSBERG nur für die schwarzen Pigmentzellen; *die gelben und roten Pigmentzellen* werden dagegen bei der Elritze *hormonal* innerviert.

SMITH (2), der in seinen ersten Versuchen mit *Fundulus* zu einer mit GIERSBERG übereinstimmenden Auffassung kam, erhielt wieder andere Resultate, als er seine Versuche mit Ellritzen im Münchener Institute anstellte. SMITH (1) denervierte die Melanophoren an verschiedenen Stellen des Körpers, indem er die Spinalnerven durchschnitt. Bei der elektrischen Reizung der Medulla oblongata konnte er eine Kontraktion aller denervierten Melanophoren erzielen, solange

die Blutzirkulation intakt blieb; war diese aufgehoben, dann blieben die denervierten Pigmentzellen unverändert, während die normal innervierten sich prompt kontrahierten.

Auf Grund dieser Versuche kommt SMITH zu dem Schlusse, daß bei *Phoxinus* ein *Hormon* sezerniert wird, dessen Natur noch unbekannt, aber vielleicht mit dem Adrenalin identisch ist. Ein Hormon für die Expansion der Melanophoren konnte bei der Elritze nicht festgestellt werden.

Auch GILSON, der die Wirkung verschiedener Pharmaka auf die Chromatophoren des *Fundulus* untersuchte, konnte keinen Beweis für die parasymphatische Innervation der Chromatophoren bei den Fischen erbringen und neigt mehr zu der Auffassung, daß die Expansion durch Hemmung des Aufhellungsreflexes hervorgerufen wird.

Dagegen sprechen die Untersuchungen von SYLVIA MILS (1), welche vor kurzem veröffentlicht sind, mehr für eine *parasymphatische Innervation der Melanophoren* beim *Fundulus*. MILS konnte einen gesonderten Verlauf der sympathischen und parasymphatischen Nervenfasern zu den Chromatophoren des Schwanzes experimentell feststellen.

Schließlich muß hier noch erwähnt werden, daß PARKER (3, 4), von den bekannten Versuchen LOEVIS ausgehend, eine *neurohumorale Regulierung der Chromatophoren* bei den Fischen annimmt. Nach PARKER soll sowohl die Kontraktion wie auch die Expansion der Melanophoren durch humorale Stoffe bewirkt werden, welche an den Nervenendigungen der zugehörigen sympathischen und parasymphatischen Nerven ausgeschieden werden.

SYLVIA MILS (2), die unter Leitung PARKERS arbeitete, versuchte dieser Theorie eine experimentelle Basis zu geben in ihren Versuchen mit *Fundulus*. Nach der Durchtrennung der Nerven, welche die Melanophoren bestimmter Schwanzteile innervieren, findet sie, daß die Pigmentzellen des betreffenden Areals nicht plötzlich auf Untergrundwechsel oder elektrische Reizung des Nervensystems reagieren, sondern zunächst tritt die Veränderung in den Zellen, welche den normal innervierten angrenzen, und erst später in den weiter entfernten auf. Dieselbe Erscheinung konnte MILS auch am isolierten Schwanz erhalten. Diese Versuche sprechen gegen die Sekretion der wirksamen Hormone in den Drüsen und ihren nachfolgenden Transport mit dem Blut.

Wie aus den angeführten Arbeiten zu sehen ist, werden allem Anschein nach die Expansion und die Ballung der Chromatophoren bei den Fischen nicht nur auf nervösem Wege, sondern auch durch verschiedene Hormone reguliert. Nach den neuesten Untersuchungen von MILS scheinen wenigstens die *schwarzen Pigmentzellen* sowohl *sympathisch* als auch *parasymphatisch* innerviert zu werden. Das von v. FRISCH gefundene Aufhellungszentrum beherrscht die sympathische

Innervation der Chromatophoren; dem Zentrum im Zwischenhirn, dessen Reizung eine Verdunklung des Fisches hervorruft, kann möglicherweise die parasymphatische Wirkung zugeschrieben werden. Diese Wirkung sowohl der sympathischen wie auch der parasymphatischen Chromatophorennerven beruht nach PARKER auf der Ausscheidung von Neurohormonen, ähnlich wie es LOEVI für das Herz beschrieben hat.

Neben dieser antagonistischen Innervation wird das Spiel der Chromatophoren durch die Sekrete verschiedener endokriner Drüsen beeinflußt, dafür sprechen die Versuche von ABOLIN, WIJMAN, GILSON, SCHARRER (3), SMITH (2), LUNDSTRÖM und BARD, ODIORNE und ganz besonders von MEYER. EVA MEYER konnte bei Pleuronectiden durch Injektion von Serum verschieden angepaßter Tiere eine hormonale Regulierung der Melanophoren neben der nervösen beweisen.

Die hormonale Regulation des Chromatophorenspiels scheint bei den einen Fischen mehr, bei anderen minder in den Vordergrund zu treten. Schließlich kann die eine Phase hormonal, die andere Phase auf nervösem Wege bedingt werden. So haben neuerdings PARKER und PORTER in guter Übereinstimmung mit den Befunden LUNDSTRÖMS und BARDS gefunden, daß bei den Selachiern (*Mustelus canis*) die Dunkelfärbung der Haut durch das Sekret der Hypophyse verursacht wird, während die Aufhellung auf nervösem Wege zustande kommt.

VII. Das Vorderhirn.

Wie die anatomischen Untersuchungen gezeigt haben, steht das Vorderhirn (das Telencephalon) bei den Fischen in nächster Beziehung zu den Riechorganen. Doch hat man sowohl bei den Elasmobranchiern wie auch bei den Teleostiern und den Ganoïden im Vorderhirn aufsteigende Fasern, welche aus den kaudaler gelegenen Abschnitten des Zentralnervensystems kommen, gefunden (*Tractus pallidi der Elasmobranchier*). Daher kann das Vorderhirn der Fische nach ARIENS KAPPERS nicht ausschließlich als ein Riechhirn aufgefaßt werden. Welcher Art die Reize, welche längs den aufsteigenden Fasern in das Vorderhirn gelangen, sind, ist noch nicht bekannt. Es wird von einigen vermutet, daß es bei den Teleostiern Geschmacksempfindungen sind, die längs diesen Bahnen nach dem Vorderhirn geleitet werden, weil HERRICK nachweisen konnte, daß in den Lobi inferiores tertiäre Geschmacksfasern enden. Soweit die anatomischen Befunde.

Experimentell ist von vielen Forschern versucht worden, die Funktion des Vorderhirns bei den Fischen näher zu erforschen; dabei wurde vornehmlich die Exstirpationsmethode angewandt. Seltener wurde die elektrische und chemische Reizung des Gehirns unternommen.

DESMOULINS scheint der erste gewesen zu sein, der bei verschiedenen Teleostiern das Vorderhirn exstirpierte. Danach haben MAGENDIE, FLOURENS, BAUDELLOT und RENZI diese Versuche nochmals

gemacht. Alle diese Forscher konnten nach der Exstirpation dieses Hirnabschnittes keinerlei Störungen der Motilität noch des Gleichgewichts bei den Knochenfischen feststellen.

VULPIAN (1) konnte ebenfalls keine besonderen Störungen in der Fortbewegung seiner Karpfen nach der Abtragung des Vorderhirns beobachten; er glaubt aber, daß die Fische die Fähigkeit, willkürliche Bewegungen auszuführen, verlieren und sich nur noch auf äußere Reize fortbewegen.

Auch FERRIER sah nach der Exstirpation des Vorderhirns bei seinen Fischen keinerlei Veränderungen weder im Gleichgewicht noch in der Lokomotion. Das Sehvermögen war erhalten geblieben; alle Hindernisse wurden gut vermieden. Die Fische bewegten sich aber fortwährend nach der Operation und hielten erst dann auf; wenn sie die Wand des Gefäßes erreicht hatten oder erschöpft waren. STEINER entfernte bei *Squalius cephalus* das Vorderhirn und hielt die Fische danach eine längere Zeit am Leben. Die Fische zeigten keine Abweichungen und verhielten sich wie vollkommen normale Tiere. Das Sehvermögen war normal; auch Farben wurden gut unterschieden.

VULPIAN (2) wiederholte seine Versuche mit den Karpfen, wobei er die Tiere diesmal einige Monate nach der Operation am Leben hielt. Er kam in diesen Versuchen zu dem Schlusse, daß das Vorderhirn auf das Verhalten der Fische keinen Einfluß hat.

Dergleichen Versuche hat auch POLIMANTI (3) mit Knochenfischen angestellt. Nach der Entfernung des Vorderhirns bei *Crenilabrus pavo* beobachtete POLIMANTI Störungen des Gleichgewichtes und eine hochgradige Störung des Sehvermögens.

Exstirpationen des Vorderhirns bei Elasmobranchiern, bei Haien, hat zuerst STEINER, danach LOEB (1) und BETHE angestellt. Nach den Erfahrungen dieser Forscher treten auch bei diesen Fischen nach der Abtragung des Vorderhirns keinerlei Störungen, weder der Motilität noch des Gleichgewichtes auf. Auch das Sehvermögen bleibt bei den Haien, wie STEINER hervorhebt, normal. Auch POLIMANTI konnte bei *Scyllium canicula* und *Mustelus laevis* keinerlei Abweichungen in der Fortbewegung nach Exstirpation des Vorderhirns feststellen, im Gegensatz zu den Versuchen mit *Crenilabrus pavo*.

In neuerer Zeit hat RIZZOLLO (4) diese Versuche an Haien (*Geleus canis*) wiederholt und ist dabei zu ganz übereinstimmenden Resultaten mit den vorigen Untersuchern gekommen. RIZZOLLO hat die Lobi olfactorii und die beiden Hemisphären durch einen Querschnitt vom Zwischenhirn getrennt, wobei eine Beschädigung der Nn. optici und des Chiasmas sorgfältig vermieden wurde. Nach der Operation schwammen die Haie vollkommen normal; in der Ruhe behielten sie ebenfalls ihre normale Haltung.

Die Versuche mit der Exstirpation des Vorderhirns bei Teleostiern und Elasmobranchiern haben somit zu ganz übereinstimmenden Resultaten geführt. Die Lokomotion, das Gleichgewicht und der Gesichtssinn, wie auch das allgemeine Verhalten blieben nach dem Eingriff normal. Eine Ausnahme bilden nur die Versuche POLIMANTIS an *Crenilabrus*. Doch beruhen diese abweichenden Resultate wahrscheinlich auf zufälligen Beschädigungen der anderen Abschnitte des Gehirns, was bei der verhältnismäßigen Kleinheit des Gehirns bei diesen Fischen sehr leicht möglich ist.

Wie schon oben erwähnt, haben einige Forscher versucht, durch elektrische oder chemische Reizung des Vorderhirns nähere Auskünfte über die Funktion desselben zu erhalten.

FERRIER hat das Vorderhirn der Fische faradisch gereizt und dabei komplizierte Bewegungen des Schwanzes, der Brust- und Dorsalflossen erhalten. Gleichzeitig trat in der Regel eine Bewegung der Augen nach vorn und innen auf. Lokalisation dieser Bewegungen an der Oberfläche des Vorderhirns konnte FERRIER nicht durchführen. Wie CHAUCHARDS (1) mit Recht behaupten, beruhen die eben erwähnten Erscheinungen in den Versuchen FERRIERs auf Stromschleifen, wodurch auch andere Teile des Zentralnervensystems mitgereizt wurden.

Dasselbe ist auch von den Versuchen POLIMANTIS (3) zu sagen, der ebenfalls das Vorderhirn faradisch gereizt hat. Er erhielt dabei bei *Crenilabrus pavo* starke Bewegungen der Kiemendeckel, der gleichseitigen Brustflosse und eine Dunkelfärbung. Ähnliches erhielt er auch bei *Scorpaena porcus* bei diesem Fische trat bei der Reizung der einen Hälfte des Vorderhirns außerdem noch ein Beugen des Rumpfes nach derselben Seite ein. In allen diesen Versuchen erhielt POLIMANTI Drehungen der Augen unabhängig davon, ob er das Vorder-, Mittel- oder das Hinterhirn reizte. Diese Tatsache scheint mir auch für die Schleifenbildung oder für die Unmöglichkeit einer strengen Lokalisation der Stromwirkung zu sprechen.

CHAUCHARDS, welche zur Reizung des Vorderhirns Kondensatorenentladungen anwandten, erhielten bei *Mugil auratus* und *Trigla gurnardus* nur ungeordnete Bewegungen in den verschiedenen Teilen des Körpers, welche sie auf eine Mitreizung der benachbarten Hirnteile zurückführten. Bei den Rochen *Trygon vulgaris* und *Myliobates aquila*, bei welchen die Reizung des Vorderhirns dank der Breite des Schädels viel leichter ausführbar ist, hatte die elektrische Reizung dieses Hirnabschnittes keinen Effekt. Daher kommen CHAUCHARDS auch zu dem Schlusse, daß die elektrische Reizung des Vorderhirns keine Wirkung auf die Körpermuskulatur ausübt.

Mit diesen Ergebnissen der Versuche CHAUCHARDS stimmen gut die Ergebnisse der Versuche POLIMANTIS überein, in welchen er bei *Torpedo ocellata* und *Scyllium canicula* das Vorderhirn mit *Kurare* und *Kokainlösungen* reizte. Nach Injektionen dieser Gifte in das Vorderhirn traten keine Reiz- noch Ausfallerscheinungen auf; die

Motilität blieb normal. Deshalb kommt auch POLIMANTI zu dem Schlusse, daß das Vorderhirn bei den Fischen keine Wirkung auf die Bewegungen ausübt.

Wie schon oben erwähnt, steht das Vorderhirn der Fische anatomisch in nächster Beziehung zu den Riechorganen. Experimentell ist die Bedeutung des Vorderhirns als Riechorgan bei Fischen von STEINER, PARKER (2) und in der letzten Zeit von STRIECK untersucht. STEINER durchschnitt bei *Scyllium* die Tracti olfactorii oder exstirpierte das ganze Vorderhirn und konnte nach diesen Eingriffen eine Aufhebung des spontanen Aufsuchens von Futter feststellen. Er schließt daraus, daß durch diese Eingriffe das Riechvermögen der Fische aufgehoben wird.

Bei den Fischen ist eine Abgrenzung der Funktionen des Geruchs- und Geschmackssinnes nicht leicht durchführbar. Hinzu kommt noch, daß, wie NAGEL und SHELDON gezeigt haben, die Hautoberfläche des Kopfes ebenfalls durch chemische Stoffe gereizt werden kann. SHELDON konnte zeigen, daß stark verdünnte Lösungen von ätherischen Ölen (z. B. Nelkenöl) auch nach der Durchtrennung der Tracti olfactorii eine Wirkung haben; nach der Durchtrennung der Maxillar- und Mandibularäste des Trigemini wird aber diese Wirkung aufgehoben. Bei der Beurteilung des Riechvermögens der Fische muß man natürlich diesen Faktoren Rechnung tragen.

PARKER (1) hat deshalb in seinen Versuchen mit *Amiurus nebulosus* und *Fundulus heteroclitus* bei einer Anzahl der Fische die Nasenlöcher dicht genäht und somit ein Eindringen der Riechstoffe in die Nasenhöhle aufgehoben. Danach brachte er in ein großes Aquarium worin sich normale Fische, wie auch solche mit durchtrennten Tracti olfactorii oder dicht genähten Nasenöffnungen befanden, zwei Päckchen, von denen das eine zerriebene Würmer enthielt. Normale Fische wurden durch das Päckchen mit Würmern sofort angezogen, während die operierten Tiere dieses vom leeren Päckchen nicht unterscheiden konnten. Wurden die beiden Nasenöffnungen wieder geöffnet, dann verhielten sich diese Fische wie normale.

Viel beweisender sind die Versuche STRIECKs. Durch Dressurversuche auf chemisch wirksame Stoffe an geblendeten Elritzen konnte STRIECK feststellen, daß nach der Exstirpation des gesamten Vorderhirns diese Fische auf Schmackstoffe, wie Traubenzucker, Essigsäure, Chinin, Kochsalz dressiert werden können. Dagegen gelang die Dressur auf Riechstoffe: Cumarin, Moschus und Skatol nach der Exstirpation des Vorderhirns nicht mehr. Durch diese Versuche ist bewiesen, daß *der Geruchsinn und der Geschmackssinn bei den Fischen sich trennen lassen*, was früher allgemein bestritten wurde.

Wie die Versuche FROLOFFs (1, 2), welche von BULL bestätigt wurden, gezeigt haben, können bei den Knochenfischen *bedingte Reflexe auf optische und akustische Reize* gebildet werden. FROLOFF konnte auch eine Differenzierung der verschiedenen Reize, wie auch

eine Hemmung der gebildeten bedingten Reflexe bei seinen Fischen feststellen. Da das Vorderhirn der Fische auf Grund seines anatomischen Baues wohl kaum bei der Licht- und Schallperzeption eine Rolle spielt, kommt FROLOFF auf Grund seiner Versuche zu dem Schlusse, daß bei den Fischen die Bildung der bedingten Reflexe nicht im Vorderhirn, sondern in den hinter demselben gelegenen Abschnitten des Zentralnervensystems zu lokalisieren ist.

Daß für das Zustandekommen der *bedingten Reaktionen (Assoziationen)* auf optische Reize das Vorderhirn der Fische *keine Bedeutung* hat, lehren uns die Versuche NOLTES. Dieser Forscher hat bei Stichlingen und Elritzen das ganze Vorderhirn oder Teile desselben extirpiert und die Wirkung dieser Operationen auf die Farben- und Formdressur untersucht.

Nach der Exstirpation des für eine Zentralfunktion im Vorderhirn in erster Linie in Betracht kommenden Primordium pallii wie auch des ganzen Vorderhirns konnte NOLTE Stichlinge sowohl auf gefärbtes Papier als auch Spektrallicht von verschiedener Wellenlänge dressieren. Bei Elritzen verschwanden nach solchen Operationen am Vorderhirn die zuvor gebildeten Assoziationen auf Farben- und Formreize nicht. Diese Versuche NOLTES sind von großer Bedeutung; denn sie zeigen, daß bei den Knochenfischen die Bildung von Assoziationen auch außerhalb des Vorderhirns zustande kommen kann.

Zu ähnlicher Auffassung kommt auch SCHARRER, welcher nach Exstirpationen des Vorderhirns, die mikroskopisch kontrolliert wurden, Elritzen auf Lichtreize dressieren konnte.

Alle bis jetzt genannten Forscher kamen in ihren Versuchen zu der Auffassung, daß das Vorderhirn der Fische nur für die Riechfunktion von Bedeutung ist. In der neueren Zeit sind aber einige Versuche veröffentlicht, welche darauf hindeuten, daß dem *Vorderhirn der Fische*, ähnlich wie bei den höheren Wirbeltieren, *die Rolle eines übergeordneten Zentrums zukommt*. So konnte schon KUMAKURA bei 30 Goldfischen, bei welchen er das Vorderhirn entfernt hatte, zwar keine Störungen in den Schwimmbewegungen feststellen, und auch das Aufsuchen des Futters geschah aktiv, aber die operierten Fische verloren die Fähigkeit, in Scharen zu schwimmen, wie es normale Tiere tun. Diese Fähigkeit ist nach KUMAKURA an das Vorderhirn gebunden.

Kurz nach den eben zitierten Untersuchungen NOLTES ist eine sehr interessante Arbeit von JANZEN erschienen, welche dem Vorderhirn der Fische im Gegensatz zu allen bis jetzt besprochenen Untersuchungen einen übergeordneten regulierenden Einfluß zuerkennt.

JANZEN findet in guter Übereinstimmung mit allen früheren Untersuchern, daß nach einseitiger oder totaler Vorderhirnexstirpation bei den Fischen keine Störungen in der Körperhaltung und den Fortbewegungen auftreten. Auch nach der Amputation einer

oder beider Brust- und Bauchflossen, wie auch in den Fällen, wo alle Flossen amputiert sind, bleibt beim vorderhirnlosen Goldfisch, wie beim normalen Fische, die Körperhaltung in der Ruhestellung vollkommen normal, nur bei der Fortbewegung tritt eine schlängelnde Bewegung ein. Die aktive Nahrungsaufnahme bleibt ungestört. Die vorderhirnlosen Fische können auch auf Farben dressiert werden, wie dies schon NOLTE gezeigt hat.

Die vorderhirnlosen Goldfische JANZENs führten auch spontane Bewegungen aus, aber bei näherer Prüfung konnten gewisse Abweichungen von normalen Fischen festgestellt werden. JANZEN unterscheidet im Verhalten der Tiere *die Initiative* und *die Spontaneität im engeren Sinne*. Unter Initiative versteht JANZEN die Fähigkeit des Tieres, auf einen bestimmten, von außen kommenden Einfluß durch aktive Körperbewegungen auf besondere und nicht vorwiegend reflektorische Weise zu reagieren. Die Spontaneität im engeren Sinne ist dagegen nach JANZEN die Fähigkeit, ohne Beziehung zu einem bestimmten Außenfaktor und ohne Auslösung von außen her eine aktive Körperbewegung auszuführen, zu verändern und zu sistieren.

Die Spontaneität in dem eben erwähnten Sinne bleibt nach der *Exstirpation des Vorderhirns* erhalten oder wird nur wenig beeinträchtigt; *die Initiative* geht dagegen fast völlig verloren.

An den spontanen Bewegungen der Kiemendeckel und den spontanen Horizontal- und Vertikalbewegungen der Augen läßt sich ein bestimmter Einfluß des Vorderhirns erkennen; nach der Exstirpation dieses Abschnittes ist die Variabilität dieser Bewegungen, welche beim intakten Tiere ins Auge fällt, viel geringer.

Bei der Versuchsanordnung mit einem schwarz-weiß gestreiften Pappzylinder, welcher um das ruhende Glas mit den Fischen rotiert wurde, reagieren die vorderhirnlosen ebenso wie normale Fische mit Drehnystagmus. Intakte Fische zeigen die Fähigkeit, den Nystagmusreiz durch Fluchtbewegung zu unterbrechen, was von JANZEN auf ihre Initiative zurückgeführt wird. Nach der Exstirpation des Vorderhirns geht diese Initiative verloren und die Fische zeigen eine stärkere Gebundenheit an den nystagmischen Reiz. Einen weiteren Beweis für den Verlust der Initiative nach der Abtragung des Vorderhirns liefern die Versuche mit dem Gitter. Ein enges Gitter regt einen normalen Fisch an, immer von neuem durch dasselbe hindurchzuschwimmen. Diese Form der Initiative geht nach Vorderhirnexstirpationen verloren, und durch ein enges Gitter schwimmt ein vorderhirnloser Fisch überhaupt nicht mehr.

Interessant sind weiter die Versuche JANZENs mit einem Dreikammeraquarium, wobei der Fisch von einer Startkammer in eine hellere oder dunklere Kammer schwimmen konnte. Bei diesen Versuchen lassen sich bei normalen Fischen drei verschiedene Fälle

unterscheiden. Die Fische können fast ohne Ausnahme in die hellere Seitenkammer schwimmen: Helltiere, oder sie schwimmen vornehmlich in die dunklere Kammer: Dunkeltiere. Es gibt aber auch solche, welche keine Bevorzugung der helleren oder dunkleren zeigten: indifferente Tiere. JANZEN nimmt an, daß an dem Zustandekommen dieser verschiedenen Reaktionsformen hauptsächlich zwei intrazentrale Komponenten beteiligt sind: 1. die *intrazentrale Disponiertheit*, d. h. das Eingestelltsein auf einen bestimmten Helligkeitsgrad, und 2. *eine Beharrungstendenz*. Nach der Vorderhirnexstirpation verlieren die Hell- und Dunkeltiere ihre Zugehörigkeit zu den entsprechenden Typen. Bei ihnen, sowie bei den zuvor indifferenten Fischen bleibt nur Beharrungstendenz übrig.

Von noch größerer Bedeutung ist die von JANZEN gemachte Beobachtung, daß bei intakten Fischen durch alles Ungewohnte oder Neuartige anfänglich gewisse Hemmungen verursacht werden, welche bei den vorderhirnlosen fehlen. Überhaupt soll sich der vorderhirnlose Fisch gegenüber den Reizen gleichförmiger verhalten als der intakte. Diese beiden Beobachtungen deuten auf eine übergeordnete Rolle des Vorderhirns gegenüber den anderen Teilen des Fischgehirns hin.

VIII. Schlußbetrachtungen.

Zum Schlusse möchte ich hier noch einige sehr allgemein gehaltene Bemerkungen über die Resultate der experimentellen Erforschung des Zentralnervensystems der Fische machen. Wie aus dem Vorstehenden zu ersehen ist, beziehen sich die meisten Untersuchungen, welche am Zentralnervensystem der Fische ausgeführt sind, auf das Rückenmark. Ziemlich genau sind wir gegenwärtig über die *segmentelle Innervation der Haut* bei den Elasmobranchiern und den Plattfischen unterrichtet. Auch über die *segmentelle Innervation der Chromatophoren* liegen einige ausgezeichnete Arbeiten vor. Weniger ist die *segmentelle Innervation der Muskeln* bei den Fischen untersucht; dabei ist aber die Frage, ob die Körpermyomere der Fische von einer oder mehreren ventralen Wurzeln innerviert werden, auf Grund der experimentellen Untersuchungen zugunsten der letzteren Auffassung gelöst.

Durch Isolierung eines Rückenmarksabschnittes mit einem dorsalen und ventralen Wurzelpaare konnten bei Haien *monosegmentelle Reflexe* erhalten werden. Wie meine Versuche zeigten, kann *eine strenge Abgrenzung des Rückenmarks in Segmente* selbst bei den Haien, welche zu den niederen Wirbeltieren gerechnet werden, *nicht durchgeführt werden*. Von monosegmentären Vorgängen kann man bei diesen Tieren nur insofern sprechen, als sie durch ein ventrales und ein dorsales Wurzelpaar vermittelt werden.

Plurisegmentelle Reflexe sind ebenfalls an Fischen untersucht, meistens aber gelegentlich anderer Untersuchungen. Eine systematische Untersuchung derselben fehlt noch bis jetzt; auch von Gesetzen, nach denen die Reflexvorgänge bei den Fischen verlaufen, ist wenig bekannt. Es kann nur als festgestellt gelten, daß bei den Fischen, wie bei allen anderen untersuchten Tieren die Erregung dem v. UEXKÜLLSchen Gesetze folgend, nach den gedehnten Muskeln geleitet wird. Verhältnismäßig besser ist das Rückenmark der Fische als *Fortbewegungsorgan* untersucht. Dabei konnte nicht nur eine *große Selbständigkeit* dieses Organs festgestellt werden, sondern es konnten auch die *feineren Mechanismen der Fortleitung der Erregung* von Segment zu Segment ermittelt werden.

Es sind auch einige *besondere Formen von Erregung und Hemmung* im Rückenmark einiger Fischarten beschrieben, welche auf das Vorhandensein bestimmter Anpassungsmechanismen im Fischrückenmark hinweisen. Über dieselben wird aber mehr als über eine besondere Eigentümlichkeit des Zentralnervensystems der Fische berichtet; irgendwelche Anweisungen über ihr Zustandekommen fehlt aber bis jetzt gänzlich.

Die wichtigen Funktionen des Rückenmarks als *Leitungsorgan* sind physiologisch bei den Fischen noch fast gar nicht untersucht. Die schönen Untersuchungen v. FRISCHs über den Verlauf der *pigmento-motorischen Fasern* im Rückenmark der Elritzen stehen isoliert da.

Das *verlängerte Mark der Fische* ist verhältnismäßig viel von Physiologen untersucht worden. Dabei wurde ganz besonders das im verlängerten Mark gelegene *Atmungszentrum*, wie auch die Bedeutung dieses Hirnabschnittes für die *Erhaltung des Gleichgewichtes* untersucht.

Nach einseitigen Verletzungen der Medulla oblongata wurden eigentümliche Veränderungen in der Haltung und der Fortbewegung beobachtet, welche von den verschiedenen Forschern *auf Störungen der Zentralapparate des N. octavus* zurückgeführt wurde. Das von STEINER vermeintlich aufgefundene Bewegungszentrum in der Medulla oblongata konnte von den anderen Untersuchern nicht bestätigt werden. BETHE konnte dagegen im verlängerten Mark einen *eigenartigen Hemmungsmechanismus* bei Haien feststellen.

Das in der Medulla oblongata gelegene Atmungszentrum konnte von HYDE bei Rochen in Unterabschnitte zerlegt werden, welche eine große Selbständigkeit zeigten. Auch die *Bedingungen, unter welchen das medulläre Atmungszentrum tätig ist*, konnten bei den Fischen näher bestimmt werden. Schließlich wurden auch ganz unzweideutige Beweise für die *Automatie des Atmungszentrums* bei den Fischen von ADRIAN und BUYTENDIJK erbracht.

Ferner konnte im verlängerten Mark ein *Aufhellungszentrum* von v. FRISCH festgestellt werden, welches eine Ballung der Chromatophoren verursacht.

Die Frage über die *Funktion des Kleinhirns* bei den Fischen wurde von vielen Forschern behandelt, ohne jedoch zu endgültigen Resultaten zu führen. Gegenwärtig kann man nur für bewiesen halten, daß *Läsionen der Kleinhirnstiele und der Aurikeln* bei den Elasmobranchiern zu deutlichen Veränderungen des Tonus in ganz bestimmten Muskelgebieten führen. Diese Abweichungen, die meistens in *Hypertonien* bestehen, weisen darauf hin, daß diesen Kleinhirnabschnitten eine tonische Wirkung im Sinne LUCIANIS zukommt.

Nach *Exstirpationen des Corpus cerebelli*, das bei den Elasmobranchiern und einigen Teleostiern eine bedeutende Größe erreichen kann, konnten von den meisten Untersuchern keinerlei Abweichungen weder in der Haltung, noch Bewegung festgestellt werden. Nur einige Untersucher konnten kleine, wenig charakteristische Veränderungen in der Fortbewegung der operierten Fische feststellen.

Man hat aus diesen Gründen versucht, eine Antwort über die Funktion des Kleinhirns bei den Fischen auf vergleichend-anatomischem Wege zu finden. Es konnte nämlich in vielen Fällen ein mehr oder weniger deutlicher *Parallelismus* zwischen der *Ausbildung des Kleinhirns* und der *lokomotorischen Tätigkeit* der Fische konstatiert werden.

Es scheint somit, daß dem weit größeren Teil des Kleinhirns der Fische keine eigene selbständige Funktion zukommt; das *Kleinhirn beteiligt* sich wahrscheinlich an den *Verrichtungen der niederen motorischen Mechanismen*, indem es für das genaue optimale Tonusverhältnis aller Muskeln sowohl in Ruhe als in Bewegung Sorge trägt (VAN RIJNBERK).

Im Gegensatz zum Kleinhirn ist die Funktion *des Mittelhirns* bei den Fischen noch wenig untersucht. In allen Versuchen am Mittelhirn kann man einen deutlichen Unterschied in den Resultaten feststellen in einer direkten Abhängigkeit davon, ob die Exstirpationen oder Reizungen am Tectum opticum oder an der Basis des Mittelhirns ausgeführt wurden.

Exstirpationen des *Tectum opticum* oder von dessen Teilen haben, wie aus den älteren Untersuchungen zu ersehen ist, nur *Störungen des Gesichtssinnes* zur Folge. In der neueren Zeit konnte durch Reizungen der einzelnen Abschnitte des Tectums eine *funktionelle Korrelation* zwischen den verschiedenen Teilen der Oberfläche des Tectums und den verschiedenen Muskelgruppen des Körpers festgestellt werden. Im Tectum findet somit eine Übermittlung der optischen Reize auf motorische Mechanismen statt.

Nach Verletzungen der *Basis des Mittelhirns* wurden von den verschiedenen Forschern *Zwangsstellungen und Zwangsbewegungen* beobachtet. Die Basis des Mittelhirns steht in enger Beziehung zu dem *Muskeltonus*; bei ihrer Verletzung werden die Funktionen der *zentralen*

Mechanismen des Octavussystems geschädigt; dadurch sind auch die Zwangserrscheinungen zu erklären.

Die Funktionen des *Zwischenhirns* sind bei den Fischen noch sehr wenig untersucht. Nur in bezug auf die Wirkung dieses Hirnabschnittes auf die *Chromatophoren* sind einige interessante Untersuchungen erschienen. Unter diesen sind diejenigen von v. FRISCH und SCHARRER zu nennen, welche in diesem Hirnteil eine *direkte Empfindlichkeit für das Licht* feststellen konnten. Die Funktion dieses äußerst wichtigen Hirnabschnittes ist aber auch in bezug auf die Chromatophoreninnervation zur Zeit noch lange nicht aufgeklärt.

Was das *Vorderhirn* anbetrifft, so wurde dasselbe bei den Fischen bis vor kurzem als ein in nächster Beziehung zum *Riechorgan* stehender Hirnabschnitt angesehen, dessen Entfernung nur Störungen des Riechvermögens verursachte. Nach der Exstirpation dieses Hirnabschnittes wurden auch gewöhnlich keinerlei Abweichungen im Verhalten der Fische beobachtet. Erst in der jüngsten Zeit haben die Versuche JANZENS bestimmte Anweisungen geliefert, daß bei den Fischen, ähnlich wie bei den höheren Wirbeltieren, *dem Vorderhirn gegenüber den anderen Hirnabschnitten eine übergeordnete Rolle* zukommt.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung der wichtigsten Ergebnisse der Versuche über die Funktionen des Zentralnervensystems der Fische geht ganz unzweideutig hervor, wie wenig dieses Gebiet der vergleichenden Physiologie noch untersucht ist. Zahlreiche Probleme, die bis jetzt nur noch gestreift wurden, harren noch weiterer Untersuchungen.

Dabei kann aber nicht genug darauf hingewiesen werden, wie wichtig es ist, bei allen Untersuchungen am Zentralnervensystem stets eine genaue anatomische Kontrolle der Läsionen vorzunehmen. Nur auf diese Weise wird es möglich sein, eine genaue Lokalisation bestimmter Funktionen in den einzelnen Abschnitten des Zentralnervensystems durchzuführen, was doch das Endziel jeder physiologischen Forschung sein muß.

Literatur.

- ABOLIN, L.: Beeinflussung des Farbenwechsels der Fische durch Chemikalien. I. Infundin- und Adrenalinwirkung auf die Melano- und Xanthophoren der Elritze. Arch. mikrosk. Anat. u. Entw.mech. **104**, 667—698 (1925).
- ADRIAN, E. D. and F. J. J. BUYTENDIJK: Potential changes in the isolated brainstem of the goldfish. J. of Physiol. **71**, 121—135 (1931).
- ARIENS KAPPERS, C. U.: (1) The structure of the teleostean and selachian Brain. J. comp. Neur. **16**, 1—112 (1906).
- (2) Vergleichende Anatomie des Nervensystems. Haarlem: Bohn 1921.
- ARNAUDET, A., BINET, L. et H. CARDOT: Influence de la concentration des ions H sur le fonctionnement d'un centre nerveux, d'après les expériences de perfusion de la tête isolée des Poissons. C. r. Soc. Biol. Paris **102**, 773—775 (1929).

- BACHRACH, E. et L. BINET: Contribution a l'étude physiol. du système nerv. des Poissons. J. Physiol. et Path. gén. **26**, 624—628 (1928).
- BAUDELLOT, M. E.: Recherches expér. sur les Fonctions de l'encéphale des Poissons. Ann. des Sci. natur., V. s. Zool. **1**, 105—112 (1864).
- BAUER, V.: Über Rückenmarksreflexe bei Haifischen und die angebliche Schwerkräftorgane im Haifischschwanz. Pflügers Arch. **211**, 565—776 (1926).
- BERT, PAUL: Sur le mécanisme et les causes des changements de couleur chez le caméléon. C. r. Acad. Sci. Paris **81**, 938—991 (1875).
- BETHE, A.: Die Lokomotion des Haifisches (*Scyllium*) und ihre Beziehung zu den einzelnen Gehirnteilen und zum Labyrinth. Pflügers Arch. **76**, 470—493 (1899).
- BICKEL, A.: (1) Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales. Pflügers Arch. **68**, 110—119 (1897).
- (2) Beiträge zu der Lehre von den Bewegungen der Wirbeltiere. Pflügers Arch. **65**, 231—248 (1897).
- (3) Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische. Arch. f. Physiol. **1900**, 481—493.
- BINET, L. et CARDOT, H.: Sur la survie de la tête isolée des poissons avec ou sans perfusion. J. Physiol. et Path. gén. **27**, 250—256 (1929).
- — ARNAUDET, A. et Mlle. V. BONNET: Réanimation par la coféine du centre respiratoire inhibé par le chloroforme. Etude sur le Poisson. C. r. Soc. Biol. Paris **107**, 470, 471 (1931).
- BLACHER, L.: (1) The dependence of secondary sex-characters upon testicular hormones in *Lebistes reticulatus*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **50**, 374—381 (1926).
- (2) Die Abhängigkeit der männlichen Merkmale von der Keimdrüse bei *Lebistes reticulatus*. 1. Mitt. Schwund der Färbung bei Männchen im Zusammenhang mit der Atrophie der Gonaden. Trudy Labor. ékspér. Biol. moskov. Zooparka. **1**, 81, 82 (1926).
- (3) Die Rolle der Hypophysis und der Schilddrüse bei der Hautpigmentierung der Amphibien und Fische. Trudy Labor. ékspér. Biol. moskov. Zooparka **3**, 37—78 (1927).
- BLUME, W.: Studien zur vergleichenden Pharmakologie des Zentralnervensystems. Arch. f. exper. Path. **149**, 187—210 (1930).
- BONNET, V. et R. ABEL: Le réflexe de GOLTZ chez le poisson. C. r. Soc. Biol. Paris **108**, 1238—1240 (1931).
- BOER, S. DE: (1) Über die Form und den Bau der Dermatome und ihre Verbreitung über den tierischen Körper. Psychiatr. Bl. (holl.) **22**, 94—117 (1918).
- (2) Neuere Untersuchungen über die segmentelle Innervation. Erg. Physiol. **29**, 392—484 (1929).
- BORELLI, J. A.: De motu animalium. Lugduni Batavorum 1665. Ed. nova Hagae Comitum 1743. 214.
- BRAUS, H.: (1) Experimentelle Untersuchungen über die Segmentalstruktur der motorischen Nervenplexus. Anat. Anz. **34**, 529—551 (1909).
- (2) Über Nervengeflechte. Verh. anat. Ges. Anat. Anz. **37**, Erg.-H., 14—30 (1910).
- (3) Untersuchungen über die motorischen Nerven der Selachierflossen. Anat. H. **40**, 426—488 (1910).
- (4) Die Nervengeflechte der Haie und Rochen. Jena. Z. Naturwiss. **47** (N. F. **40**), 569—632 (1911).
- BROUWER, B.: Die biologische Bedeutung der Dermatomerie. Beitrag zur Kenntnis der Segmentalanatomie und der Sensibilitätsleitung im Rückenmark und in der Medulla oblongata. Fol. neurobiol. **9**, 225—336 (1915).

- BULL, H. O.: Studies on Conditioned Responses in Fishes, Part I. J. Mar. biol. Assoc. U. Kingd., N. S. **15**, 485—533 (1928).
- CARDOT, H. et P. VARÉ: Quelques données sur l'excitabilité des centres et l'excitabilité reflexe des poissons osseux. C. r. Soc. Biol. Paris **98**, 693—695 (1928).
- CATE, J. TEN: (1) On the Segmental Innervation of the Skin of Rays. Proc. Akad. Wetensch. Amsterd. **30**, 734—739 (1927).
- (2) L'innervation segmentale de la peau chez la Raie (*Raja clavata*). Arch. néerl. Physiol. **12**, 445—492 (1928).
- (3) De la fonction du cervelet des requins. Arch. néerl. Physiol. **14**, 234 bis 236 (1929).
- (4) Over de functies van de kleine hersenen der haaien. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **73**, 738, 739 (1929).
- (5) Contribution à la physiologie comparée du cervelet. II. Le cervelet des Plagiostomes. Arch. néerl. Physiol. **15**, 479—528 (1930).
- (6) Contribution à la physiologie comparée du cervelet. III. Le cervelet des Raies. Bull. Stat. biol. Arcachon **27**, 1—30 (1930).
- (7) Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Kleinhirns. IV. Die chemische Reizung des Kleinhirns der Selachier. Arch. néerl. Physiol. **16**, 6—20 (1931).
- (8) Beiträge zur vergleichenden Physiologie des Kleinhirns. V. Weitere Versuche am Kleinhirn der Haifische. Arch. néerl. Physiol. **16**, 21—32 (1931).
- (9) Beiträge zur Frage der Funktionen der Corpora bigemina bei den Haifischen. Acta brevia neerl. **1**, 4 (1931).
- (10) De functie van de corpora bigemina der haaien. Nederl. Tijdschr. Geneesk. **75**, 3855, 3856 (1931).
- (11) Zur Innervation der Fortbewegung der Haifische. Arch. néerl. Physiol. **18**, 497—502 (1933).
- (12) Unisegmental Reflexes in the Dogfish. J. of Physiol. **82**, 179—183 (1934).
- e B.: Ricerche sulla funzione del tetto ottico dei Selaci. Pubbl. Staz. zool. Napoli **11**, 263—270, H. 2 (1931).
- et B. TEN CATE-KAZEJEWA: La coordination des mouvements locomoteurs après la section transversale de la moelle épinière chez les requins. Arch. néerl. Physiol. **18**, 15—23 (1933).
- CHAUCHARD, A. et B.: (1) Recherches sur les localisations cérébrales chez les poissons. C. r. Acad. Sci. Paris **184**, 696—698 (1927).
- (2) Les localisations cérébrales motrices chez les Vertébrés inférieurs. C. r. Acad. Sci. Paris **185**, 667—669 (1927).
- CORSO, G. F.: Quelques expériences sur les cervelet des poissons. Arch. ital. de Biol. (Pisa) **22**, 94 (1895).
- CRAW, HELEN: The spinalreflexes of the skate. J. of Physiol. **63**, 61—69 (1927).
- DESMOULINS, A.: Anatomie des systèmes nerveux des animaux vertébrés appliqué à la physiologie et à la Zoologie. Paris: Méquignon-Marvis 1825.
- DICKINSON, W. H.: On the functions of the Cerebellum. Brit. a. For. med. Rev. **36**, 455 (1865).
- EDINGER, L.: Vorlesungen über den Bau der nervösen Zentralorgane, 7. Aufl. Leipzig: F. C. W. Vogel 1908.
- FERRIER, D.: Die Funktionen des Gehirns. Übers. von OBERSTEINER. Braunschweig 1879.
- FLOURENS, P.: Recherches expériment. sur les propriétés et les fonctions du système nerveux. Sec. édit. Paris 1842.

- FRANZ, V.: (1) Über das Kleinhirn in der vergleichenden Anatomie. Biol. Zbl. **31**, 434—445 (1911).
— (2) Das Mormyridenhirn. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog., **32**, 465—492 (1912).
— (3) Das Kleinhirn der Knochenfische. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontog. **32**, 401—464 (1912).
— (4) Zur mikroskopischen Anatomie der Mormyriden. Zool. Jb., Abt. Anat. u. Ontol. **42**, 91—148 (1920).
- FREDERICQ, L.: Le sens de la pesanteur dans la queue de *Scyllium*. Arch. internat. Physiol. **19**, 251, 252 (1922).
- FRIEDLÄNDER, B.: Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflügers Arch. **58**, 168—206 (1894).
- FRISCH, K. v.: (1) Beitrag zur Physiologie der Pigmentzellen in der Fischhaut. Pflügers Arch. **138**, 319—387 (1911).
— (2) Über das Parietalorgan der Fische als funktionierendes Organ. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. München **1911**.
— (3) Über farbige Anpassung der Fische. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **32**, 171—230 (1912).
- FROLOFF, I. P.: (1) Bedingte Reflexe bei Fischen. I. Mitt. Pflügers Arch. **208**, 261—271 (1925).
— (2) Bedingte Reflexe bei Fischen. II. Mitt. Pflügers Arch. **220**, 339—349 (1928).
- GIERSBERG, H.: Der Farbenwechsel der Fische. Z. vergl. Physiol. **13**, 258 bis 279 (1931).
- GILSON, A. S. jr.: The Control of Melanophore Activity in *Fundulus*. J. of exper. Zool. **45**, 457—468 (1926).
- GOODRICH, E. S.: (1) Notes of the development Structure and Origin of the Median and Paired Fins of Fish. Quart. J. microsc. Sci. **50**, 333—376 (1906).
— (2) On the segmental Structure of the Motor-Nerve-plexus. Anat. Anz. **36**, 109—112 (1910).
- HEMPELMANN, F.: Tierpsychologie vom Standpunkt des Biologen. Leipzig 1926.
- HERK, A. W. H. VAN: The segmental skin innervation of the flounder (*Pleuronectes flesus*). Arch. néerl. Physiol. **14**, 470—500 (1929).
- HERRICK, C. J.: The central gustatory paths in the brains of bony fishes. J. comp. Neur. **15**, 375—456 (1905).
- HOAGLAND, H.: (1) Electrical responses from the lateral-line nerves of catfish. J. gen. Physiol. **16**, 695—714 (1933).
— (2) Quantitative analysis of responses from lateral-line nerves of fishes. J. gen. Physiol. **16**, 715—732 (1933).
— (3) Electrical responses from lateral-line nerves of fishes. J. gen. Physiol. **17**, 77—82 u. 195—209 (1933).
— (4) Electrical responses from the lateral-line nerves of fishes. V. Responses in the central nervous system. J. gen. Physiol. **18**, 89—91 (1934).
- HOGBEN, L. T.: The pigmentary effector system. Biological Monographs and Manuals. London: Oliver and Boyd 1924.
- HOKER, D.: (1) Physiological reactions of Goldfish with severed spinal cord. Proc. Soc. exper. Biol. a. Med. **28**, 89, 90 (1930/31).
— (2) Spinal cord regeneration in the young Rainbow-fish, *Lebistes reticulatus*. J. comp. Neur. **56**, 277—295 (1932).
- HYDE, IDA H.: Localization of the respiratory centre in the skate. Amer. J. Physiol. **10**, 236—258 (1904).

- JANZEN, WILLI: Untersuchungen über Großhirnfunktionen des Goldfisches. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere **52**, 591—628 (1932/33).
- KOPPANYI, TH. u. P. WEIS: Funktionelle Regeneration des Rückenmarks bei Anamnier. Akad. Wiss. Wien., Math.-naturwiss. Kl. Anz. **59**, Nr. 1 bis 27 (1922).
- KOULIABKO, A.: Quelques expériences sur la survie prolongée de la tête isolée des poissons. Arch. internat. Physiol. **4**, 437—463 (1906).
- KUMAKURA, SUSUMU: Versuche an Goldfischen, denen beide Hemisphären des Großhirns exstirpiert worden waren. Nagoya J. med. Sci. **3**, 19—24 (1928).
- LOEB, J.: (1) Über den Anteil des Hörnerven an den nach Gehirnverletzung auftretenden Zwangsbewegungen, Zwangslagen und assoziierten Stellungsänderungen der Bulbi und Extremitäten. Pflügers Arch. **50**, 66—83 (1891).
- (2) Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflügers Arch. **56**, 247—269 (1894).
- (3) Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie, Bd. 12. Versuche am Kleinhirn, S. 115—118. Leipzig 1899.
- (4) Comparative physiology of the brain and comparative psychology, Chapter XII: Experiments on the cerebellum, p. 171—176. London: Murray 1905.
- LODE, A.: Beiträge zur Anatomie und Physiologie des Farbenwechsels der Fische. Sitzsber. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturwiss. Kl. III **99**, H. 3, 130—143 (1890).
- LUNDSTROM, H. M. and P. BARD: Hypophysial Control of Cutaneous Pigmentation in an Elasmobranch, Fish. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **62**, 1—9 (1932).
- LUTZ BREUTON, R.: (1) Reflex cardiac and respiratory inhibition in the Elasmobranch, *Scyllium canicula*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **59**, 170—178 (1930).
- (2) Respiratory rhythm in the Elasmobranch, *Scyllium canicula*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **59**, 179—186 (1930).
- (3) The innervation of the heart of the Elasmobranch, *Scyllium canicula*. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **59**, 211—216 (1930).
- MAGENDIE, S.: Précis élémentaire de Physiologie. 5. édit. Bruxelles: Soc. Typogr. Belge 1838.
- MCCORD, C. P. and F. P. ALLEN: Evidence associating pineal gland funktion with alteration in pigmentation. J. of exper. Zool. **23**, 207—224 (1917).
- MEYER, EVA: Versuche über den Farbenwechsel von *Gobius* und *Pleuronectes*. Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. **49**, 231—270 (1931).
- MILLS, SYLVIA M.: (1) The Double Innervation of Fish Melanophores. J. of exper. Zool. **64**, 231—244 (1932/33).
- (2) Evidence for a Neurohumoral Control of Fish Melanophores. J. of exper. Zool. **64**, 244—255 (1932/33).
- MÜLLER, E.: (1) Die Brustflosse der Selachier. Anat. H. **39**, H. 118, 471—601 (1909).
- (2) Untersuchungen über die Muskeln und Nerven der Brustflosse und der Körperwand bei *Acanthias vulgaris*. Anat. H. **43**, H. 129, 1—147 (1911).
- MUSKENS, L. J. J.: Proeven op den achtersten lengtebundel en verwante hersenstambanen in Teleostiers (Goudvisschen). Psychiatr. Bl. (holl.) **44**, 540—569 (1930).
- NAGEL, W. A.: Vergleichend-physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe. Bibl. Zool. **1894**, H. 18.

- NOLTE, WILLI: Experimentelle Untersuchungen zum Problem der Lokalisation des Assoziationsvermögens im Fischgehirn. *Z. vergl. Physiol.* **18**, 255—279 (1933).
- ODIORNE, J. M.: The Effects of the Pituitary Hormones on the Melanophores of Fishes. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* **19**, 745—754 (1933).
- PARKER, G. H.: (1) Olfactory reactions in fishes. *J. of exper. Zool.* **8**, 535—542 (1910).
- (2) The olfactory reactions of the common Killifish, *Fundulus heteroclitus* (LINN). *J. of exper. Zool.* **10**, 1—5 (1911).
- (3) The cellular transmission of neurohumoral substances in melanophore reactions. *Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A.* **19**, 175—177 (1933).
- (4) Transmission of neurohumors in animals by other means than blood and lymph. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **30**, 555—558 (1933).
- and H. POTER: The control of the dermal Melanophores in Elasmobranch Fishes. *Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole* **64**, Nr 1, 30—37 (1934, Febr.).
- PEARCY, J. and TH. KOPPANYI: A further note on regeneration of the cut spinal cord in fish. *Proc. Soc. exper. Biol. a. Med.* **22**, 17—19 (1924).
- PFLÜGER, E.: Die sensorische Funktion des Rückenmarks der Wirbeltiere. Berlin: August Hirschwald 1853.
- POLIMANTI, O.: (1) Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci. I. Selacoidei. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere* **30**, 473—716 (1911).
- (2) Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci. II. Batoidei. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere*, **32**, 311—366 (1912).
- (3) Contributi alla fisiologia del sistema nervoso centrale e del movimento dei pesci. III. Teleostei. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. Tiere*, **32**, 367—584 (1912).
- (4) Contributions à la physiologie du système nerveux central et du mouvement des poissons. *Arch. ital. de Biol. (Pisa)* **59**, 383—401 (1913).
- POUCHET, G.: (1) Sur les rapides changements de coloration provoques experimentellement chez les poissons. *C. r. Acad. Sci. Paris* **72**, 866—869 (1871).
- (2) Du rôle des nerfs dans les changements de coloration des poissons. *J. Anat. et Physiol.* **8**, 71—74 (1873).
- (3) Des changements de coloration sous l'influence des nerfs. *J. Anat. et Physiol.* **12**, 1—90, 113—165 (1876).
- REISINGER, L.: (1) Die zentrale Lokalisation des Gleichgewichtssinnes der Fische. *Biol. Zbl.* **35**, 472—475 (1915).
- (2) Beitrag zur Physiologie des Kleinhirns der Teleostier. *Naturwiss. Wschr.* **1919**, 145—149.
- (3) Beitrag zur mikroskopischen Anatomie des Teleostiergehirns. *Anat. Anz.* **59**, 301—305 (1925).
- (4) Noch einmal das Kleinhirn der Fische. *Biol. Zbl.* **46**, 436—440 (1926).
- RENZI, P.: Saggio di fisiologia sperimentale sui centri nervosi della vita psichica nelle quattro classi degli animali vertebrati. *Ann. Univ. di Med.* **187** (1864).
- RIZZO, C.: (1) Ferite dell'encefalo e disturbi di moto nei teleostei. *Boll. Soc. Biol. sper.* **4**, 1055—1058 (1929).
- (2) Sopra i disturbi di moto nei teleostei encephalolesi. *Arch. di Fisiol.* **31**, 398—426 (1932).
- RIZZOLLO, A.: (1) Action de la strychnine sur les faces dorsale et ventrale de la moelle lombaire. *C. r. Soc. Biol. Paris* **96**, 1207, 1208 (1927).

- RIZZOLLO, A.: (2) Chronaxie de la moelle épinière avant et après section complète de la moelle. C. r. Soc. Biol. Paris **97**, 1071, 1072 (1927).
- (3) Effet de la cocaïne, de la morphine et de la nicotine sur l'excitabilité de la moelle épinière. C. r. Soc. Biol. Paris **97**, 1073, 1074 (1927).
- (4) A study of equilibrium in the smooth dogfish (*Galeus canis* MIT.) after removal of different parts of the brain. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **57**, 7—15 (1929).
- (5) The effect of coffee and theine upon the excitability of the spinal cord. Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole **56**, 382—397 (1929).
- (6) The excitability of optimum motor points located on the dorsal and ventral sides of the spinal cord of the smooth dogfish (*Galeus canis* MICH.) Physiologic. Zool. **3**, 226—230 (1930).
- RIJNBEEK, VAN: (1) Beobachtungen über die Pigmentation der Haut bei *Scyllium catulus* und *canicula* und ihre Zuordnung zu der segmentalen Hautinnervation dieser Tiere. Petrus Camper. Nederl. Bijdr. Anat. **1904 III**, H. I.
- (2) Di alcuni speciali fenomeni motorie e d'inibizione nel pescecane (*Scyllium*). Arch. Farmacol. sper. **3**, 270—275 (1904). — Arch. ital. de Biol. (Pisa) **43**, 287—292 (1905).
- (3) Sur les dessins cutanés des vertébrés par rapport à la doctrine segmentale. Arch. ital. Biol. (Pisa) **46**, H. I, 65—77 (1905).
- (4) Sui disegni cutanei dei vertebrati in rapporto alla dottrina segmentale. Rend. Accad. Lincei, Cl. Sci. fis., mat. e nat., V. s. **19**, 405—411 (1905).
- (5) Di alcuni speciali fenomeni motori e d'inibizione nel pescecane (*Scyllium*). Nota 2^a. Arch. Farmacol. sper. **4**, 3—7 (1905). — Arch. ital. de Biol. (Pisa) **45**, 183—199 (1906).
- (6) Ricerche sperimentali sulla metameria nel sistema nervoso simpatica. I. L'innervazione pigmentomotrice. Arch. di Fisiol. **3**, H. 6, 603—608 (1906).
- (7) Über den durch Chromatophoren bedingten Farbenwechsel der Tiere. Erg. Physiol. **5**, 347—571 (1906).
- (8) Over segmentale huidverzorging door het sympathische zenuwstelsel bij gewerfelde dieren op grond van proefondervindelijke onderzoeken over de zenuwverzorging der kleurstofcellen bij platvisschen en de haarbewegende spieren bij katten. Akad. Wetensch. Amsterd. Proc. **10**, 331—341 (1907).
- (9) Sur l'innervation segmentale de la peau de la nageoire rhoracique chez le requin (*Scyllium catulus*). Fol. neuro-biol. **10**, Nr 2/4, 423—427 (1917).
- SCHAEFER, J. G.: Beiträge zur Physiologie des Farbenwechsels der Fische. I. Untersuchungen an Pleuronectiden. Pflügers Arch. **188**, 25—48 (1921).
- SCHARRER, E.: (1) Die Lichtempfindlichkeit blinder Elritzen. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische, I.) Z. vergl. Physiol. **7**, 1—38 (1928).
- (2) Über sekretorisch tätige Zellen im Thalamus von *Fundulus heterocliticus*. (Untersuchungen über das Zwischenhirn der Fische, II.) Z. vgl. Physiol. **11**, 763—773 (1930).
- (3) Die Sekretproduktion im Zwischenhirn einiger Fische. (Untersuchung über das Zwischenhirn der Fische, III.) Z. vergl. Physiol. **17**, 491—509 (1932).
- SHELDON, R. E.: The reactions of the dogfish to chemical stimuli. J. comp. Neur. **19**, 273—311 (1909).
- SMITH, D. C.: (1) The Influence of Humoral Factors upon the Melanophores of Fishes, especially *Phoxinus*. Z. vergl. Physiol. **15**, 613—636 (1931).
- (2) The Action of certain Autonomic Drugs upon the Pigmentary Responses of *Fundulus*. J. of exper. Zool. **58**, 423—453 (1931).

- SPAETH, R. A. and G. H. BARBOUR: The Action of Epinephrin and Ergotoxin up on single phys. isolated cells. *J. of Pharmacol.* **9**, 431—440 (1917).
- STEINER, J.: Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. 2. Abt. Die Fische. Braunschweig 1888.
- STRIECK, F.: Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn der Elritze. *Z. vergl. Physiol.* **2**, 122—154 (1925).
- THÖRNER, H.: Die harmonische Anpassungsfähigkeit des verkürzten Nervensystems, untersucht an Schlangen. *Pflügers Arch.* **230**, 1—15 (1932).
- TILNEY, FR.: Genesis of cerebellar functions. *Arch. of Neur.* **9**, 137—153 (1923).
- TRENDELENBURG, W.: Vergleichende Physiologie des Rückenmarks. *Erg. Physiol.* **10** (1910).
- TRAUBE, MENGARINI M.: Experimentelle Beiträge zur Physiologie des Fischgehirns. *Arch. f. Physiol.* **1884**, 553—565.
- VOORHOEVE, J. J.: Over den bouw van de kleine hersenen der Plagiostomen. Diss. Amsterdam 1917.
- VULPIAN, A.: (1) *Leçons sur la Physiologie générale et comparé du système nerveux.* Paris: Germer Baillière 1866.
- (2) Sur la persistance des mouvements volontaires chez les Poissons osseux à la suite de l'ablation des lobes cérébraux. *C. r. Acad. Sci. Paris* **102**, 1526—1530 (1886).
- WALLENBERG, A.: Beiträge zur Kenntnis des Gehirns der Teleostier und Selachier. *Anat. Anz.* **31**, 369—399 (1907).
- WEBER, H.: Beiträge zur Bewegungsphysiologie der *Hippocampus*-Arten. *Z. vergl. Physiol.* **5**, 1—36 (1927).
- WYMAN, L. C.: Blood and nerveus controlling agents in the movements of melanophores. *J. of exper. Zool.* **39**, 73—132 (1924).

Namenverzeichnis.

Kursiv gesetzte Zahlen geben die Seite der ausführlichen *Literaturangabe* wieder.

- Abderhalden, E. 242, 267, 290, 293, 294, 321, 324.
 Abel, R. 403.
 Abelin, J. 290, 291, 295, 296, 324.
 Abolin, L. 324, 390, 393, 402.
 Adams, A. E. 296, 297, 301, 306, 307, 309, 324.
 Addair, J. 263, 292, 324.
 Adler, L. 245, 267, 292, 295, 299, 301, 302, 307, 320, 321, 324.
 Adolph, E. F. 247, 249, 251, 252, 255, 259, 260, 324, 325.
 Adrian, E. D. 369, 400, 402.
 Agassiz 165.
 Ahlborn, Fr. 202, 208.
 Allen, B. M. 263, 268, 281, 286, 287, 292, 298, 299, 300, 301, 302, 320, 325, 326.
 Allen, F. P. 390, 406.
 Allison, R. K. 134, 135, 143, 208.
 Andersen, K. Th. 59, 123.
 Anselmino, K. J. 303, 325.
 Anton 230.
 Apstein, C. 135, 170, 211.
 Archangelsky, K. 125.
 Arey, L. B. 257, 263.
 Ariens-Kappers, C. U. 87, 358, 362, 374, 377, 378, 381, 388, 393, 402.
 Armstrong, Ch. B. 88, 123.
 Arnaudet, A. 371, 402, 403.
 Arndt, K. 143, 208.
 Aron, M. 303, 314, 325.
 Arons 27.
 Arrhenius 59.
 d'Arsonval 382.
 Arvanifaki, A. 86, 123.
 Asimoff, G. 281, 283, 325.
 Atwell, W. J. 307, 325.
 Babák, E. 21, 123, 245, 251, 255, 264, 272, 274, 278, 280, 288, 299, 325.
 Bachrach, E. 362, 403.
 Backman, E. L. 252.
 Bade, E. 204, 208.
 Baglioni, S. 22, 25, 28, 123, 189, 190, 208, 362.
 Baird 247.
 Bakker, M. C. 85, 123.
 Baldwin 323.
 Barbour, G. H. 391, 409.
 Bard, Ph. 234, 241, 393, 406.
 Barfourth 268.
 Barry, D. T. 97, 124.
 Batscharowa 264, 325.
 Baudelot, M. E. 363, 372, 382, 385, 393, 403.
 Bauer, V. 357, 358, 403.
 Baumann 290.
 Bayer 233.
 Beaumont, J. de 252, 260, 262, 305, 306, 325, 326.
 Bělehrádek 59, 124, 307, 325.
 Belkin, R. T. 288, 291, 293, 295, 307, 325, 326.
 Benedetto, E. J. 260, 333.
 Beninc, M. 222, 241.
 Benninghoff, A. 4, 124.
 Berg, K. 146, 208.
 Berger 245.
 Berrill, M. J. 166, 208.
 Bert, P. 391, 403.
 Bessmertnaja 296.
 Bethe, A. 43, 123, 124, 347, 354, 356, 364, 365, 372, 376, 379, 380, 386, 387, 394, 400, 403.
 Bickel, A. 344, 348, 349, 353, 403.
 Bidders 287.
 Biedermann, W. 264, 325.
 Biedle 323, 324.
 Bielig, W. J. 8, 9, 19, 29, 30, 31, 32, 34, 35, 36, 37, 38, 54, 65, 66, 86, 92, 100, 106, 107, 124.
 Bierens de Haan 232, 235, 236, 237, 239, 240, 241.
 Biéatrix 117.
 Binet, L. 362, 371, 402, 403.
 Biot 178, 209.
 Bishop, S. C. 325.
 Blacher, L. J. 265, 285, 286, 288, 291, 300, 303, 304, 305f., 326, 330, 390, 403.
 Blaschko, H. 30, 86, 89, 106, 124.
 Bleuler, E. 225, 241.
 Blinks, L. R. 172, 209.
 Bloeme 362.
 Bluhm 231.
 Blum, F. 290, 294, 295, 326.
 Blume, W. 362, 403.
 Boas, J. E. V. 4, 5, 124.
 Bodenstein, D. 273.
 Boer, S. de 47, 51, 62, 74, 75, 80, 124, 339, 403.

- Boettger, E. R. 267, 273, 326.
 Bohr, C. 181, 183, 185, 209.
 Bois, A. M. du 326.
 Bonnet, V. 371, 403.
 Borelli, G. A. 177, 178, 179, 197, 209.
 Borelli, J. A. 346, 403.
 Borgert 168, 198, 209.
 Börnstein 140, 213.
 Both 200.
 Bottazzi, F. 19, 86, 87, 104, 124.
 Boulanger, E. G. 256, 274f., 280, 326.
 Bowditch 47.
 Bowkiewicz, J. 141, 160, 209.
 Boyd, E. 197, 209.
 Boyle 180.
 Braem, F. 204, 209.
 Brand, F. 202, 209.
 Brandt, K. 133, 136, 140, 165, 167, 169, 170, 172, 209.
 Braus, H. 340, 403.
 Brehm 17, 33, 88, 124, 166, 204, 209, 246, 268, 273, 320, 326.
 Bresslau, E. 134, 209.
 Bridge, T. W. 192, 209.
 Brinley, J. F. 27, 124.
 Brockmeier, H. 164, 209.
 Bromley, N. W. 228, 326.
 Brouha 68, 107.
 Brouwer, B. 339, 403.
 Brown, Gr. 222.
 Brücke, E. Th. v. 9, 19, 22, 51, 122, 123, 124.
 Brunacci 260.
 Bruner, H. L. 251, 252, 255, 326.
 Brünings, W. 16, 17, 19, 21, 22, 83, 84, 85, 109, 114f., 119f., 124.
 Brunn, F. 307, 326.
 Bückmann 154, 209.
 Buddenbrock, W. v. 204, 209.
 Bühler, K. 235, 241.
 Bull, H. O. 396, 404.
 Burns, R. K. 252, 261, 262, 301, 326.
 Buschke, W. 265, 326.
 Bütschli 134, 164, 209.
 Buyse, A. 252, 261, 301, 326.
 Buytendijk, F. J. J. 369, 400, 402.
 Cadiat, M. 29, 90, 125.
 Canabeus, L. 201, 203, 209.
 Cannon, W. B. 234, 241.
 Cardot, H. 86, 123, 355, 371, 402, 403, 404.
 Carlson, A. J. 30, 125.
 Cate, J. ten 335, 383, 404.
 Cate-Katzejewa, B. ten 404.
 Champy 265.
 Charbonnel - Salle, L. 209.
 Charipper, H. A. 298, 300, 321, 326.
 Chase 261.
 Chauchard, A u. B. 97, 382, 383, 395, 404.
 Chauvin, M. v. 245, 254, 255, 257, 258, 269, 270, 273, 274, 275, 278, 280, 326.
 Chidester, F. E. 263, 292, 324.
 Chaudat, R. 200, 202, 209.
 Chranilov, M. F. 191, 192, 193, 210.
 Christiani 385.
 Chun, C. 197, 206, 210.
 Churchill, E. P. 224, 242.
 Citterio 10, 125.
 Claparède, E. 235, 242.
 Claus 148.
 Clements, D. I. 286, 300, 320, 326.
 Collin, R. 263, 264, 307, 326.
 Conte, le 291.
 Cope 247.
 Correy 300.
 Corso, G. F. 373, 404.
 Craw, H. 345, 404.
 Crew 280.
 Cuvier 245, 246.
 Dakin, W. J. 174, 210.
 Dammant, G. C. 182, 183, 187, 210.
 Dashiell, J. F. 224, 242.
 Dawson, A. B. 261, 288, 301, 326.
 Defaut, A. 142, 210.
 Deineka, D. 189, 210.
 Delchef, J. 66, 125.
 Delff, Ch. 135, 210.
 Desmond, W. F. 263, 304, 306, 308, 326.
 Desmoulins, A. 393, 404.
 Detwiler, S. R. 265, 326.
 Dickinson, W. H. 404.
 Diebschlag 223.
 Dietel, F. G. 263, 327.
 Doederlein, L. 131.
 Dogiel, J. 19, 41, 90, 109, 125, 126.
 Doms 267, 270.
 Dorcas 172, 173.
 Dorcus, R. M. 224, 242.
 Drastisch, L. 267, 270, 311, 327.
 Drouet, P. L. 263, 264, 307, 326.
 Driesch, H. 327.
 Dubois 252.
 Dubowik, J. A. 303, 304, 327.
 Dufossé 177, 210.
 Dumérils 273.
 Dunn, E. R. 246, 327.
 Durig 252.
 Dykgraaf 191, 210.
 Eckstein, A. 96, 125.
 Edinger, L. 378, 404.
 Egden 135.
 Ehlers, E. 196, 197, 212.
 Ehrenbaum, E. 169, 170, 210, 211.
 Ehrhardt, K. 327.
 Eiger, M. 85, 125.
 Eisele, L. 179, 210.
 Eitel, H. 327.
 Elsberg 373.
 Emerson 298.
 Emmet 268.
 Engelmann, Th. W. 31, 43, 69, 71, 73, 125, 164, 210.
 Eschholz 207.

- Eskin, J. A. 327.
 Esterly, C. O. 139, 210.
 Eufinger, H. 294, 327.
 Evans, H. M. 179, 182,
 183, 187, 210.
 Ewald 59.

Fähræus, R. 137, 210.
 Ferrier, D. 381, 385, 394,
 404.
 Fetter, D. 134, 210.
 Figge, F. H. 288, 327.
 Fischel, A. 327.
 Fischel, W. 219, 228,
 229, 233, 234, 242,
 264.
 Fischer, A. 202, 210.
 Flack 10, 127.
 Flourens, P. 362, 363,
 393, 395, 404.
 Foxon, G. E. H. 149,
 151, 210.
 Fraenkel, G. 207, 210.
 Frankenberg, G. von 135,
 166, 193, 194, 195,
 210.
 Franz, V. 135, 170, 174,
 187, 192, 211, 378,
 379, 380, 405.
 Frédéricq, H. 67, 68, 97,
 107, 125.
 Frédéricq, L. 357, 405.
 Freund, L. 197, 211.
 Friedländer, B. 348, 352,
 353, 405.
 Frisch, K. v. 177, 190,
 191, 192, 211, 221,
 263, 264, 327, 359,
 360, 365, 366, 389,
 390f., 400, 402, 405.
 Fritzsche, H. 135, 211.
 Frohn 234, 242.
 Froloff, I. P. 396, 397,
 405.
 Fühner, H. 25, 125.
 Fuchs, R. F. 264, 327.

Gaddum 290.
 Gadow 273.
 Garber, S. T. 288, 327.
 Gaskell, W. H. 30, 54,
 96, 125.
 Gengenbaur 251.

 Geiger 137, 211.
 Geitler, L. 174, 202, 211.
 Gelei, J. v. 195, 211.
 Gemelli, A. 222, 242.
 Germershausen, G. 267.
 Geßner, O. 293, 327.
 Geßner, W. 293, 294,
 295, 296, 327.
 Giersberg, H. 391, 405.
 Gierson 296.
 Giesbrecht, W. 148, 211.
 Gilson, A. 262, 263, 331.
 Gilson, A. S. jun. 392,
 393, 405.
 Gitter, A. 20, 21, 23, 30,
 63, 70, 83f., 90, 91,
 109, 118f., 125.
 Giusty, L. 301, 306, 307,
 327, 328.
 Glaser, O. 59, 60, 125.
 Goldschmidt, R. 245,
 299, 320.
 Gonzalez, L. 301, 306,
 328.
 Gooderich, E. S. 340,
 405.
 Grant, M. P. 254, 255,
 257, 284, 286, 288,
 297, 298, 300, 301,
 312f., 317, 318, 327,
 328.
 Gray, W. 224, 242.
 Greene 112, 113, 125.
 Groebbels, F. 292, 294,
 295, 297, 328.
 Groß, F. 171, 172, 211.
 Grossmann, E. 137, 211.
 Grützner, P. 17, 114,
 125.
 Gudernatsch, F. 245,
 249, 280, 286f., 292,
 294, 295, 299, 321,
 328.
 Guyllaume, P. 235, 238,
 242.
 Gurney, R. 211.
 Gutmann 288.
 Guyénot, E. 193.
 Guyer, O. 158, 211.

Haddon 192.
 Haeckel, E. 166, 169, 211.
 Haecker, V. 144, 168,
 198, 211.

 Haempel, O. 139, 158,
 211.
 Haldane, J. S. 164, 187,
 211.
 Hall, F. G. 182, 187, 211.
 Harlow, H. F. 239, 240,
 242, 243.
 Harris, D. F. 111, 125.
 Hart, C. 267, 280, 321,
 328.
 Hartmann, J. 261, 267,
 290, 293, 294, 324.
 Hartmann, O. 162, 211.
 Harvey, E. B. 165, 171,
 211.
 Hasse, C. 192, 211.
 Hausmann 232.
 Haven, F. L. 292, 330.
 Hay 254.
 Heilbrunn 211.
 Heimcke, F. 169, 211.
 Hemmeter 89, 125.
 Hempelmann, F. 380,
 405.
 Hensen, V. 135, 170, 211.
 Hentschel 145, 147, 201,
 212.
 Hepner 21.
 Herk, A. W. H. van 338,
 339, 341, 405.
 Herold 303.
 Herrel, W. E. 287, 328.
 Herrick, C. J. 380, 393,
 405.
 Herter, K. 222, 223, 242.
 Hertwig 146.
 Hesse, R. 16, 17, 126,
 132, 133, 152, 153,
 165, 176, 198, 212.
 Heuscher 164, 212.
 Heyde, van der 260.
 Hill, L. 111, 115, 126.
 Himmer, A. 303, 328.
 Hinrichs, M. A. 67, 126.
 Hirschler 290, 291.
 Hirschlerowa, Z. 252,
 295, 297, 310, 314,
 328.
 His, W. jun. 41, 126.
 Hiss 362.
 Hoagland, H. 369, 370,
 405.
 Hogben, L. T. 262, 263,
 264, 266, 270, 275,
 280, 284, 288, 291,

- 292, 293, 297, 298,
299, 300, 305, 307,
309, 328, 329, 390,
405.
Hogren 262.
Hoffmann, C. E. E. 126.
Hoffmann, Fr. B. 86, 87,
90, 123.
Hoffmann, P. 126.
Hofmann, F. B. 123, 303.
Holmes, S. J. 286, 303,
328.
Honzik, C. H. 224, 242.
Hooker, D. 349, 350, 405.
Hoskins, E. R. 249, 286,
287, 300f., 309, 328.
Hoskins, M. M. 249, 286,
287, 299, 300, 301,
309, 328.
Houssay, B. A. 301, 306,
307, 327, 328.
Hüfner, G. 182f., 212.
Humboldt, A. v. 245.
Humphrey, R. R. 262,
328.
Hunt 296.
Hunter, W. S. 227, 242.
Hustedt, F. 137, 176,
199, 212.
Huth, W. 166, 212.
Huxley, J. S. 207, 212,
264, 266, 270, 280,
288, 291, 292, 293,
297, 298, 299, 307,
329.
Hyde, I. 366, 367, 400,
405.
Hyde, J. H. 111, 126.
Hyman, A. S. 27, 126.
Hykešová, D. E. 294,
295, 329.
Ihle, J. E. W. 3, 4, 5,
123, 255, 260, 329.
Iida, T. T. 171, 212.
Ingram, C. O. 297, 299,
300, 310, 329.
Izquierdo, J. J. 87, 90,
106, 126.
Jacobs, W. 164, 177, 182,
183, 184f., 212.
Jacobsen 135.
Jacobson, J. P. 170, 212.
Jacobsohn 251.
Jaeger, A. 188, 212.
James-Lange 234, 241.
Janet, P. 227, 242.
Janzen, W. 221, 222,
242, 397, 398, 399,
402, 406.
Janney 289.
Jaques, A. G. 172, 212.
Jensen, C. O. 274, 281,
284f., 288, 290, 291,
297, 321, 329.
Jiminez 301.
Johansen, A. C. 135, 139,
170, 212.
Jolyet 112, 126.
Jordan, H. E. 249, 261,
285, 286, 329.
Jores, A. 263, 265, 329.
Jørgensen, E. 144, 148,
212.
Käer, E. 290, 293, 329.
Kahn 309.
Kammerer, P. 258, 278,
329.
Kampen, P. N. van 3, 4,
5, 123, 329.
Kappers, C. U. A. 227,
242.
Karns, H. 296, 311, 314,
333.
Karp, L. 320, 329.
Karsten, G. 153, 212.
Katz, D. 233, 242.
Katz, R. 242.
Kauda 134.
Kaufmann 292.
Kazem-Beck 19, 41, 90,
109, 126.
Keferstein, W. 196, 197,
212.
Kehl, R. 301, 329.
Keith, A. 10, 41, 126,
127.
Kellogg, N. A. 235, 236.
Kellogg, W. N. 235, 236,
242.
Kendall 289.
Kerr 260.
Keys, A. B. 126.
Kingsbury 246.
Kisch, B. 13, 15, 16, 25,
126.
Klatt, B. 271, 303, 304f.,
310, 320, 329.
Klausener, C. 158, 212.
Klebahn, H. 201, 202,
203, 212, 213.
Klebs, G. 174, 213.
Knowlton 26.
Koch, H. 187, 195, 213.
Koehler, O. 225.
Koehnlein, H. G. 25, 30,
31, 32, 35, 39, 43, 44,
46, 48, 49, 50, 56, 59,
60, 69, 72, 75, 76, 86,
103, 104, 126.
Kofoid, C. A. 149, 153,
154, 213.
Köhler, W. 235, 236, 240.
Kokas, E. v. 187, 193,
213.
Kolff, M. 19, 21, 22, 83,
90, 109, 121, 127.
Kolkwitz, R. 202, 203,
213.
Koller, G. 264, 329.
Konsuloff, St. 307, 329.
Koppanyi, Th. 349, 350,
406, 407.
Köppen, W. 213.
Kornfeld, M. 258, 329.
Kosmin, M. P. 293, 329.
Kostkiewicz, B. 320, 329.
Kouliabko, A. 370, 371,
406.
Krätzschar, H. 158,
213.
Kraus 312.
Krause, F. 154, 160, 213.
Krawkow, N. P. 122,
126.
Kraye 265, 267, 290,
292, 295, 296, 300.
Kreide 89, 127.
Kretschmer, E. 224, 242.
Krichel, W. 287, 329.
Kries, v. 51.
Kriszat 243.
Křiženecký, J. 268, 294,
295, 299, 329.
Krogh, A. 193f., 202,
213, 263, 307, 329.
Krohn, H. 310, 334.
Kropp, B. 262, 329.

- Krummbiegel, J. 274, 329.
 Küder 297, 306, 307, 309.
 Kuhl, W. 136, 213.
 Kuhn, O. 256, 286, 287, 311, 313, 317, 321, 329, 330.
 Kuiper, K. 178, 179, 185, 190, 191, 192, 213.
 Külbs, A. 10, 127.
 Kumakura, S. 397, 406.
 Kuntz, A. 257.
 Kuschinsky 320.
- Landolt 140, 213.
 Laquer, F. 294, 330.
 Lapicque, L. 68, 127, 382.
 Larson, E. 302, 330.
 Lashley, K. S. 220, 222, 224, 230, 235, 242.
 Laufberger 245, 280.
 Laurens, H. 52, 127, 264, 265, 330.
 Lauterborn, R. 155, 158, 203, 213.
 Ledebur, J. v. 182, 185, 213.
 Lehmann 290.
 Leistner 290.
 Lemmermann, E. 201, 213.
 Lenhart 294.
 Lenssen 263.
 Lenz, F. 133, 140, 143, 200, 213.
 Leontjew, H. 132, 134, 135, 143, 213, 214.
 Lewis, R. W. 265, 326.
 Leydig 298.
 Lieben 262.
 Link 201.
 Linzenmeier, G. 137, 214.
 Lipschütz, A. 292.
 Liptschina 256, 274, 281, 283.
 Lode, A. 359, 406.
 Loeb, J. 59, 127, 348, 363, 364, 372, 376, 386, 394, 406.
 Loeb, L. 287, 292, 330.
 Loeser, A. 320, 327, 330.
 Loevi 392, 393.
- Loewi, O. 101, 127.
 Logan, G. A. 171, 214.
 Lohmann, H. 136, 145, 146, 148, 154, 155, 214.
 Loven, H. J. 27, 126.
 Löwenstein, O. 191, 214.
 Lucas, A. H. S. 201, 214.
 Luciani 278, 401.
 Ludwig, W. 171, 214.
 Lund, E. J. 140, 141, 155f., 160f., 165, 171, 174, 193, 204, 214, 217.
 Lundström, H. M. 393, 406.
 Luntz, A. 134f., 159, 160, 214.
 Lussana, F. 25, 127.
 Lutz, B. R. 25, 87, 108, 127, 368, 369, 406.
 Lyon, E. P. 112, 113, 127, 134, 214.
- Macht, J. 292, 330.
 Mackenzie, J. 126.
 Mackenzie, L. 41, 127.
 Magendie, S. 393, 406.
 Mallory 312.
 Mallytschew, B. Th. 261, 330.
 Mangold, E. 51, 52, 127.
 Mangold, O. 232, 243.
 Mariotte 180.
 Markowsky 30, 60, 62, 63, 127.
 Martens, G. 30, 49, 127.
 Martin 283.
 Marx, L. 244, 267, 303f., 330.
 Maximow 323.
 Masslow, A. H. 233, 239, 242, 243.
 Mathews 370.
 Matthes, E. 233, 243.
 Mayer, P. 118, 127.
 McClure, C. F. W. 249, 260, 326.
 McCord, C. P. 263, 326, 390, 406.
 McDougall 224, 231, 232, 235, 242.
 McKeehan, L. W. 136, 218.
- McQueen, J. M. 9, 39, 44, 47, 54, 86, 104, 128.
 McWilliam, I. A. 10, 30, 36, 47, 51, 52, 54, 86, 90, 97, 98, 108, 130.
 Meesters, A. 184, 189, 190, 191, 214.
 Meyer, Eva 393, 406.
 Meyer, J. A. 135, 214.
 Meyer, J. de 86, 127.
 Meyerson, L. 238, 242.
 Meynert 387.
 Middleton 299.
 Mills, S. M. 263, 330, 392, 406.
 Milne-Edwards, H. 16, 17, 127.
 Mines, G. R. 25, 26, 38, 40, 45, 46, 111, 127.
 Monakow, K. v. 224, 243.
 Molisch, H. 202, 214.
 Moore, M. M. 59, 63, 127.
 Moreau, F. A. 177f., 183, 184, 190, 214.
 Morgan, Ch. 233, 243.
 Morgan, A. H. 266, 267, 268, 273, 287, 301, 330.
 Morris 286, 302.
 Moser, F. 165, 176, 196, 214.
 Most, K. 230, 243.
 Mourgue 224, 243.
 Müller, E. 339, 340, 406.
 Müller, Johannes 8, 115, 179, 214.
 Murr, E. 311, 330.
 Musken, L. J. J. 387, 406.
- Nagel, A. 184, 189f., 214, 280, 285, 330.
 Nagel, W. A. 396, 406.
 Nakano, J. 52, 128.
 Nakijima, A. 249, 330.
 Nathanson, A. 137, 214.
 Naumann, E. 174, 175, 214.
 Nellmann 235, 243.
 Nicholas, J. S. 248, 330.
 Nichols, A. G. 139, 214.
 Nierstrasz, H. F. 3, 4, 5, 123.

- Noble, G. K. 288, 297, 301, 330.
 Nolte, W. 221, 222, 243, 380, 397, 407.
 Nowikowa 283.
 Noyons, A. K. M. 85, 130.
 Nukada, S. 10, 128.
 Nusbaum, J. 187, 188, 215.

 Obreshkove, V. 263, 330.
 Odiorne, J. M. 393, 407.
 Ogden, E. 26, 128.
 Okkels, J. H. 314, 330.
 Oltmanns, F. 133, 145, 215.
 Opacky, J. 258, 330.
 Osterhout, J. W. V. 172, 173, 212, 215.
 Ostwald, W. 133, 140, 141, 144, 155, 157, 159, 160, 162, 215.
 Overton, E. 252.

 Pache, J. 223, 243.
 Parker, G. H. 262, 263, 265, 330, 392, 393, 396, 407.
 Parsons, W. C. 15, 128.
 Pascher, A. 176, 215.
 Patton, G. 21, 128.
 Pauli, W. 264, 330.
 Pawlow 222, 228, 233.
 Pearcy, F. 349.
 Pearcy, J. 407.
 Peczenik, O. 263, 330.
 Pederelski, A. 303, 330.
 Perelmuter 274, 281 f., 284, 290, 294, 296, 300.
 Perkins, F. Th. 221, 222, 235, 243.
 Peters, N. 146, 153, 215.
 Pézard, A. 265, 330.
 Pflüger, E. 343, 344, 346, 407.
 Plassmann 290.
 Platt 298.
 Podhradesky 268, 299.
 Pohle, E. 260, 307, 330.
 Pocorny, E. 303, 330.

 Polimanti, O. 29, 59, 128, 353, 354, 373, 382, 384, 385, 387, 394, 395, 396, 407.
 Popofsky, A. 198, 215.
 Porter 373.
 Potick, D. 328.
 Pouchet, G. 340, 358, 359, 407.
 Powers, E. B. 187, 215.
 Powers, J. H. 246, 247, 250, 251, 254, 256, 258, 265 f., 272, 274, 279, 320, 330, 331.
 Prandtl, L. 137, 215.
 Prattje, A. 165, 166, 171, 215.
 Preyer, J. 30, 86, 88, 98, 99, 100, 101, 109, 128.
 Preyer, W. 21, 71, 79, 80, 128.
 Przibram, H. 263, 264, 331.
 Przylecky 260.
 Puente 331.
 Püschel, J. 24, 128.
 Pütter 249.

 Quatrefages, A. de 207, 215.

 Rabaud, E. 179, 215, 263.
 Rathburni 298.
 Rauter, M. 189, 215.
 Reed 246.
 Reid 296.
 Reis, K. 187, 188, 215, 250, 253, 258, 331.
 Reisinger, L. 373, 407.
 Reiter, T. 293, 294, 323, 334.
 Remane, A. 165, 204, 215.
 Remotti, E. 189, 190, 216.
 Rentz 293.
 Renzi, P. 372, 393, 407.
 Resnitschenko, M. S. 293, 329.
 Riccitelli, L. 292, 331.
 Richard, J. 182, 207, 216.

 Richards 288, 297, 301, 306, 307, 309.
 Richter, P. 216.
 Rijnberg, van 336, 337, 338, 341, 356, 357, 401, 408.
 Rizzo, C. 387, 388, 407.
 Rizzollo, A. 355, 356, 361, 374, 376, 384, 394, 407, 408.
 Roaf 252.
 Rodewald, W. 264, 329.
 Rogers, Ch. G. 59, 128, 302.
 Rohrer 293.
 Romeis, B. 249, 280, 281, 286, 289, 292 f., 321, 331.
 Röse, C. 11, 12, 128.
 Roskam, J. 66, 128.
 Ruch, F. 224, 243.
 Rückert 6.
 Rudert 27, 28.
 Russel, E. S. 224, 243.
 Ruttner, F. 139, 143, 162, 216.
 Růžická, V. 268, 331.

 Saalfeld, E. v. 29, 128.
 Sachs, W. B. 288, 331.
 Saegesser, M. 294, 296, 331.
 Sainton, P. 278, 331.
 Salle 178.
 Sappey, Ph. C. 118, 128.
 Sarris, E. G. 243.
 Saunders 257.
 Saupé 188.
 Schaefer, J. G. 360, 361, 366, 408.
 Scharfenberg, U. v. 205, 216.
 Scharrer, E. 263, 264, 306, 331, 390, 391, 397, 402, 408.
 Scheel 137, 211.
 Scheinfinkeld 296.
 Schellong, F. 54, 128.
 Schewiakoff, W. 168, 169, 216.
 Schiemenz, P. 197, 216.
 Schlieper, C. 171, 216.
 Schloesing, Th. 182, 207, 216.

- Schmeil, O. 146, 216.
 Schmid, B. 224, 230, 243.
 Schmidt, W. 142, 143, 216.
 Schnakenbeck, W. 135, 170, 216.
 Schneid, L. 328.
 Schoenlein, K. 19, 22, 84, 109, 112, 113f., 122, 128.
 Schreiber 187, 191, 192, 193, 216.
 Schreibers, v. 267.
 Schröder, B. 174, 216.
 Schröder, v. 25.
 Schröter, C. 137, 216.
 Schubert, A. 158, 216.
 Schufeldt 269, 272.
 Schulze, W. 288, 331.
 Schütt, F. 133, 137, 216.
 Schwartzbach, S. 296, 298f., 309, 311, 318, 333.
 Schwarz, E. 267, 273, 326.
 Scott 331.
 Sears, R. R. 222, 243.
 Severingshaus, A. E. 314, 331.
 Seydel 251.
 Shearer, E. M. 6, 128.
 Sheldon, R. E. 396, 408.
 Sherrington 336, 337, 338, 339, 341.
 Simmonet 278, 331.
 Simpson, W. W. 26, 128.
 Simroth, H. 203, 216.
 Sklower, A. 310, 311, 320, 330, 331.
 Skott 262, 263.
 Skramlik, E. von 1, 30, 31, 35, 38, 42, 61, 74, 75, 81, 86, 90, 96, 101, 103, 111, 123, 129.
 Slome 264.
 Sloof, J. P. 85, 129.
 Slyke, van 295.
 Smilovits, N. 294, 327.
 Smith, C. S. 261, 272.
 Smith, D. C. 391, 392, 393, 408.
 Smith, J. B. 331.
 Smith, P. E. 286, 298, 299, 300, 301, 302, 303, 331, 332.
 Sondheim, S. C. 266, 267, 268, 273, 287, 301, 330.
 Sörensen, W. E. 177, 216.
 Spaeth, R. A. 262, 391, 409.
 Spatz, H. 230.
 Spaul, E. A. 268, 291, 293, 295, 299, 300, 301, 309, 318, 332.
 Speidel, C. C. 249, 257, 261, 285f., 329, 332.
 Spek, J. 174, 216.
 Spindler 231.
 Stannius, H. 30, 87f., 129.
 Steeger, P. G. 248, 250, 253, 304, 310, 332.
 Steggerda, T. R. 307, 332.
 Steiner, J. 346, 347, 348, 353, 354, 363, 364, 376, 381, 382, 385, 386, 389, 394, 396, 400, 409.
 Stern, N. 258, 332.
 Stetter, H. 177, 190, 191, 192, 216.
 Steuer, A. 133, 138, 144, 145, 147f., 198, 216.
 Stöhr 13.
 Stokes 144.
 Storch, O. 158, 205, 217.
 Straub, W. 44, 54, 129.
 Streuli, H. 256, 332.
 Strieck, F. 396, 409.
 Strodtmann, S. 170, 202, 217.
 Studnička, v. 390.
 Studnitz, G. v. 263, 332.
 Stutinsky, F. 263, 332.
 Sundberg, G. G. 252.
 Sunder, P. 290, 332.
 Swinderen, M. v. 273.
 Swingle, W. W. 245, 246, 249, 263, 268, 272f., 283f., 290f., 297f., 302, 303, 321, 332.
 Székely, L. 234, 243.
 Tetich 307.
 Theis, A. 248, 250, 254, 332.
 Thesen, J. 19, 22, 90, 129.
 Thienemann, A. 133, 143, 188, 217.
 Thorndike 224, 243.
 Thörner, H. 354, 409.
 Thorner, M. W. 27, 129.
 Tigerstedt, R. 123.
 Tilney, Fr. 373, 374, 379, 409.
 Tinklepaugh, O. 233, 243.
 Titajew 290.
 Tornier 268.
 Traube-Mengarini, M. 385, 409.
 Trendelenburg, P. 265, 267, 290, 292, 295, 296, 300, 308, 332.
 Trendelenburg, W. 43, 77, 129, 235, 243, 347, 409.
 Troemer, B. 10, 11, 30, 51, 52, 130.
 Tschermak, A. v. 41, 47, 67, 68, 130.
 Tschernikoff, A. 307, 332.
 Ucko 293.
 Uehling 242.
 Uexküll 225, 243, 352, 400.
 Uhlenhuth, E. 247, 248, 249f., 252, 254f., 257f., 266f., 272, 275, 278, 284, 286, 289f., 295f., 300f., 309, 311, 312, 314f., 320f., 333.
 Unger, J. 333.
 Utermöhl, H. 143, 145, 176, 199, 217.
 Uyeno, K. 263, 264, 334.
 Varé, P. 355, 404.
 Verrier, M. L. 179, 215.
 Versluys, J. 3, 4, 5, 123.
 Verworn, M. 165, 167, 173, 217.
 Vierordt 17, 130.
 Vignal 30, 41, 130.
 Vilber, V. 334.

Volkmann, W. 112, 113, 121, 130.	Wenckebach, A. F. 77, 130.	Woltreck, R. 133, 138, 144, 145, 150, 157, 159, 161, 162, 165, 176, 218.
Voigt, M. 174, 175, 217.	Wesenberg, C. 140, 141, 155, 156f., 160f., 165, 174, 193, 204, 217.	Wolton 232.
Voorhoeve, J. J. 374, 379, 409.	Wesley-Mills, T. 30, 54, 109, 130.	Woodland, W. N. F. 185, 186, 189, 218.
Vulpian, A. 344, 363, 381, 382, 385, 394, 409.	Westenbrink, H. G. K. 27, 130.	Woronzova, M. A. 265, 306, 308, 334.
Wagler, E. 136, 139, 157, 158, 162, 187, 199, 217.	Whipple-Wilder 334.	Wunder, W. 174, 208, 218.
Wagner, H. 223, 243.	Wichand, B. 267.	Wyman, L. C. 334, 409.
Wallenberg, A. 374, 409.	Wiedersheim 5, 15.	Yerkes 236.
Walter 287.	Wiesbader, H. 294, 327.	Young, P. Th. 233, 243.
Walther, A. 80, 130.	Wijman 393.	
Warden 231, 243.	Wilder, Mrs. 247f., 251f., 257, 258, 260, 268, 273, 319.	Zawadowsky, B. M. 280, 281, 284, 290, 291, 294f., 300, 334.
Warner 231, 243.	Williams 265.	Zawadowsky, E. V. 256, 274, 280, 282, 283, 284.
Wasteneys, H. 27, 127.	Willem, V. 109, 115, 128, 130.	Zeleny, J. 136, 218.
Waterman 252.	Wilter 262.	Zieske, R. 264, 307, 334.
Watson, J. B. 226, 243.	Winterstein, H. 180, 187, 217.	Zondek, B. 263, 334.
Weber, H. 217, 353, 354, 409.	Winton, F. R. 262, 307, 328.	Zondek, H. 281, 293, 294, 296, 323, 334.
Weber, M. 192, 197, 200, 217, 239.	Wintrebert, P. 253, 257, 274, 279, 280, 334.	Zwaardemaker, H. 26, 27, 85, 136.
Wegener, A. 142, 217.	Wissler, H. 265, 334.	Zwack, A. 205, 218.
Weigl, R. 258, 288, 334.	Witschi, E. 334.	
Weinberg, E. 334.	Wojtusiak, R. J. 223, 243.	
Weis, P. 406.	Wolf, E. 201.	
Weiss, R. 280, 334, 349.		
Welcker 110, 130.		

Sachverzeichnis.

Die *kursiv* gesetzten Zahlen beziehen sich auf die Seitenzahlen
von *Abbildungen*.

- | | | |
|--|---|---|
| <p>Aal s. a. <i>Anguilla vulgaris</i> 20, 21, 24, 29, 34f., 43, 46, 60, 62, 65, 68, 69, 73, 83, 85, 86, 90, 91, 97, 98, 101, 107, 108, 109, 111, 118, 122, 311, 343, 344, 346, 348, 353.
— Herz und Atemfrequenz (Tab.) 64.
Aalherz 8, 9, 52, 54.
Abramis brama 41.
Abolin 263.
Acantharia 168.
Acanthias 340.
— vulgaris 19, 31, 34, 35, 38, 75.
— — Herz 7, 12.
Acanthochiasma rubescens 169.
Acanthometra 198.
Adrenalin 122, 262, 263, 264, 265, 288, 293, 390, 392.
Agglutination 137.
Agonus cataphractus 19, 32, 36, 48.
— — Herz 8.
Aktinien 219.
Akzeleration des Herzschlages 109.
akzessorisch 8.
akzessorisches Herz 115.
Alles-oder-Nichtsgesetz 44, 47.
Alpenmolch 306.
Alternans 47, 81.
Alytes 268, 293, 294.
Ambystoma 254, 257f., 261, 264f.
— jeffersonianum 254, 313, 318.
— maculosum 248, 311, 314, 319, 321f.
— mavortium 269, 272.</p> | <p>Ambystoma mexicanum 247, 273, 318.
— — Dotterstadium 247.
— — Fortpflanzung 276, 277.
— — Larvenstadium 248f.
— — Metamorphose 276, 277.
— — in Thyroxinlösung 282, 283.
— op. 313f., 321f.
— punctatum 248.
— tigrinum 246, 250, 259, 269, 272, 307, 311, 312, 313, 322, 323.
— — Dotterstadium 247.
— — Larvenstadium 248f.
— — Schilddrüse 315, 316, 317.
— — Schilddrüsenepithel 312.
Ambystomalarve 251, 252, 298f.
Ambystomiden 246.
Ameinurus nebulosus 370.
Amia calva 6.
— Herz 15.
Aminosäure 289, 290.
Amiurus nebulosus 396.
Ammocoetes 346, 379.
Ammodytis 379.
Ammonchlorid 27.
Ammonsulfat 290.
Amniomflüssigkeit 25.
Amöbe 134.
Amphibien 2, 3, 19, 29, 42, 53, 65, 70, 108, 226, 227, 246, 252, 257, 262, 263, 285,</p> | <p>286, 290, 300f., 307f., 390.
Amphibienherz 10.
Amphidinium crassum 146.
Amphioxus 87.
Amphiuma 253, 288.
Anabänin 202.
Anastomose 119.
ANDERSSON-Vakuolen 312, 315, 317, 319.
Anguilla 16.
— vulgaris 19, 31, 35, 48, 90, 91, 92, 112, 118.
— — Herz 10, 11.
— — Herzreizung 70, 71, 72, 73, 74, 75.
— — Herztätigkeit 52, 66, 91, 95, 98, 99, 101.
Anodonta 310.
Anthropomorphae 240.
Antithyreoidin 293.
Antithyreokrin 293.
Antuitrin 301.
Anuraea aculeata 158, 159.
— cochlearis 156, 158.
Anuren 246, 251, 255, 268, 287, 318, 322, 323.
Aorta ventralis 4, 113, 116.
Aortenwurzel 5.
Aplexa 164.
Appendikularien 154.
Arbacia 134.
Arcella 163.
Argonauta argo 134.
ARMOURSche Hautlap-pentabletten 300, 301.
ARMOURScher Hinter-lappenextrakt 307, 309.
Arrhythmie 63.</p> |
|--|---|---|

- Arteria epibranchialis 113, 116.
 — poplitea 114.
 — pulmonales 6.
 Arteriae branchiales 4.
 — carotides 5.
 — epibranchiales 4, 5f.
 Arterio-venöses Wundernetz 186, 187.
 Arthropoden 165, 262.
 Ascidien 280.
 Assimilationsgase 201.
 Asterias 134.
 Asterionella 175.
 Atheles 238.
 Atlanticella 168.
 Atmosphärendruck 18.
 Atrioventrikulargrenze 51, 68.
 Atrioventrikularklappen 12.
 Atrioventrikulartrichter 32, 33, 39, 40, 61, 70, 96.
 Atriplex 233.
 Atrophie 305.
 Atropin 88, 109.
 Atropinisierung des Herzens 90, 106.
 Aurelia aurita 135.
 Auriculi cerebelli 372f.
 Automatie des Atmungs-zentrums 400.
 Automatiezentren 30, 31, 33.
 Automatiezentrum 32, 70, 100.
 Autotroph 176.
 Axolotl 244f.
 Azetat 299.
 Azetylcholin 294.
 Azini 253.
 Azinöse Hautdrüsen 253.
 Azokarmin 312.

 Bachforelle 182.
 — Keimlinge 59.
 Bakterien 203.
 Balistes 190.
 Barbus 22.
 — fluviatilis 19, 32, 83, 109, 112.
 Barsch 180, 181, 183, 184, 185, 187, 188, 190, 370, 373.
 Basedowexophthalmos 300.
 Basedowhistologie 310.
 Basedowschilddrüse 314.
 Batrachus 30.
 Batrachustau 109.
 Betta splendens 208, 222.
 Biliverdin 257.
 Bitterling 263.
 Blaualge 176, 201, 203.
 Blaufelcheneier 136.
 Blutbewegung 120.
 Blutdruck bei verschiedenen Fischen 112.
 Blutdruckschwankungen 115.
 Blutkörperchen im Schwangerenblut 137.
 DU BOIS-REYMONDSches Induktorium 96.
 Bosmina 161.
 — coregoni 151, 156, 157.
 Botryococcus Braunii 200.
 Brachionus bakeri 134, 160.
 — — Var. rhenanus 159.
 Brachionus pala 204.
 Brachyuren-Zoëa 151.
 Breitkopf 17.
 Brom 291.
 Bryocoen 204.
 Buccopharyngeal-atmung 251, 255.
 Buccopharyngeal-Wasseratmung 254.
 Bufo 281, 292.
 — americana 292, 293.
 — halophilus 286, 320.
 — vulgaris 264.
 Bujo arenarium 260.
 Bulbus arteriosus 4, 8f., 9, 15f., 33, 113, 114.
 Bythotrephes longimanus 150.

 Calamus finmaschicus 138, 139.
 Calcium 26.
 Callionymus lyra 19, 32.
 Calycophoren 165, 176.
 Carassius vulgaris 349.
 Carcharias 112, 113.
 Carcharidae 379.
 Catarrhina 240.
 Cebus 239, 240.
 Ceratien 154.
 Ceratium 153, 158, 160, 162.
 — gallicum 153.
 — hirudinella 155, 156.
 — palmatum 148.
 — tenue 148.
 Cerebellum 378.
 Cercocebus 238.
 Cercopithecus 238.
 Cetorhinidae 379.
 Cetorhinus 200.
 — maximus 176.
 Chaetopterus 134.
 Chamaelion 391.
 Chara ceratophyla 172.
 Chelydra 225.
 Chimaera monstrosa 16.
 Chinin 294, 396.
 Chitin 194, 204.
 Chloroform 109, 371.
 Choanen 251.
 Cholesterin 293, 294.
 Chordaten 30, 93, 94.
 Chromatinzerfall 310.
 Chromatophoren 118, 340, 341, 358, 360, 361, 365, 389, 390, 391, 392, 393, 399, 400, 402.
 Chronaxie 67, 68, 107, 355, 356, 361, 383.
 — des Vagus 97.
 Chronaxiewert 97.
 Chrysogaster 238.
 Ciona 280, 292.
 Circulus cephalicus 5.
 Cladoceren 155f., 161, 162, 205.
 Cladocerenzyklomorphosen 199.
 Clemmys caspica 92.
 Cobitidae 177.
 Cobitis 347.
 Coccolithophoriden 145, 146.
 Coelenteraten 152, 165, 219.
 Collozoum 167.
 Colpoda 134, 135.

- Columella 246, 257.
 Commissura 390.
 — infima Halleri 367.
 Conger 22, 353.
 — vulgaris 19, 31, 35, 182.
 Conus arteriosus 4, 8, 13, 15, 33, 39, 40, 42, 47, 69, 70, 76, 85, 114.
 Copelaten 154.
 Copepoden 138, 147.
 Coregonus acronius 182, 184.
 Corethra 135, 165, 166, 193, 194, 195, 202.
 Coronararterie 29, 109.
 Coronargefäß 25.
 Coronoid 256.
 Corpora bigemina 381, 384.
 Corystes 152.
 Cottus scorpius 19, 32, 36, 86.
 — Tätigkeit des Herzens 106.
 Crenilabrus 360.
 — pavo 365, 366, 394, 395.
 Cristatella 205.
 Cryptobranchus 253, 264.
 Ctenolabrus rupestris 19, 32, 36.
 Ctenophoren 165, 176.
 Cumarin 396.
 Cumingia 134.
 Cutismelanophoren 262.
 Cyanophyceen 175, 199, 200, 201, 202.
 Cyclops strenuus 146.
 Cyclostomen 87, 336, 346, 372, 378, 379.
 Cyklomorphosen 151, 155, 162.
 — verschiedene Beispiele 156.
 Cyprinidae 16, 179, 182, 183, 184, 185, 187, 191, 192.
 Cyprinus carpio 19, 32, 182, 387.
 — oriens, WENCKENBACHSche Perioden 50.
 Cysten 134.
 Daphnia 138, 139, 141, 160, 162, 248.
 — cucullata 151, 156, 157, 158, 160, 161, 162.
 — longiremis 157.
 — longispina 146, 157, 158, 160.
 — magna 141, 160, 161, 162, 205.
 — pulex 135, 157, 159, 205.
 Daphnidaé 205.
 Darmtraktus 6.
 Derivatorische Kanäle 119.
 Dermatome 336, 337, 338, 339, 341.
 Dermatom 336, 337, 338, 339, 341.
 Dermatomie bei Säugtieren 339.
 Desmidiacee 175, 198.
 Desquamation 257.
 Detritus 379.
 Diacria 197.
 Diaphanosoma 165.
 Diaptomus 139.
 Diastole 29, 42f., 84.
 diastolischer Druck 116.
 Diatomeen 134, 146, 155, 165, 176, 199.
 Diatomeenkolonien 175.
 Dibromtyrosin 291.
 Diemyctilus 288, 303.
 — torosus 286.
 Diffugia 164.
 — hydrostatica 164.
 Dijodtryptophan 290.
 Dijodtryptophankristalle 290.
 Dijodtyrosin 290, 294.
 Dipnoer 3, 4, 6.
 Diodon hystrix 88.
 Discoglossus pictus 301.
 Diurese 260.
 Dopareaktion 248.
 Dorsalganglien 87.
 Dorsch 169f., 189.
 Drehnystagmus 398.
 Ductus Cuvieri 6f., 33, 40, 66, 87, 88, 89, 98, 106.
 — pneumaticus 177, 187, 192.
 Dyspnoischer Zustand 22.
 Dytiscus 43.
 Echinodermenlarven 152.
 Edestin 290.
 Eidechse 223.
 Elasmobranchiaten 347.
 Elasmobranchier 25, 87, 336, 337, 379, 381, 384, 393, 394, 399, 401.
 Elektrolyte 259.
 Elektrostannius I 67.
 Elektrostannius II 68.
 Elityran 290.
 Elritze 187, 190f., 263, 264, 359, 365, 366, 389f., 396, 397, 400.
 Emminencia vastralis cerebelli 372.
 Enchyträen 221.
 Endokardiale Klappe 16.
 Endostyl 292.
 Engraulis 170.
 Entenschilddrüse 314.
 Enteromorpha flexuosa 201.
 Enteromorpha intestinalis 201.
 Enzymgranular 187.
 Enzymträger 203.
 Eosin 312.
 Eosinophyle Leukozyten 301.
 Ephippien 205.
 Epiphyse 263, 292, 302, 388, 390.
 Ergotamin 391.
 Erythrophen 263.
 Erythrozyten 120, 261, 270.
 Esox 185.
 — lucius 19, 32, 48, 112, 182.
 — — Herz 36, 37.
 — — elektrische Reizung des Herzens 76, 79.
 Essigsäure 396.
 Euchlanis triquetra 135, 159, 160.
 Eurycea 247f., 251, 253f., 273.
 — bislineata 322.
 EVANSScher Extrakt 299.
 Evertibraten 87.
 Exocoetus volitans 16, 17.

- Exophthalmos 274, 289.
 Exstirpation der Hypophyse 318.
 — des Kleinhirns 372.
 — der Schilddrüse 301.
 — — — bei Kaulquappen 302f.
 — — — bei Urodelenlarven 303f.
 — — — bei Vollmolchen 306f.
 Extrakapsuläres Plasma 167.
 Extrasystole 69, 71f., 76, 77, 78f.

 Fasciculus longitudinalis posterior 267.
 Fermentdrüsenzelle 187.
 Feuersalamander 252, 258, 261, 262, 267, 270, 303, 304.
 Filinia longiseta, Dauerei 204.
 Fischeier 169f., 176.
 Fischembryonenherz 41.
 Fischherz, Abhängigkeit der Tätigkeit von der Temperatur 58.
 — Arbeitsbedingungen 7.
 — Ausbreitung der Erregung 58.
 — Automatiezentren 32.
 — Bahnen der Erregung 54, 55.
 — Blutdruckkurven 116.
 — Blutdruckschwankungen 117.
 — Eigenschaften des Herzmuskels 30f.
 — Elektrokardiogramm 23.
 — Erregungsleitung 47.
 — Extrasystole, schematische Darstellung 73.
 — Herztöne 85.
 — Klappenapparat 10.
 — Kreislaufsystem 110.
 — Latenz 68, 69.
 — normale Tätigkeit der einzelnen Abteilungen 42f.
- Fischherz, nervöse Versorgung 94.
 — Physiologie 7.
 — physiologische Reizperiode 31.
 — Rhythmus 57.
 — rückläufige Erregungsleitung 54.
 — Schema 3.
 — schematische Darstellung des Ablaufs der Herztätigkeit 73.
 — Schlagfrequenz 18, (Tab.) 19, 20, 22, 24, 60.
 — — bei verschiedenen (Tab.) 19.
 — — des ausgeschnittenen Herzens bei Zimmertemperatur (Tab.) 92.
 — — vor und nach Ausbohren des Halsmarks 90.
 — Schleie 89.
 — Tätigkeit 62.
 — — Begleiterscheinungen 83.
 — Überleitungszeiten zwischen den einzelnen Herzabteilungen (Tab.) 48.
 — Wirkung der äußeren Herznerven 86.
 — — der künstlichen Reizung auf das spontan schlagende 97.
 Fischvagus 71.
 Flagellaten 145.
 Flimmerzellen 248.
 Flossenbewegung 191.
 Folia aethiopica 146.
 Foraminiferen 152, 165, 167.
 Forelle 29, 42, 43, 54, 56, 69, 83, 188, 263, 359, 360, 365.
 Forellenembryonen 11, 21.
 Fragilaria crotonensis 175.
 Fritillarien 154.
 Frosch 29, 33, 47, 87, 95, 96, 114, 119, 121, 208, 223, 255, 260, 261, 263, 268, 307, 320, 324.
 Froschhaut 259.
 Froschherz 39, 40, 54, 57, 61, 69, 70, 77, 86, 93.
 — Tätigkeit 28.
 Froschmetamorphose 245.
 Frosch-Ringerlösung 24.
 Fuchs 230.
 FÜHNERSche Lösung 25.
 Fuligo varians 134, 135.
 Fundulus 27, 59, 60, 63, 67, 87, 262, 263, 264, 391, 392.
 — heteroclitus 59, 88, 391.
 — majalis 88.

 Gadus morrhua 16, 17, 19, 32, 182.
 — — Gehirn 381.
 — — Herz 8.
 — virens 41.
 Galeus canis 19, 31, 33, 34, 35, 355, 384, 394.
 Gallertcilien 169.
 Gallerthülle (Mantel) 175, — 200.
 Gallertmantel 169, 174, 198, 199.
 Gammarus pulex 135.
 Ganglia habenulae 388.
 Ganoïden 11, 336, 347, 372, 393.
 Gärungsgase 203.
 Gärungsvorgang 203.
 Gasdrüse 181, 185, 186, 187, 190, 197.
 Gasreaktion 207.
 Gasschweber 176f.
 Gassekretion 183, 184, 185, 190.
 Gasvakuolen 201f.
 gehäufte Extrasystolie 78.
 Gehirnnerven 191.
 Gibbon 238.
 Glaucus 203.
 Gliadin 290.
 Globulin 291.
 Gloiotrichia echinulata 222.

- Gloiotrichia nateus 201.
 Glomeruli 261.
 Glukose 371.
 Gobius capito 41, 47, 59,
 67, 358.
 — lota 371.
 — paganellus 59.
 Goldfisch 193, 224, 349,
 369, 370, 387, 397,
 398.
 Goldorfe 19, 32.
 GOLGI-Apparat 310, 314.
 GOLTYSCHER Kopfver-
 such 371.
 Gonaden 261.
 Gonostomum 134.
 Gorilla 238.
 Granulo 261.
 Granulozyten 261.
 Grasfrosch 174, 200.
 — s. a. Rana temporaria.
 Gravistatik 381.
 Großhirn 222.
 Grünalge 176.
 Grünalgenkolonie 175.
 Guaninkristalle 262.
 Gularfalte 248, 254, 258.

Hai 6, 17, 29, 32f., 40,
 54, 56, 64, 66, 103,
 116, 336f., 342f., 347,
 351f., 363, 364, 368,
 373f., 379, 382, 383,
 386, 389, 394, 399.
 — s. a. Scyllium 400.
 Halacarus spinifer 136.
 Halicystis Osterhoutii
 172, 173.
 Halistemma tergestina
 197.
 Halluzination 225.
 Hämatopoëse 252, 261.
 Harnstoff 25, 26, 252,
 260, 371.
 Hauptlappenhypertro-
 pie 302, 320.
 Hautdrüsen, azinöse 253.
 Hecht 29, 41, 42, 45, 109,
 113, 122, 182, 184.
 — s. a. Esox 263, 362.
 Herz, akzessorisches 8.
 Herzfrequenz (Tab.) 90.
 Herzmuskel 5.
 Herzspitzenstoß 21, 83f.
 Herzvagus-Zentrum 88.
 Herzverhältnis (Tab.) 16.
 — beim Frosch 17.
 — beim Mensch 17.
 Heterocope 139.
 Heterocysten 203.
 Himmelsgucker 17.
 Hinterstrangkerne 227.
 Hippocampus 22, 353.
 Höhlenmolch 298.
 Holopedium 152.
 Hormone 262, 263, 264,
 269, 285, 289, 297f.,
 308, 392.
 Hormonversuche 245.
 Huchen 182.
 Hund 224, 227.
 Hyalodaphnia 159.
 Hydrolyse 289.
 Hydrostatische Funk-
 tion 196.
 Hyla 307.
 Hylobatidae 240.
 Hyoid 298.
 Hyomandibulare 246.
 Hypertonie 401.
 hypertonische Lösung
 260.
 Hypertrophie 261.
 — der Hypophyse 309.
 — der Schilddrüse 315.
 — des Thymus 323.
 — der Valvula 380.
 Hypophyse 262, 263,
 264, 287, 297f., 303f.,
 308, 321, 388, 390.
 — Funktion und Histo-
 logie 320.
 Hypophysektomie 265,
 299.
 Hypophysenexstirpation
 245.
 Hypophysenextrakt 261.
 Hypophysenhormon 249.
 Hypothalamus 388, 390.
 Hysterie 227.

 Idus 19, 32, 36.
 Igel 223.
 Igelfisch 88.
 Infundibulum 307.
 Infundin 263, 264, 390.
 Inselzellen 303.
 Insulin 294.
 Irradiation 222.
 Isorhythmie 22.

JACOBSONSches Organ
 233, 250, 251, 255.
 Janthina 207, 208.
 Jod 249, 289, 291, 300,
 308, 321.
 Joddosenkolloidstauung
 318.
 Jodgliadin 290.
 Jodkali 291.
 Jodofibrin 290.
 Jodothyryn 286, 288.
 Jodovoalbumin 290.
 Jodserumalbumin 290.
 Jodserumglobulin 290.
 Jodtropolon 290.
 Jodtyrosin 290.
 Joniumnitrat 20.
 Julis vulgaris 387.

Kalisalpeter 202.
 Kalium 26, 27.
 Kalzium 249, 323.
 Kammer des Fisch-
 herzens 3.
 Kampffisch s. a. Betta
 splendens 208.
 Kaninchen 283.
 Kapverdische Inseln 153.
 Karbol 109.
 Karpfen 25, 29, 30, 41,
 83, 90, 362, 385, 394.
 Katzenfisch 370.
 Katzenhai 26, 83, 108.
KEITH-FLACKSche
 Knoten 41.
 Kerbtiere 268.
 Kiemenatrophie 288.
 Kiemenherz 3.
 Kiemenschlagader 113.
 Kinästhetik 224.
 Klappenapparat des
 Fischherzens 11, 13.
 Knochenfisch 4, 8, 22,
 25, 88, 90, 109, 110,
 171, 382, 394, 397.
 Knorpelfisch 4, 8, 9, 13,
 26, 33, 103, 104, 105,
 108.
 Knorpelflosser 108.

- KNOWLTONSche Lösung 25, 26, 38.
 Kochsalz 396.
 Kochsalzharnstofflösung 25.
 Kochsalzlösung 259.
 Kohlensäure 184.
 Kohlenstoffdioxid 27.
 Kokain 355, 361, 377, 395.
 Kolloid 317.
 Kolloidfollikel 310.
 Kolloidvakuolen 318.
 Koloradoaxolotl, Schilddrüse 316.
 Konvektionsströmung 142.
 Kortikalsubstanz 174.
 Kreatin 289.
 Kreatinin 289.
 Krebslarve 149.
 Kreislaufsystem der Fische 3.
 KROGHSche Jahreskurve 311.
 Kröte 260, 287, 301, 306.
 Kurare 376f., 395.
 Kymographion 23.

 Labrus berggylta 383.
 — maculatus 180.
 — mixtus 19, 32.
 Labyrinth 191.
 Lachs 112, 113.
 Laichklumpen 200.
 Lasvale 293.
 Laubfroschlarven 300, 303.
 Lebistes reticulatus 350.
 Lemna 268.
 Lemuroidea 240.
 Lepidosteus osseus, Klappenapparat 13.
 Leptodactylus ocellatus 208.
 Leptodora 151.
 Leuciscus 22.
 — dobula 117.
 — rutilus 16, 19, 32, 36, 83, 118.
 — Gefäßversorgung in der Schwanzflosse 119, 120.

 Leuciscus rutilus, Pulsationen in der Schwanzflosse (Tab.) 121.
 LEYDIGSche Zellen 248, 249, 250, 253, 254, 288, 304, 310.
 Lichtperzeption 390.
 Limnaea stagnalis 135.
 Limulus 368.
 Lipophoren 262, 303, 306.
 Lippfisch 29.
 Lithium 26.
 Lobi olfactorii 394.
 — optici 381, 383.
 Lobus lineae lateralis 367f.
 — nervi vagi 367f.
 — opticus 384f.
 LOCKESche Salzlösung 370.
 Lokomotionsbewegung 363f.
 Lophius 379.
 — piscatorius 16, 17, 112.
 Lota 165.
 LUCIANISCHE Gruppe 38.
 Luftschlucken 182f.
 Lugol 291.
 Lungenmolche 255.
 Lymphopoëse 261.
 Lymphozyten 261.

 Magnesium 26.
 Magnesiumchlorid 26.
 Magnesiumlaktat 323.
 Magnesiumsalze 249.
 Malleus 193.
 Mandrill 238.
 Mangaben 238.
 Manteltier 38.
 Marder 230.
 Marmorsalamander 258, 272, 286, 302, 317, 321.
 Maulschleimhaut 108.
 Medulla oblongata 88, 96, 108, 343, 345, 347, 354, 361f., 372, 391, 400.
 Medusen 165.
 Meeressäugtiere 197.
 Meerschweinchen 292.
 Megalops atlanticus 16.

 Melaninkörnchen 262.
 Melanismus 304.
 Melanophoren 262f., 279, 303, 304, 366, 391, 392, 393.
 Melanophorenhormon 264, 265.
 Melde 233.
 Mesenterium 118, 119.
 Mesostoma ehrenbergi 134.
 Metamorphose des Axolotls 244f.
 — — — Atmung 251, 252, 254.
 — — — Augen 256.
 — — — Brunst 265.
 — — — Einflüsse von Anlage und Umwelt 265.
 — — — Exstirpation der Schilddrüse 301f.
 — — — Farbwechsel 262.
 — — — Flossen 256.
 — — — Haut 250, 253.
 — — — Histologie der Schilddrüse 310f.
 — — — Luftatmung 269.
 — — — Nahrungsaufnahme 267.
 — — — Niere 252.
 — — — Osmoregulation 255.
 — — — Skelet 252, 256.
 — — — Thymus 321.
 — — — Transplantate 258.
 — — — Variationen 271.
 — — — Wachstum 268.
 — — — Zufuhr von Hypophyse 299f.
 Metamorphose, Säugembryonen 257.
 Metanephrose 255.
 Metazoenplankton 147.
 Methylenblau 87, 312.
 Michielsarsia splendens 148.
 Mitochondrien 310, 312, 314.
 Mitose 258, 323.

- Mitraria 150.
 Mochlonyx 193.
 Mola 200.
 — mola 176.
 Molch 247, 256, 262, 269,
 288, 317, 318, 323.
 Molchlarven 302.
 Mollusken 152, 165.
 Mondfisch s. a. Mola
 mola 176.
 Monosegmentelle Re-
 flexe 399.
 Monosmaten 251.
 Moorkarpfen s. a. Caras-
 sius vulgaris 362.
 Mormyriden 380.
 Morphinum 355, 361.
 Moschus 396.
 Motella mustela 19, 32.
 — — elektrische Rei-
 zung des Herzens 79.
 — tricirrata 355.
 Mugil auratus 382, 395.
 Mukronen 161.
 MÜLLERScher Gang 252,
 261, 262.
 Munida 151.
 — bamffica 150.
 Mustelus 375.
 — canis 393.
 — laevis 394.
 — vulgaris 374.
 Myliobates 375, 376, 380,
 382.
 — aquila 374, 395.
 Myliobatidae 379.
 Myomere 340.
 Myoneme 168, 169.
 Myxödem 321.
 Myxomycet 134, 135.

 Naegleria 134.
 Nannoplankton 162.
 Nasenbär 232.
 Nasolakrimalrinne 250.
 Nationaletta 168.
 Natrium 26.
 Nauplien 147.
 Nebennierenrinde 292.
 Necturus 251, 252, 253,
 261, 265, 274, 288,
 297, 298, 301, 306,
 313, 314, 317, 321.
 — maculatus 288.

 Nekton 133.
 Nelkenöl 396.
 Neoceratodus, Schema
 des Herzens 4.
 Neotenie 246f., 267,
 272f., 278, 298, 318.
 Nereis 174.
 Nervus depressor 109.
 Neurohormone 393.
 Neuromasten 254.
 Neuston 133, 200.
 Nierenkapillarsystem 6.
 Nikotin 355, 361.
 Nitella clavata 172.
 Noctiluca 165, 171, 173,
 176.
 — miliaris 166, 171.
 — scintillans 171.
 Nostoc verrucosum 201.
 Notidanidae 379.
 Nuclei funiculi 367.
 Nucleus lateralis cere-
 belli 377.
 — — tubercis 263.
 — magnocellaris prae-
 opticus 263.

 Ochsenfrosch 246, 261.
 Octavus 363f.
 Oesophagus 89.
 Ohrkanal des Fischher-
 zens 9, 51, 65, 75.
 Oikopleura albicans 154.
 Oikopleuren 154.
 Oithona plumifera 148.
 Olivenöl 294.
 Olm 247.
 Operculum 246, 256, 257,
 258.
 Operculumbewegung
 363f.
 Ophichthys imberbis 16.
 — serpens 16.
 Opisthonephros 260.
 Orang 238.
 Orbitolites 134.
 Oryzamin 249.
 Osmiumsäure 87, 200.
 Osmoregulation 249, 255,
 259.
 Osmotischer Druck 172f.
 Ostariophysen 177, 191,
 192.
 OSWALDScheFormel 144f.
- Oszillographen 369, 370.
 Oxydasereaktion 248.

 Palmitinsäure 293.
 Paludicula fuscomacu-
 lata 208.
 Pankreas 303.
 Pantodon buchholzi 204.
 Parabiose 262.
 Paramaecium 134.
 Parapinealorgan 388.
 Pars anterior 309.
 — intermedia 307.
 — nervosa 304.
 — posterior 309.
 Pavian 235, 238.
 Pedunculi cerebelli 376.
 Pelamys 378.
 Pepton 249.
 Perca flavescens 182.
 — fluviatilis 19, 32, 166,
 184, 185, 186, 391.
 — s. a. Barsch.
 Peridineen 146, 147, 153.
 Perikard 9.
 Perikardialhöhle 10, 18,
 84.
 Perikardialraum 85, 115.
 Perikardialsack 9, 18.
 Peritomicum 246.
 Permeabilität 252.
 Petromyzon fluviatilis
 346, 347.
 Petromyzonten 379.
 Pfortaderkreislauf 110.
 Pharyngealtaschen 323.
 Pharynx 89.
 — Schleimhaut 108.
 Phenol 293, 362.
 Phosphat 299.
 Phosphorsäure 263.
 Photorezeptoren 263.
 Photostatik 381.
 Phoxinus 392.
 — laevis 359, 360.
 Physa hypnorum 164.
 Physalia 197, 206, 207.
 Physiologie des Zentral-
 nervensystems der
 Fische:
 — Abtragung des Zwi-
 schenhirns 389f.
 — Erregbarkeit des Rück-
 kenmarks 355f.

- Physiologie des Zentralnervensystems der Fische:
 — Exstirpation des Corpus cerebelli 401.
 — — Tectum opticum 401.
 — — Vorderhirns 393.
 — Hemmungserscheinungen 357f.
 — Kleinhirn 372.
 — Läsionen des Kleinhirns u. Aurikeln 401.
 — — Läsionen im Mittelhirn 381f.
 — Lokomotionsbewegungen der Rückenmarksfische 346f.
 — Mittelhirn 381.
 — monosegmentale Reflexe 341f.
 — periodische Potentialschwankungen 369.
 — plurisegmentale Reflexe 343f.
 — Rückenmark 335f.
 — — als Leitungsorgan 358f.
 — Schema 342.
 — segmentale Innervation der Haut, der Muskulatur, der Chromatophoren 336f.
 — verlängertes Mark 362.
 — Vorderhirn 393.
 — Wirkung einiger Gifte auf das Rückenmark 361f.
 — Zwischenhirn 388f.
 Physoklisten 182, 183, 185, 188, 190, 196.
 Physophoren 165, 196.
 Physostomen 182, 183, 184, 185, 187.
 Pigmentmantel 195.
 Pigmentomotorische Bahnen bei Phoxinus 358, 360.
 Pigmentzellen 195, 365f.
 Pinealorgan 388.
 Pikrotoxin 362.
 Pitraforin 263.
 Pittessin 307.
 Pituitkrin 300.
 Pituitrin 263.
 Pituitrininjektion 307.
 Plagiostomen 374, 378.
 Planaria lugubris 134.
 Plankton 133, 137f.
 Planktonalgen 137.
 Planktonetta 168.
 Plantago 233.
 Plattfische 169, 311, 338, 339, 399.
 Platte Valvula 372.
 Platyrrhina 240.
 Plethodontiden 246.
 Pleurodeles 304, 305, 306.
 — Walthii 303.
 Pleuronectes flesus 341.
 — platessa 16, 19, 32, 174, 366.
 — — Herztätigkeit 37, 38.
 Pleuronectiden 338, 340, 360, 366, 393.
 Pleuston 133, 200.
 Plumatella 205.
 — emarginata 204.
 — vesicularis 204.
 Plurisegmentelle Reflexe 400.
 Pneumatophor 166, 196, 197, 206, 207.
 Polyurie 307.
 Pontosphaera huxleyi 146.
 Porcellanalarve 150.
 Potentialschwankungen 369.
 Primordium pallii 397.
 Pristiurus 21.
 — melanostomus 16.
 Prometamorphose 310, 320.
 Pronephrose 249, 255.
 Propita 206.
 Propriozeptives Erlebnis 224.
 Prostata 292.
 Protein 289.
 Proteus 251, 253, 288, 298.
 Protopathien 224.
 Protophytenplankton 147.
 Protozoen 146, 156, 219.
 Protozoenplankton 147.
 „Prügelton“ 225.
 psychischer Atavismus 227.
 Pteropoden 165, 197.
 Pterygoid 256.
 Pulsrhythmus 121.
 Pupillenreflex 382, 384.
 Radiolarien 152, 165, 167, 175, 198.
 Rädertierchen 159, 160, 165, 174, 204.
 Radium 26.
 Raja 340, 375, 376, 380.
 — asterias 16.
 — batis 9, 19, 25, 31, 32, 34, 35, 75.
 — binuculata 111.
 — blanda 25.
 — clavata 9, 19, 25, 31, 32, 34, 35, 44, 47, 75, 111, 337, 338, 340.
 — — Herz 7.
 — diaphanes 87.
 — erinacea 87, 111, 112.
 — erinocea 345.
 — undulata 374.
 — pastinaca 361.
 — punctata 116.
 — radiata 345.
 — scrabata 87.
 — rami cardiaci vagi 89.
 Rana 292, 298, 300, 301, 310.
 — catesbyana 247, 249, 298.
 — esculenta 92, 268, 310.
 — fusca 268, 288, 293.
 — pipiens 247, 249, 301.
 — temporaria 174, 200, 252, 263, 264, 290, 294, 310, 320.
 — — Laichklumpen 200.
 RATHKESche Tasche 303.
 Ratte 220, 224, 231, 232, 320.
 Rautengrube 109.
 Refraktäre Phase 80.
 Regenbogenforelle 182.
 Regenwurm 232, 268, 348, 352.

- Reizintervall 46.
 Reizschwelle 68.
 Reptilien 19, 29, 42, 47, 108, 225f., 262.
 Retinamelanophoren 263.
 Rezeptoren 191.
 Rheobase 68, 107.
 Rhina squatina 25.
 Rhinidae 379.
 Rhizopod 163.
 Rhizophysa philiformis 196.
 Rhomboidichtys 338, 341.
 Rindenknoten 367.
 Rindenhypertrophie 302.
 Rippenmolche 288.
 Riesenhai 176.
 Rivularia echinulata, Verteilung im Plöner See 142.
 Ringerlösung 27.
 Rochen 15, 17, 29, 30, 32f., 39, 40, 41, 54, 56, 60, 64, 65, 66, 83, 85, 104, III, II4, 337f., 361, 366f., 374, 375, 376, 379f., 383, 395, 400.
 Rochen s. a. Raja.
 Rochenherz 51.
 Rostrum 150.
 Rotator 134.
 Rotatorien 155, 156, 158, 162.
 Rotfedern 187.
 Rubidiumchlorid 26.

 Saccharin 232.
 Sagitta 136, 153.
 Salamander 288, 303, 306, 311, 313, 317, 318.
 Salamanderlarven 253, 264f., 271, 304, 305.
 Salamandra maculata 256, 293, 305.
 — maculosa 250.
 Salamandriden 246, 306.
 Salizylsäure 292.
 Salmo 112.
 — fario 19, 32, 48, 184.
 — — Rhythmus des Herzens 57.
 Salmo hucho 184.
 — iredeus 182, 184.
 Salmoniden 182, 183, 184.
 Salvelinus fontinalis 6.
 Salzgehalt 172f.
 Salzlösung 260.
 Saprolegnia 283.
 Sarda sarda 16, 17.
 Sargassum 201.
 Sauerstoff 183, 184.
 Säugerschilddrüse 314.
 Sayomyia 135, 165, 166.
 Scenedesmus 134.
 — caudatus 137.
 — obtusus 175.
 Schaumfloß 207.
 Schaumnester 208.
 Schilddrüse 249, 250, 264, 280f., 287, 289f., 292f., 297, 298, 301f., 310f.
 — Verfüttern 245.
 — von Ambystoma jefersonianum 313.
 Schilddrüsenepithel 312.
 Schilddrüsenexstirpation 285.
 Schilddrüsenhormon 284, 285.
 — Abänderung seiner Wirksamkeit durch verschiedene Substanzen, Beispiele 293—295.
 Schildkröte 32, 38, 95, 97, 223, 283.
 — Verhaltensformen 226, 227.
 Schildkrötenherz s. Schildkröte 101.
 Schimpanse 238.
 Schizotypische Arten 157.
 Schlagumkehr 54.
 Schlangen 354.
 Schleie 25, 44, 45, 60, 62, 63, 86, 89, 90, 118, 344, 348.
 Schluckmechanismus 182.
 Schmalkopf 17.
 Schmetterlingsfisch s. a. Pantodon buchholzi 204.
 Schnappschildkröte 225.
 Scholle s. a. Pleuronectes platessa 17, 169, 366, 378.
 Schwanzflosse, Gefäßversorgung 119, 120.
 — — Strömungsgeschwindigkeit 120, (Tab.) 121.
 Schwebefortsatz 151, 198f.
 Schwebemechanismus 176.
 Schweben der Wasserorganismen 131.
 — — — aktive Bewegung 137f.
 — — — Auftrieb durch Flüssigkeiten 200.
 — — — durch Gas 200.
 — — — Außenfaktoren 139f.
 — — — Autotomie und Regeneration 153.
 — — — Bedingungen 133.
 — — — Cyklomorphosen 155.
 — — — Fett als Schwebemittel 175f.
 — — — Floßprinzip 205.
 — — — Formwiderstand 136.
 — — — Gallert als Schwebemittel 174.
 — — — Gasschweber 196f.
 — — — Herabsetzung des Übergewichts 152.
 — — — mit Hilfe von leichten Flüssigkeiten; Gallerte, Gase 165f.
 — — — morphologische Anpassung an das Leben im freien Wasserraum 147.
 — — — Reaktion des Zellsaftes (Tab.) 172.
 — — — Schweber 145, 163f.
 — — — Schwimmblasen 193f.

- Schweben der Wasserorganismen:
 — — — Schwimmer 145.
 — — — Verteilung im Wasserraum 153.
 Schwebevakuolen 168.
 Schwefelsäure 203.
 Schwellenerregung 98f.
 Schwimmblase bei *Corethra* 193.
 — der Fische 177, 197.
 — — — Änderung der Zusammensetzung der Gase des Barsches (Tab.) 183.
 — — — Druckverhältnisse 181.
 — — — Gasgemisch 180.
 — — — Gasspannungsverhältnisse 180.
 — — — Nerven 189.
 — — — „Oval“ 188.
 — — — Schwimmblaseninhalte bei verschiedenen Fischen (Tab.) 182.
 — — — Volumregulation 189f.
 Schwimmblasenprinzip 201.
 Schwimmblasenvolumen 178f.
 Schwimmgürtelprinzip 204f.
 Schwimmgürtelstato-
 blast 204.
 Schwimmkäfer 200.
 Schwimmwanzen 200.
 Sciaenidae 177.
 Scomber scomber 16, 17, 146, 378.
 Scorpaena 29.
 — porcuss 395.
 — scorfa 19, 32, 48.
 Scyllioskimus canicula 59, 97, 355.
 Scyllium 340, 341, 342, 344, 347, 376, 396.
 — canicula 19, 22, 25, 31, 35, 41, 47, 48, 49, 53, 54, 55, 67, 68, 69, 80, 86, 87, 89, 90, 104, 107, 108, 112, 113, 118, 357, 368, 369, 374, 386, 394, 395.
 Scyllium canicula, Elektrogramm und Kontraktionskurve 86.
 — — Gehirn 372.
 — — Herzfähigkeit 43, 44, 82, 97, 102, 103, 105.
 — catulus 25, 29, 336, 357, 374, 377.
 — stellare 48.
 Seelöwen 231.
 Seeteufel 17, 59.
 Seewiesel s. a. Motella 19, 32.
 Seitenliniensystem 191.
 Seitenorgan 248.
 Selachier 25, 26, 44, 54, 87, 117, 353, 378, 382, 384.
 — Herz 15.
 — Schema des Blutkreislaufes 5.
 — — — des Kiemenblutlaufes 5.
 Selachierembryonen 21.
 Semiambystoma 278, 279, 284, 285, 291.
 Sergestes 148.
 Serranidae 189.
 Serranus 190.
 — cabrilla 182.
 — scriba 16, 17.
 Sichelklappen 11.
 Silicoflagellaten 152.
 Siloriden 177, 191.
 Silurus glanis, Bulbus arteriosus 9.
 — glanus 112.
 Sinnesphysiologie 220.
 Sinoventrikularer Rhythmus 51.
 Sinus 3f., 6f., 11f., 47, 70.
 — tenosus 6.
 Sinusextrasystole 71.
 Siphonophoren 165, 166, 176, 196, 197, 206, 207.
 Siredon pisciformis 246.
 Siren 253, 288, 297, 298.
 Skatol 396.
 Solea 338, 341.
 Somatocyste 176.
 Sonnenbarsch 362.
 Spärien 310.
 Spatangus purpureus 135.
 Spermatogenese 246.
 Spermatophoren 301.
 Spezifisches Gewicht des Menschen 197.
 — — des Protoplasmas 132f., (Tab.) 134.
 Sphaerozoum 167.
 Sphinktes 187f.
 Spina 161.
 Spinatidae 379.
 Spiraculum 267f.
 Spiralis Flemingii 165.
 Spirogyra 268.
 Spirula australis 197.
 Spöke s. Chimaera 10, 16, 17.
 Spontaneität 398.
 Squalus acanthias 87.
 Squalius cephalus 386, 394.
 Squatina angelus 15.
 Staatsqualle 176.
 STANNIUSSCHE Ligatur 32, 34, (Tab.) 35, (Tab.) 36, (Tab.) 37, (Tab.) 38, (Tab.) 39, 54, 91, 104.
 Stapeldrüse 317.
 Statoblasten 204, 205.
 Staurastrum cuspidatum 175.
 Stauungsdrüse 317, 320.
 Stearin 293.
 Stephanomia bijuga 166.
 Stichling 224, 362, 372, 382, 397.
 Stör 347.
 Strontium 26.
 Strychnin 361, 362.
 Sulfat 299.
 Süßwasseralgae 174, 200.
 Süßwasserfische 208.
 Sympathieauswirkung 93.
 Synaphobranchus pinna-
 tus 182.
 Synchronismus 115.
 Synergisierung 374.
 Systole 29, 42f., 59, 69, 71, 74f.
 Systolischer Druck 116.

- Taeniatus 320.
 Tastorgan 196.
 Tectum opticum 372, 382f.
 Teichmolch 308, 310.
 Telencephalon 383, 393.
 Teleostier 87, 174, 336, 347, 353, 355, 363, 372, 373, 378, 381, 384, 387, 393, 395.
 — Herz 15.
 Telestes 83.
 — muticellus 22, 109.
 Tetanus 80, 359.
 Thalamus 222, 227, 234, 388.
 Thalassicola 167, 169, 170.
 — pelagica 166.
 Thalli 201.
 Thoriumnitrat 26.
 Thrombozyten 261.
 Thunfisch 378.
 Thunnus 378.
 Thymektomie 321.
 Thymus 261, 302, 321f.
 Thymusvergiftung 324.
 Thyreoglobulin 289, 290.
 Thyreoidea 280, 286, 297, 317.
 Thyreoidin 285, 288, 289, 308.
 Thyreoidininjektion 309.
 Thyreotropes Hormon 318.
 Thyroxin 280, 281, 284, 287, 289, 290, 302, 308, 309, 318.
 Thyroxinjodid 302.
 Tiefseemaränen 188.
 Tigermolch 267.
 Tigersalamander 317.
 Tigrinum-Larven 291.
 Tinca 190, 191.
 — vulgaris 19, 32, 36, 48, 90, 91, 106, 118, 182.
 — elektrische Reizung des Herzens 76, 77, 78.
 — — Herz 28.
 — — Herztätigkeit 62, 63, 65, 92.
 — — schematische Darstellung des Ablaufes der Herztätigkeit usw. 80.
 Tintenfischschulp 197.
 Tonus 401.
 Tonusfunktion 82.
 Torpedineen 34, 35, 50, 60, 69, 75, 84, 86, 89, 107.
 Torpedo 112, 340, 347, 375, 380.
 — marmorata 24, 31, 86, 374.
 — — -Herz 9.
 — ocellata 6, 13, 24, 31, (Tab.) 50, 59, 395.
 — — Extrasystole 76.
 — — Herz 12.
 — — Kammertätigkeit 45, 46.
 — — Schnitte durch die Herzkammer 14.
 Tracheenblase 193.
 Tracheensystem 193f.
 Trachurus 16, 17.
 Tracti olfactorii 396.
 — tecto bulbares rectus und cruciatus 381.
 Tractus cerebellomotorius cruciatus und rectus 378.
 — mesencephalo-cerebellaris 373, 380f.
 — olivo-cerebellaris 372.
 — pallidi 393.
 — spino-cerebellaris 372.
 Transplantate 258.
 Transporttheorie von ARON 314.
 TRAUBE-HERINGSche Wellen 116.
 Traubenzucker 26, 396.
 Traumatisation 356.
 Trigla 353.
 — corax 360, 365, 366.
 — gurnardus 382, 395.
 — hirundo 19, 32.
 Triglididae 177.
 Trigonidae 379.
 Triposolenia 147, 149.
 Triton 246, 248, 250, 252, 254, 255, 260, 261, 264, 265, 287, 288, 303f., 310, 311, 320.
 — alpestris 267.
 Triton cristatus 252, 268, 303.
 — viridescens 255, 266, 287, 301, 306, 307.
 Truncus arteriosus 4, 8, 15, 18, 29, 47, 85, 112, 116.
 Trutta fario 59, 379.
 Trygon 375, 376, 380, 382.
 — pastinaca 374.
 — violaceus 13, 15, 16, 17.
 Trygon vulgaris 253, 361, 395.
 Trypsin 262.
 Tryptophanin 281.
 Tuberculum acusticum 367, 370.
 Tunicaten 152, 165.
 Turbulenz 141f.
 Typhlomalge 253, 298, 302.
 Tyrosin 290, 291.
 UEXKÜLLSches Dehnungsgesetz 352.
 Uranoscopus scaber 16.
 Uranyl nitrat 26.
 Urethan 289.
 Urodelen 245, 246, 280, 287, 291, 301, 310, 311, 322, 323.
 Urodelenlarven 251.
 Utrikulus 191.
 Vagus 18, 89f.
 Vaguserregung 90f., 100f., 106f.
 — negativ bathmotrope Wirkung 104, 108.
 — — inotrope Wirkung 100f., 104f., 106f., 107, 108.
 Vagusfasern 88.
 Vagustonus 90f.
 Vakuolen 391.
 Vakuolenapparat 167.
 Vakuolenflüssigkeit 171.
 Valonia cerebelli 373f., 387, 388.
 — macrophysa 172, 173.
 — ventricosa 172.

- VAN'T HOFFSche Regel 97.
 Vasopressin 263.
 Velella 176, 206, 207.
 Vena caudalis 118.
 — cava posterior 6.
 — intercostalis 118.
 — portae 6.
 Venae abdominales 6.
 — cardinales anteriores 6.
 — hepaticae 6.
 — jugulares 6.
 — pulmonales 6.
 — — posteriores 6.
 — renales advehentes 6.
 — — revehentes 6.
 ventrikuläre Automatie 68.
 vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere 219f.
 — Erlernen von Bewegungen 225f.
 — Füchse 230.
 — Marder 230.
 — Versuche bei Affen 229, 233, 237, 238.
 — — — — und Kind 235, 236.
 — — — Bären 232, 235, 236.
 — — — Hunden 227f., 237.
- vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere:
 — Versuche bei Meer-schweinchen 233.
 — — — Nagetieren 233.
 — — — Ratten 235.
 — — — Reptilien 226, 227, 230.
 — — — Schimpansen 235, 236.
 — — mit Schnur und Hilfsschnur an verschiedenen Affen 238f.
 — Wahrnehmung und Erregtheit 221f.
 — Ziegen 233.
 Vigantol 293.
 Viskosität 140, 144.
 — des Wasser 153.
 Vögel 290.
 Volumenregulation 191, 192.
 Vorhof 3f.
- Wal 197.
 Wahldressur bei Fischen 221.
 Waschbär 232.
 Wasserbewegung 141.
 „Wasserblüte“ 200, 201f.
 Wasserfrosch 174.
 Wassermilbe 136.
- Wasserorganismen 131.
 — spezifisches Gewicht des Protoplasmas (Tab.) 134.
 Wasserschildkröte 197.
 Wasserstrahlpumpe 179, 196.
 WEBERSche Knöchelchen 177, 192.
 WEBERScher Apparat 191, 192, 193.
 Wegerich 233.
 Weißfisch 118, 121, 344, 348.
 WENCKEBACHSche Periode 50.
 — Periodik 102.
 Windkessel 9.
 Wirbeltiere 2, 3.
 WOLFFScher Gang 261.
 Wuchshormon 300.
 Würmer 165.
 Wurmlarve 149, 150.
- Zähigkeit des Wassers (Tab.) 140.
 Zellsaftvakuolen 171.
 Zelloid 225.
 Zitterrochen 347.
 Zoarces viviparus 19, 32, 38.
 Zucker 252.
 Zystin 291.

Inhalt der Bände I—XI.

I. Namenverzeichnis.

	Band	Seite
Bachmann, F. (Leipzig). Das Saftsteigen der Pflanzen . . .	I	343—379
Balss, H. (München). Wanderungen bei Decapoden (Crustaceen) . . .	6	305—326
Biedermann, W. (Jena). Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. I. <i>Die Histophysiologie der typischen Hautgewebe</i> . II. <i>Die Hautfärbung der Fische, Amphibien, Reptilien</i> . . .	I	I—342
— Histochemie der quergestreiften Muskelfasern . . .	2	416—504
— Vergleichende Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. IIIa: <i>Stützende und schützende Integumentalorgane niederer Wirbeltiere (Hautskelette)</i> , IIIb: <i>Das Federkleid der Vögel</i> . . .	3	354—541
— IV. <i>Das Haarkleid der Säugetiere</i> . . .	4	360—680
— V. <i>Die Hautsekretion</i> . . .	6	426—558
Boresch, K. (Tetschen-Liebwerd). Über Ertragsgesetze bei Pflanzen . . .	4	130—204
v. Brand, Th. (Hamburg). Das Leben ohne Sauerstoff bei wirbellosen Tieren . . .	10	37—100
Brauner, L. (Jena). Die Blaauwsche Theorie des Phototropismus . . .	2	95—115
Brücke, E. Th. (Innsbruck). Vergleichende Physiologie des Erregungsvorganges . . .	6	327—425
Buchner, P. (Breslau). Ergebnisse der Symbioseforschung. I. <i>Die Übertragungseinrichtungen</i> . . .	4	I—129
du Buy, H. G. und E. Nuernbergk (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I.	9	358—544
— Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II.	10	207—322
Feinschmidt, O. und D. Ferdmann (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
Ferdmann, D. und O. Feinschmidt (Charkow). Der Winterschlaf	8	I—75
Fischel, Werner (Münster [Westfalen]). Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere	11	219—243
Fraenkel, Gottfried (Frankfurt a. M.). Die Wanderung der Insekten	9	I—238
Gicklhorn, J. (Prag). Elektive Vitalfärbungen. Probleme, Ziele, Ergebnisse, aktuelle Fragen und Bemerkungen zu den Methoden	7	549—685
Goldschmidt, R. (Berlin-Dahlem). Die zygotischen sexuellen Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung	2	554—683
Gradmann, H. (Erlangen). Das Winden und Ranken der Pflanzen	5	168—218
Hilzheimer, M. (Berlin). Die Wanderungen der Säugetiere	5	219—289
Jacobs, M. H. (Philadelphia). The Permeability of the Erythrocyte	7	I—55
— W. (München). Der Golgische Binnenapparat. Ergebnisse und Probleme	2	357—415
— Werner (München). Das Schweben der Wasserorganismen	11	131—218

	Band	Seite
Just, Günther (Greifswald). Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst eine meinleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen)	10	566—624
Kaho, H. (Tartu [Dorpat]). Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze	1	380—406
Katz, D. (Rostock). Sozialpsychologie der Vögel	1	447—478
Kiesel, A. (Moskau). Der Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß	2	257—310
Klein, Bruno M. (Wien). Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion, Koordination und Formenbildung mit besonderer Rücksicht der Ciliaten	8	76—179
Kolbe, R. W. (Berlin-Dahlem). Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen	8	221—348
Krijgsman, B. J. (Buitenzorg, Java). Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen	9	292—357
Mangold, O. (Berlin-Dahlem). Das Determinationsproblem. I. <i>Das Nervensystem und die Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien</i>	3	152—227
— II. <i>Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung</i>	5	290—404
— III. <i>Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration</i>	7	193—403
Marx, Lore (Kopenhagen). Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls	11	244—334
Nuernbergk, E. und H. G. du Buy (Utrecht). Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I.	9	358—544
— — Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. II.	10	207—322
Parker, G. H. (Cambridge [Mass.], U. S. A.). The Movements of the Retinal Pigment	9	239—291
Prianischnikow, D. N. (Moskau). Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen	1	407—446
Schaede, R. (Breslau). Die Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkernes in der Ruhe und in der Teilung	5	1—28
Scharnke, Hans (München). Die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel	10	177—206
Scheuring, L. (München). Die Wanderungen der Fische. I.	5	405—691
— Die Wanderungen der Fische. II.	6	4—304
Schratz, E. (Berlin-Dahlem). Die „Manoiloff-Reaktion“. Ihre chemische und physiologische Begründung	3	228—264
Seybold, A. (Köln a. Rh.). Die pflanzliche Transpiration. I.	5	29—165
— Die pflanzliche Transpiration. II.	6	559—731
Singer, L. (München). Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems	7	56—117
von Skramlik, E. (Freiburg i. B.). Die Milz. Mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes	2	505—553
— Emil (Jena). Über den Kreislauf bei den Fischen	11	1—130
Stark, P. (Breslau). Das Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Erfahrungen	2	1—94
Steiner, A. (Bern). Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten	10	156—176
Stern, C. (Berlin-Dahlem). Fortschritte der Chromosomentheorie der Vererbung	4	205—359

	Band	Seite
Stocker, O. (Bremerhaven). Das Halophytenproblem . . .	3	265—353
ten Cate, Jan (Amsterdam). Physiologie des Zentralnervensystems der Fische	II	335—409
Verzár, F. (Basel). Die Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung	IO	101—155
Wachs, H. (Rostock). Die Wanderungen der Vögel . . .	I	479—637
Weiss, P. (Wien). Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung („Abstimmung“) zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (Nach experimentellen Ergebnissen)	3	1—151
v. Wettstein, F. (Göttingen). Die Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich	2	311—356
Wetzel, K. (Leipzig). Die chemischen Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. <i>Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung</i>	7	404—548
— II. <i>Die oxydoreduktive Phase</i>	IO	323—565
Winkler, K. (Breslau). Vergleichende Pathologie der Geschwülste	5	692—796
Winterstein, H. (Breslau). Wilhelm Biedermann †	6	1—3
Wunder, W. (Breslau). Brutpflege und Nestbau bei Fischen	7	118—192
— Nestbau und Brutpflege bei Amphibien	8	180—220
— Nestbau und Brutpflege bei Reptilien	IO	1—36
Zimmermann, W. (Tübingen). Die Georeaktionen der Pflanze	2	116—256

II. Sachverzeichnis.

Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau) . .	I	407—446
Amphibien, Determinationsproblem. Das Nervensystem und die Sinnesorgane. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem) . . .	3	152—227
Amphibien, Nestbau und Brutpflege. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Arbeitsteilung bei Insektenstaaten, neuere Untersuchungen über die . . . (A. STEINER, Bern)	IO	156—176
Atmung der Vögel, Bedeutung der Luftsäcke für die . . . (HANS SCHARNKE, München)	IO	177—206
Axolotls, Bedingungen für die Metamorphose des . . . (LORE MARX, Kopenhagen)	II	244—334
Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel. (HANS SCHARNKE, München).	IO	177—206
Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung. (F. VERZÁR, Basel)	IO	101—155
Bedingungen für die Metamorphose des Axolotls. (LORE MARX, Kopenhagen)	II	244—334
Biedermann, W. (H. WINTERSTEIN, Breslau)	6	1—3
Biologischer Kohlehydratabbau, die chemischen Vorgänge. II. Die oxydoreduktive Phase. (KARL WETZEL, Leipzig) .	IO	323—565
Blaauwsche Theorie des Phototropismus. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Brutpflege und Nestbau der Fische (W. WUNDER, Breslau)	7	118—192
Brutpflege und Nestbau bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Brutpflege und Nestbau bei Reptilien. (W. WUNDER, Breslau)	IO	1—36
Ciliaten, Das Ciliensystem in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formenbildung mit besonderer Berücksichtigung der . . . (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179

	Band	Seite
Ciliensystem, in seiner Bedeutung für Locomotion und Koordination und Formbildung mit besonderer Berücksichtigung der Ciliaten. (BRUNO M. KLEIN, Wien)	8	76—179
Chemische Vorgänge beim biologischen Kohlehydratabbau. I. Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
— II. Die oxydoreduktive Phase. (K. WETZEL, Leipzig)	10	323—565
Chromosomenaberrationen, Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und . . . beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	2	
Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	10	566—624
Crustaceen, Wanderungen bei Decapoden. (H. BALSS, München)	4	205—359
Decapoden, Wanderungen (Crustaceen). (H. BALSS, München)	6	305—326
Determinationsproblem. I. Nervensystem und Sinnesorgane der Seitenlinie unter spezieller Berücksichtigung der Amphibien. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	6	305—326
— II. Die paarigen Extremitäten der Wirbeltiere in der Entwicklung. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
— III. Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Diatomeen, Grundlinien einer allgemeinen Ökologie. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	7	193—403
Elektive Vitalfärbungen. (J. GICKLHORN, Prag)	8	221—348
Ergebnisse der Symbioseforschung. Übertragungseinrichtungen. (P. BUCHNER, Breslau)	7	549—685
Erregungsvorgang, vergleichende Physiologie. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	4	1—129
Erregungsspezifität und Erregungsresonanz. Grundzüge einer Theorie der motorischen Nerventätigkeit auf Grund spezifischer Zuordnung zwischen zentraler und peripherer Erregungsform. (P. WEISS, Wien)	6	327—425
Erscheinung der Heteroploidie, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	3	1—151
Ertragsgesetze bei Pflanzen. K. BORESCH, Tetschen-Liebertsdorf)	2	311—356
Erythrocyte, The Permeability of. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	4	130—204
Extremitäten der Wirbeltiere, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	7	1—55
Faktorenkoppelung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	5	290—404
Fische, Brutpflege und Nestbau. (W. WUNDER, Breslau)	10	566—624
— die Wanderungen. 1. Teil. (L. SCHEURING, München)	7	118—192
— 2. Teil	5	405—691
Fische, Physiologie des Zentralnervensystems der . . . (JAN TEN CATE, Amsterdam)	6	4—304
Fischen, Über den Kreislauf bei den . . . (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	335—409
Fortschritt der Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	11	1—130
Fortschritt der Chromosomentheorie der Vererbung. (C. STERN, Berlin-Dahlem)	4	205—359
Ergebnisse der Biologie XI.		28

	Band	Seite
Georeaktionen der Pflanzen. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
Geschlechtsbestimmung, Theorie und die zygotischen sexuellen Zwischenstufen. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683
Geschwülste, vergleichende Pathologie. (K. WINKLER, Breslau).	5	692—796
Golgischer Binnenapparat, Ergebnisse und Probleme. (W. JACOBS, München)	2	357—415
Grundlinien einer allgemeinen Ökologie der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Halophytenproblem. (O. STOCKER, Bremerhaven)	3	265—353
Harnstoff im Haushalt der Pflanze und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau)	2	257—310
Heteroploidie, Erscheinungen, besonders im Pflanzenreich. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Histochemie der quergestreiften Muskelfasern. (W. BIEDERMANN, Jena).	2	416—504
Insekten, Die Wanderung der. (GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.)	9	1—238
Insektenstaaten, neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. (A. STEINER, Bern)	10	156—176
Integument der Wirbeltiere, vergleichende Physiologie. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Kohlehydratabbau, biologischer; die chemischen Vorgänge.		
I. Die einleitenden Prozesse der biologischen Zuckerspaltung	7	404—548
II. Die oxydoreduktive Phase. (K. WETZEL, Leipzig)	10	323—565
Kolloidchemie des pflanzlichen Zellkerns in der Ruhe und in der Teilung. (R. SCHAEDE, Breslau).	5	1—28
Kreislauf, Über den ... bei den Fischen (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	1—130
Leben ohne Sauerstoff bei wirbellosen Tieren. (TH. v. BRAND, Hamburg)	10	37—100
Luftsäcke, Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung der Vögel. (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Manoiloff-Reaktion, ihre chemische und physiologische Begründung. (E. SCHRATZ, Berlin-Dahlem)	3	228—264
Membranen, Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Mendelismus. Faktorenkopplung, Faktorenaustausch und Chromosomenaberrationen beim Menschen. (Nebst einem einleitenden Abschnitt zu Fragen des höheren Mendelismus beim Menschen.) (GÜNTHER JUST, Greifswald)	10	566—624
Metamorphose des Axolotls, Bedingungen für die ... (LORE MARX, Kopenhagen)	11	244—334
Milz, mit besonderer Berücksichtigung des vergleichenden Standpunktes. (E. v. SKRAMLIK, Freiburg i. Br.)	2	505—553
Movements of the Retinal Pigment. (G. H. PARKER, Cambridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Muskelfasern, Histologie der quergestreiften. (W. BIEDERMANN, Jena).	2	416—505

	Band	Seite
Nervensystem und Sinnesorgane, Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	3	152—227
Nestbau und Brutpflege bei Amphibien. (W. WUNDER, Breslau)	8	180—220
Nestbau und Brutpflege bei Reptilien. (W. WUNDER, Breslau)	10	1—36
Neuere Ansichten über die Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Neuere Untersuchungen über die Arbeitsteilung bei Insektenstaaten. (A. STEINER, Bern)	10	156—176
Nitrate und Nitrite, Ammoniak als Stickstoffquelle für höhere Pflanzen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau) . .	1	407—446
Ökologie, Grundlinien einer allgemeinen, . . . der Diatomeen. (R. W. KOLBE, Berlin-Dahlem)	8	221—348
Pathologie, vergleichende, der Geschwülste. (W. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Permeabilität von nichtlebenden und lebenden Membranen. (B. J. KRIJGSMAN, Buitenzorg, Java)	9	292—357
Permeability of the Erythrocyte. (M. H. JACOBS, Philadelphia)	7	1—55
Pflanzen, Ammoniak, Nitrate und Nitrite als Stickstoffquellen. (D. N. PRIANISCHNIKOW, Moskau)	1	407—446
— Ertragsgesetze. (K. BORESCH, Tetschen-Liebwerd) . .	4	130—204
Pflanzenreich, die Erscheinungen der Heteroploidie. (F. v. WETTSTEIN, Göttingen)	2	311—356
Pflanze, Georeaktion. (W. ZIMMERMANN, Tübingen)	2	116—256
— der Harnstoff im Haushalt der Pflanzen und seine Beziehung zum Eiweiß. (A. KIESEL, Moskau)	2	257—310
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Pflanzen, Phototropismus und Wachstum. II. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322
Pflanzen, das Winden und Ranken. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	166—218
— Reizleitungsproblem. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
— Saftsteigen. (F. BACHMANN, Leipzig)	1	343—379
Pflanzliche Transpiration. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a. Rh.)	5	29—165
— II. Teil	6	559—731
Pflanzlicher Zellkern, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—28
Pflanzenzelle, das Verhalten gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Phototropismus, die Blaauwsche Theorie. (L. BRAUNER, Jena)	2	95—115
Phototropismus und Wachstum der Pflanzen. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Phototropismus und Wachstum bei Pflanzen. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322
Physiologie des Zentralnervensystems der Fische (JAN TEN CATE, Amsterdam)	11	335—409
Physiologie, vergleichende, des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—425
— vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342

	Band	Seite
Physiologie, vergleichende, des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIEDERMANN, Jena). (Fortsetzung)	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Ranken und Winden der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Reizleitungsproblem bei den Pflanzen im Lichte neuerer Er- fahrungen. (P. STARK, Breslau)	2	1—94
Reptilien, Nestbau und Brutpflege. (W. WUNDER, Breslau)	10	1—36
Retinal Pigment, The Movements of. (G. H. PARKER, Cam- bridge [Mass.], U. S. A.)	9	239—291
Saftsteigen der Pflanzen. (F. BACHMANN, Leipzig)	1	343—379
Salze, das Verhalten der Pflanze gegen. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Säugetiere, ihre Wanderungen. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Schweben der Wasserorganismen (WERNER JACOBS, Mün- chen)	11	131—218
Sozialpsychologie der Vögel. (D. KATZ, Rostock)	1	447—478
Symbioseforschung, Übertragungseinrichtungen. (P. BUCH- NER, Breslau)	4	1—129
Theorie der motorischen Nerventätigkeit. Erregungspezi- fität und Erregungsresonanz. (P. WEISS, Wien)	3	1—151
Transpiration, pflanzliche. I. Teil. (A. SEYBOLD, Köln a. Rh.)	5	29—165
— II. Teil	6	559—731
Über den Kreislauf bei den Fischen. (EMIL VON SKRAMLIK, Jena)	11	1—130
Übertragungseinrichtungen, Ergebnisse der Symbiosefor- schung. (P. BUCHNER, Breslau)	4	1—129
Vergleichende Pathologie der Geschwülste. (K. WINKLER, Breslau)	5	692—796
Vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie des Zentralnervensystems. (L. SINGER, München)	7	56—117
— Physiologie des Integuments der Wirbeltiere. (W. BIE- DERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— —	4	361—680
— — Hautsekretion	6	427—558
— Physiologie des Erregungsvorganges. (E. TH. BRÜCKE, Innsbruck)	6	327—426
Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der Wirbeltiere. (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen])	11	219—243
Verhalten der Pflanzenzelle gegen Salze. (H. KAHO, Tartu [Dorpat])	1	380—406
Verhaltens der Wirbeltiere, Vergleichende Untersuchung des . . . (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen])	11	219—243
Vitalfärbungen, elektive. (J. GICKLHORN, Prag)	7	549—685
Vitamine, Bedeutung der Vitamine in allgemein biologischer Beziehung. (F. VERZÁR, Basel)	10	101—155
Vögel, die Bedeutung der Luftsäcke für die Atmung (HANS SCHARNKE, München)	10	177—206
Vögel, Sozialpsychologie. (D. KATZ, Rostock)	1	447—478
Wachstum und Phototropismus der Pflanzen. I. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	9	358—544
Wachstum und Phototropismus der Pflanzen. II. (H. G. DU BUY und E. NUERNBERGK, Utrecht)	10	207—322

	Band	Seite
Wanderungen der Fische. I. Teil. (L. SCHEURING, München)	5	405—691
— — — II. Teil	6	4—304
— der Vögel. (H. WACHS, Rostock)	1	479—637
Wanderung bei Decapoden (Crustaceen). H. BALSS, München)	6	307—326
— der Säugetiere. (M. HILZHEIMER, Berlin)	5	219—289
Wanderungen der Insekten. (GOTTFRIED FRAENKEL, Frankfurt a. M.)	9	1—238
Wasserorganismen, Das Schweben der . . . (WERNER JACOBS, München)	11	131—218
Winden und Ranken der Pflanzen. (H. GRADMANN, Erlangen)	5	168—218
Winterschlaf, Der . . . (D. FERDMANN und O. FEINSCHMIDT, Charkow)	8	1—75
Wirbellose Tiere, das Leben ohne Sauerstoff bei. (TH. v. BRAND, Hamburg)	10	37—100
Wirbeltiere, paarige Extremitäten. Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem)	5	290—404
Wirbeltiere, Vergleichende Physiologie des Integuments. (W. BIEDERMANN, Jena)	1	1—342
— Fortsetzung	3	354—541
— Fortsetzung	4	361—680
— Fortsetzung. Hautsekretion	6	427—558
Wirbeltiere, Vergleichende Untersuchung des Verhaltens der . . . (WERNER FISCHEL, Münster [Westfalen]) . . .	11	219—243
Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration. Determinationsproblem. (O. MANGOLD, Berlin-Dahlem) . . .	7	193—403
Zellkern, pflanzlicher, die Kolloidchemie. (R. SCHAEDE, Breslau)	5	1—29
Zentralnervensystems der Fische, Physiologie des . . . (JAN TEN CATE, Amsterdam)	11	335—409
Zentralnervensystem, vergleichende Betrachtung der pathologischen Anatomie und Physiologie. (L. SINGER, München)	7	56—117
Zuckerspaltung, die einleitenden Prozesse der biologischen. Kohlehydratabbau. (K. WETZEL, Leipzig)	7	404—548
Zygotische sexuelle Zwischenstufen und die Theorie der Geschlechtsbestimmung. (R. GOLDSCHMIDT, Berlin-Dahlem)	2	554—683

Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Herausgegeben von Professor **J. E. W. Ihle**, Amsterdam, Professor **P. N. van Kampen**, Leiden, Professor **H. F. Nierstrasz**, Utrecht, Professor **J. Versluys**, Wien. Aus dem Holländischen übersetzt von G. Chr. Hirsch, Lektor in Utrecht. Mit 937 Abbildungen. VIII, 906 Seiten. 1927. RM 66.—, gebunden RM 68.40*

Vorlesungen über vergleichende Anatomie.

Von **Otto Bütschli** †, Professor der Zoologie in Heidelberg.

1. Lieferung: **Einleitung; vergleichende Anatomie der Protozoen; Integument und Skelet der Metazoen.** Mit den Textfiguren 1—264. VIII, 401 Seiten. 1910. Unveränderter Neudruck 1928. RM 36.—*
2. Lieferung: **Allgemeine Körper- und Bewegungsmuskulatur; elektrische Organe und Nervensystem.** Mit den Textfiguren 265 bis 451. IV, 244 Seiten. 1912. Unveränderter Neudruck 1921. RM 9.—*
3. Lieferung: **Sinnesorgane und Leuchtorgane.** Mit den Textfiguren 452—722. 289 Seiten. 1921. Unveränderter Neudruck 1925. RM 24.—*
4. Lieferung: **Ernährungsorgane.** Herausgegeben von **F. Blochmann**, Tübingen, und **C. Hamburger**, Heidelberg. Mit den Textfiguren 1—274. IV, 380 Seiten. 1924. RM 27.—*
5. Lieferung: **Leibeshöhle.** Überarbeitet und herausgegeben von **C. Hamburger**, Heidelberg. Mit den Textfiguren 275—389. IV, 110 Seiten. 1931. RM 16.80*
6. Lieferung: **Atemorgane.** Überarbeitet und herausgegeben von **C. Hamburger**, Heidelberg, unter Mitwirkung von **F. Blochmann** †, Tübingen, und **W. v. Buddenbrock**, Kiel. Mit den Textfiguren 390—650. IV, 210 Seiten. 1934. RM 32.—

In Vorbereitung:

7. Lieferung: **Blutgefäßsystem.**
 8. Lieferung: **Exkretions- und Geschlechtsorgane.**
-

Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere unter Berücksichtigung seiner Funktion.

Von Dr. **Bertil Hanström**, Dozent der Zoologie an der Universität Lund. Mit 650 Abbildungen. XI, 628 Seiten. 1928. RM 76.—, gebunden RM 78.60*

Übungen aus der vergleichenden Physiologie.

Atmung, Verdauung, Blut, Stoffwechsel, Kreislauf, Nervensystem. Von **Hermann J. Jordan**, Utrecht. Unter Mitwirkung von G. Chr. Hirsch, Utrecht. Mit 77 Abbildungen. VIII, 272 Seiten. 1927. RM 18.—*

Anatomie und Physiologie der Capillaren.

Von **August Krogh**, Professor der Zoophysiology an der Universität Kopenhagen. Zweite Auflage. Ins Deutsche übertragen von Dr. **Wilhelm Feldberg**, Vol.-Assistent am Physiologischen Institut der Universität Berlin. („Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere“, 5. Band.) Mit 97 Abbildungen. IX, 353 Seiten. 1929. RM 26.—, gebunden RM 27.40*

Lehrbuch der Zoologie.

Begründet von **C. Claus**. Neubearbeitet von Dr. **Karl Grobden**, em. o. Professor der Zoologie an der Universität Wien, und Dr. **Alfred Kühn**, o. Professor der Zoologie an der Universität Göttingen. Zehnte, neubearbeitete Auflage des Lehrbuches von C. Claus. Mit 1164 Abbildungen. XII, 1123 Seiten. 1932. RM 48.—, gebunden RM 49.80

* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher wird ein Notnachlaß von 10% gewährt.

Umwelt und Innenwelt der Tiere.

Von Professor **J. Baron Uexküll**. Zweite, vermehrte und verbesserte Auflage. Mit 16 Textabbildungen. VI, 224 Seiten. 1921. RM 9.—*

Streifzüge

durch die Umwelten von Tieren und Menschen.

Ein Bilderbuch unsichtbarer Welten. Von Professor **J. Baron Uexküll** und **G. Kriszat**. („Verständliche Wissenschaft“, 21. Band.) Mit 59 zum Teil farbigen Abbildungen. X, 102 Seiten. 1934. Gebunden RM 4.80

Instinkt und Erfahrung.

Von Dr. **C. Lloyd Morgan**, Professor an der Universität zu Bristol. Autorisierte Übersetzung von Dr. R. Thesing. VII, 216 Seiten. 1913. RM 6.30*

Das Leben des Weltmeeres.

Von Professor Dr. **E. Hentschel**, Hamburg. („Verständliche Wissenschaft“, 6. Band.) Mit 54 Abbildungen. VIII, 153 Seiten. 1929. Gebunden RM 4.80*

Einführung in die Biologie der Süßwasserseen.

Von Dr. **Friedrich Lenz**, Hydrobiologische Anstalt der Kaiser Wilhelm-Gesellschaft in Plön (Holstein). („Biologische Studienbücher“, 9. Band.) Mit 104 Abbildungen. VIII, 221 Seiten. 1928. RM 12.80, gebunden RM 14.—*

Biologie der Hemipteren.

Eine Naturgeschichte der Schnabelkerfe. Von Privatdozent Dr. **Hermann Weber**, Institut für Pflanzenkrankheiten Bonn-Poppelsdorf. („Biologische Studienbücher“, 11. Band.) Mit 329 Abbildungen. VII, 543 Seiten. 1930. RM 44.—, gebunden RM 45.60*

Neue Bahnen in der Lehre vom Verhalten der niederen Organismen.

Von Dr. **Friedrich Alverdes**, Privatdozent für Zoologie an der Universität Halle. Mit 12 Abbildungen. IV, 64 Seiten. 1922. RM 2.35*

* Auf die Preise der vor dem 1. Juli 1931 erschienenen Bücher wird ein Notnachlaß von 10% gewährt.