

III.

Die tierische Hypnose
(einschliesslich tonische, tetanische und Totstell-Reflexe,
Reaktions-Akinese der Protisten).

Von

Ernst Mangold, Freiburg i/B.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Literaturverzeichnis	79
Einführung	82
A. Vorwiegend hypotonische Akinesen	84
I. Hypnose bei Wirbeltieren	84
1. Vögel	84
2. Säuger	87
3. Reptilien	88
4. Amphibien	88
5. Fische	89
II. Hypnose des Flusskrebses	90
B. Hypertonische Akinesen	91
I. Über tonische und tetanische Reflexe bei Wirbeltieren und Wirbellosen	91
II. Hypertonische Akinesen bei Wirbeltieren	95
1. Der tonische Brückenstellungsreflex bei <i>Rana fusca</i> . Sexuelle Bedeutung der tierischen Akinese	95
2. Stereotroper Reflex der Schildkröten	96
3. Kahnstellungsreflex der Feuerunke	96
III. Hypertonische Akinesen bei Wirbellosen	97
1. Tetanische Reflexe bei Brachyuren	98
2. Allgemeines über Hypnose und Totstellungsreflex der Arthropoden	98
3. Hypnose bei Wirbellosen	104
a) Katalepsie bei Stabheuschrecken	104
b) Hypnotische Akinese bei Spinnen	105
c) Hypnose der Küchenschabe	105
4. Totstellungsreflex bei Insekten, Myriapoden, Spinnen	106
a) Wasserwanzen	106
b) Käfer	107
c) Blattwespen	108

	Seite
d) Spiralreflex der Myriapoden	108
e) Spinnen	109
f) Fallreflexe bei Insekten	110
C. Bedeutung des Zentralnervensystems für die tierischen Akinesen	110
I. Die zentrale Hemmung	110
II. Zentrale Lokalisation der Hemmung	112
D. Reaktions-Akinese bei Protisten	114
E. Übersicht und Vergleich mit der menschlichen Hypnose	116

Literaturverzeichnis.

1. Babak, Bemerkungen über die „Hypnose“, den Immobilisations- oder „Sichttotstellen“-Reflex, den Schock und den Schlaf der Fische. Pflügers Arch. 166. 1916. 203.
2. Baglioni, Physiologie des Nervensystems. Wintersteins Handbuch der vergleichenden Physiologie.
3. Derselbe, Zur Analyse der Reflexfunktion. Wiesbaden 1907.
4. Bethe, A., Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers Arch. 63. 1897. 449.
5. Derselbe, Das Nervensystem von *Carcinus maenas*. Arch. f. mikroskop. Anat., 50. 1897. I. 460. II. 589.
6. Derselbe, A., Die Dauerverkürzung der Muskeln. Pflügers Arch. 142. 1911. 291.
7. Bohn, G., Die neue Tierpsychologie. Leipzig 1912. Veit & Co.
8. Bornstein, Über Muskeltonus und Muskelkontraktion beim Menschen. Pflügers Arch. 174. 1919. 352.
9. v. Brücke, Beiträge zur Physiologie der autonom innervierten Muskulatur. I. Die elektromotorischen Wirkungen des *Musculus retractor penis* im Zustande tonischer Kontraktion. Pflügers Arch. 133. 1910. 313.
10. Derselbe, Neuere Anschauungen über den Muskeltonus. Deutsche med. Wochenschr. 1918.
11. Claparède, Verhandlungen der internationalen Gesellschaft für med. Psychologie und Psychotherapie. München 1911. Journ. f. Psychol. u. Neurol. Bd. 19. 1912.
12. Derselbe, Etat hypnoide chez un singe. Arch. des sciences physiques et naturelles. 32. 1911. 161.
13. Clementi, A., Sui meccanismi nervosi, che regolano la coordinazione dei movimenti locomotori nei diplopodi. Zool. Jahrb., Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 31. 1912. 277.
14. Cohnheim, Sitzungsber. d. Heidelberger Akad. d. Wissensch. 1911.
15. Czermak, J. N., Eine neurophysiologische Beobachtung an einem Triton cristatus. Zeitschr. f. wiss. Zool. 7. 1856. 342.
16. Derselbe, Beobachtungen und Versuche über hypnotische Zustände bei Tieren. Pflügers Arch. 1873.
17. Derselbe, Nachweis echter hypnotischer Erscheinungen bei Tieren. Sitzungsber. der k. k. Akad. Wiss. Wien. 66. Abt. 3. 1872. 361.
18. Danilewsky, B., Über die Hemmungen der Reflex- und Willkürbewegungen. Beiträge zur Lehre vom tierischen Hypnotismus. Pflügers Archiv 24. 1881.
19. Derselbe, Recherches physiologiques sur l'hypnotisme der animaux. C. r. sur le congrès internat. de psychol. physiol. Paris 1890.
20. de Bary, Die Mycetozoen. 2. Aufl. p. 49.
21. Eckstein, A., Weitere Untersuchungen zur tierischen Hypnose. Über Muskeltonus, Dauer und Eintritt des hypnotischen Zustandes sowie über die Reflexerregbarkeit während desselben. Pflügers Arch. 177. 1919. 38.
22. Engelmann, *Bacterium photometricum*. Pflügers Arch. 30. 1883. 95.
23. Derselbe, Über Reizung kontraktile Protoplasmas durch plötzliche Beleuchtung. Pflügers Arch. 19. 1879. 1.

24. Pflüger, Physiologie der Protoplasma- und Flimmerbewegung. Hermanns Handbuch d. Physiol. Bd. 1.
25. Fabre, I. H., Ein Blick ins Käferleben. Kosmos, Stuttgart. Souvenirs entomologiques.
- 25a. Forel A., Der Hypnotismus oder die Suggestion und die Psychotherapie. 7. Auflage. Stuttgart 1918.
26. Fröhlich A. und Meyer, H. H., Untersuchungen über die Aktionsströme anhaltend verkürzter Muskeln. Zentralbl. f. Physiol. 26. 1912. 269.
27. Dieselben, Über die Muskelstarre bei der Tetanusvergiftung. Münch. med. Wochenschr. 1917.
28. Godlewsky, Physiologie der Zeugung. Wintersteins Handbuch d. vergl. Physiol.
29. Haeckel, Die Radiolarien. Eine Monographie. Berlin 1862.
30. Derselbe, Studien über Moneren und andere Protisten. Biologische Studien. Heft 1. Leipzig 1870.
31. Heidenhain, R., Der sogenannte tierische Hypnotismus. Leipzig 1880.
32. Heubel, E., Über die Abhängigkeit des wachen Gehirnzustandes von äusseren Erregungen. Ein Beitrag zur Physiologie des Schlafens und zur Würdigung des Kircherschen Experimentum mirabile. Pflügers Arch. 14. 1877. 158.
33. Heymons R., Biologische Beobachtungen an asiatischen Solifugen. Anh. Abh. Akad. d. Wiss. Berlin 1901.
34. Hoffmann, L., Die Hypnose bei den Tieren. Berl. tierärztl. Wochenschr. 1900. p. 517.
35. Holmes, Death feigning in Ranatra. Journ. of compar. neurol. and psychol. 16. 1906.
36. Kafka, G., Einführung in die Tierpsychologie. Leipzig. J. A. Barth. 1913.
37. Kahn, R. H., Beiträge zur Lehre vom Muskeltonus. I. Über den Zustand der Muskeln der vorderen Extremitäten des Frosches während der Umklammerung. Pflügers Arch. 177. 1919. 294.
38. Kircher A., Magnes, sive de arte magnetica opus tripartitum. 31 Tab. Romae, Grignani 1641 und Ars magna lucis et umbrae. Romae. 1646. Lib. II. Pars 1, p. 154.
39. Kreidl, A., Über Hypnose bei Fischen. Pflügers Arch. 164. 1916. 441.
40. Kühne, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktilität. Leipzig. 1864.
41. Löhner L., Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. Zeitschr. f. allg. Physiol. 16. 1914. 373.
42. Derselbe, Über einen eigentümlichen Reflex der Feuerunke nebst Bemerkungen über die „tierische Hypnose“. Pflügers Arch. 174. 1919. 324.
43. Derselbe, Untersuchungen über den sogenannten Totstellreflex der Arthropoden. 2. Mitt. III. Über Tenthrediniden-Reflexe. Pflügers Arch. 1920.
44. Mangold, E., Zur tierischen Hypnose. Deutsche med. Wochenschr. 1910. Nr. 4.
45. Derselbe, Zur tierischen Hypnose. Pflügers Arch. 150. 1913. 46.
46. Derselbe und Eckstein, A., Ein Apparat zur tierischen Hypnose. Zeitschr. f. biol. Technik u. Methodik 3. 1913. 155. und Intern. Physiol. Kongress Groningen 1913.
47. Derselbe, Hypnose und Katalapsie bei Tieren im Vergleich zur menschlichen Hypnose. Jena. G. Fischer. 1914.
48. Derselbe, Die tierische Hypnose im Vergleich zur menschlichen. Zeitschr. f. Psychother. u. med. Psychol. 6. 1916. 268.
49. Derselbe, Über die Reflexerregbarkeit in der tierischen Hypnose. Votr. Vers. südwestd. Neurol. B.-Baden. Zeitschr. f. d. ges. Neurol. u. Psych. 19. 1919.
50. Derselbe u. Eckstein, A., Die Reflexerregbarkeit in der tierischen Hypnose. Pflügers Arch. 177. 1919. 1.
51. Derselbe, Methodik der Untersuchungen über tierische Hypnose. Abderhaldens Handbuch d. biol. Arbeitsmethoden.
52. Meissner, O., Biologische Beobachtungen an der indischen Stabeuschrecke *Dixippus morosus*. Zeitschr. f. wissensch. Insektenbiol. 5. 1909.
53. Ochorowicz, I., Hypnotisme in Richet's Dictionnaire de physiol. 1909.
54. Oltmanns, F., Über Phototaxis. Zeitschr. f. Bot. 9. 1917. 257.

55. Polimanti, O., Lo stato di immobilita temporanea (morte apparente, Totenstellung) nei Crostacei Brachiuri. Zeitschr. f. allg. Physiol. 13. 1912. 201.
56. Derselbe, Über einen Starrkrampfreflex bei den Schildkröten. Zeitschr. f. Biol. 63. 1913. 1.
57. Preyer, W., Über eine Wirkung der Angst bei Tieren. Zentralbl. f. d. med. Wissensch. 1873.
58. Derselbe, Die Katalepsie und der tierische Hypnotismus. Jena 1878.
59. Regan, Proc. Zool. Soc. London. 1906. 391.
60. Reisinger L., Über das „Totstellen“ der Käfer. Entomol. Blätter. 11. 1915. 43.
61. Robertson, T. B., On the sham death reflex in spiders. Journ. of physiol. 31. 1904. 410.
62. Roesel, Der monatlich herausgegebenen Insektenbelastigungen 3. Teil. Nürnberg 1755. p. 621.
63. Schleip, W., Der Farbenwechsel von Dixippus morosus. (Phasmidae). Zool. Jahresber. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. 30. 1910. 45.
64. Schmidt P., Katalepsie der Phasmoden. Biol. Zentralbl. 23. 1913. 193.
65. Schwenter, Deliciae physito-mathematicae. Nürnberg 1636.
66. Stockard, Ch. R., Habits, reactions and mating instincts of the walking stick, Aplopus Mayeri. Carnegie Inst. Washington. Publ. 1908. Nr. 103.
67. Szymansky J. S., Über künstliche Modifikationen des sogenannten hypnotischen Zustandes bei Tieren. Pflügers Arch. 148. 1912. 111.
68. Derselbe, J. S., Die sogenannte tierische Hypnose bei einer Insektenart. Pflügers Arch. 166. 1917. 528.
69. Derselbe, Über Umdrehreflexe bei den Käfern. Pflügers Arch. 171. 1918. 348.
70. v. Tschermak A., Die Lehre von der tonischen Innervation. Wien. klin. Wochenschr. 27. 1914. Nr. 13.
- 70a. Derselbe, Bioelektrische Studien an der Magenmuskulatur I. Pflügers Arch. 175. 1919. 165.
71. Verworn, Psychophysiologische Protistenstudien. Jena. 1889. p. 75.
72. Derselbe, Tonische Reflexe. Pflügers Arch. 65. 1897. 63.
73. Derselbe, Die sogenannte Hypnose der Tiere. 4. Intern. Physiol.-Kongr. Cambridge 1898. Phys. Zentralbl. 12. 1898. 500.
74. Derselbe, Beiträge zur Physiologie des Zentralnervensystems. I. Die sogenannte Hypnose der Tiere. Jena 1898.
75. Weitbrecht, Über den Tonus der Brückenstellung beim Frosch. Zeitschr. f. Biol. 70. 1919. 413.
76. Werner, Biol. Zentralbl. 31. 1911. 41.

Einführung.

Die Erforschung der tierischen Hypnose und der verwandten physiologischen Zustände knüpft an ein wohl seit langen Zeiten in manchen Gegenden bekanntes Experiment an, das zuerst kurz nacheinander von Schwenter (65) und Kircher (38) beschrieben und als des letzteren Experimentum mirabile de imaginatione gallinae in der wissenschaftlichen Literatur geläufig wurde. Es handelt sich um den an jedem Huhn oder Hahn auch ohne mystisches Beiwerk und ohne die „Einbildungskraft“ des Tieres leicht auszuführenden Versuch, bei dem dieses durch plötzliche mechanische Beeinflussung in eine völlige Bewegungslosigkeit versetzt wird.

Erst über zwei Jahrhunderte später wurde das „Magnetisieren“ der Krebse beschrieben und zugleich von Czermak (16, 17) nachgewiesen, dass die dabei eintretende Bewegungslosigkeit auch ohne die vermeintlich magnetischen Striche und ebenso wie beim Huhn allein schon durch Festhalten in Rückenlage erzielt werden kann. In der Folge wurden dann bei Tieren der verschiedensten Klassen immer mehr derartige physiologische Zustandsänderungen beobachtet, die uns hier in ihrer Gesamtheit beschäftigen werden. Sie alle haben gemeinsam, dass sie durch eine gewisse Summe afferenter Erregungen reflektorisch hervorgerufen werden und auf einer zentralen tonischen Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektur beruhen, wobei zugleich charakteristische Veränderungen des Muskeltonus, der Sinnesfunktionen und der Reflexerregbarkeit auftreten können (Mangold 47). Die Schlafähnlichkeit und sonstigen Symptome dieses Zustandes haben schon die älteren Autoren Czermak (15, 16, 17), Danilewsky (18, 19), Heidenhain (31), später auch u. a. Fabre (25), Hoffmann (34), Szymanski (67), und neuerdings wieder Forel (25a, S. 348, 350) veranlasst, denselben der menschlichen Hypnose als völlig analog an die Seite zu stellen, ein Vergleich, den ich für den ganzen physiologischen Symptomenkomplex im einzelnen durchgeführt habe (47), nachdem dazwischen ein gelegentlich auftretendes Teilsymptom, der tonisch gewordene Lagekorrekturreflex, (Verworn 73, 74) für die Deutung dieser Erscheinungen im Vordergrund des theoretischen Interesses gestanden hatte (Baglioni 2, Polimanti 55, Löhner 41).

Im folgenden sollen nun die Ergebnisse dieses Forschungsgebietes zusammenfassend dargestellt werden. Dabei wird hier zum ersten Male der Versuch gemacht, vom vergleichend physiologischen Standpunkte aus eine durchgreifende Einteilung und eine Gruppierung dieser fast in allen Klassen des Tierreichs in der Reihe von den Protisten bis zum Menschen hinauf wiederkehrenden Zustände vorzunehmen, denen allen als hervorstechendstes Symptom die plötzliche Einstellung der spontanen Bewegungen unter bestimmten physiologischen Einwirkungen gemeinsam ist. Während je nach Art und Hervortreten von einzelnen Teilzuständen bei verschiedenen Tieren bereits besondere Bezeichnungen, wie Hypnose, Totstellreflex, Katalepsie, Starrkrampfreflex üblich geworden sind, erscheint es vor allem angezeigt, diese verwandten physiologischen Zustandsänderungen unter dem ihnen allen gemeinsamen Merkmal der Bewegungslosigkeit als die

Zustände der tierischen Bewegungslosigkeit oder Akinese zusammenzufassen und die genannten einzelnen Erscheinungen der Akinese als einer besonderen Kategorie physiologischer Zustände unterzuordnen. Dabei ergibt sich als Anhaltspunkt für die weitere Einteilung zunächst die jeweilige Tonusänderung der Körpermuskulatur, und wir unterscheiden hiernach die

vorwiegend hypotonischen Akinesen, bei denen meist ein Sinken des Muskeltonus das Bild des physiologischen Zustandes beherrscht, von den hypertönischen Akinesen, während deren tonische oder tetanische Kontraktionszustände bestehen, deren Abgrenzbarkeit gegeneinander (s. S. 91) uns ebenso wie die der Hypnose und des Totstellreflexes bei Insekten (s. S. 91) in besonderen Abschnitten beschäftigt wird.

Ebenso wie die Veränderungen physiologischer Funktionen, die bei den einzelnen Arten der Akinese und bei verschiedenen Tieren in unterschiedlicher Weise auftreten, sollen stets im einzelnen Falle auch die physiologischen Bedingungen mitbehandelt werden, die auf die Disposition zur Hypnose, auf ihren Eintritt und ihre Dauer wie ihre Einzelercheinungen von Einfluss sind. Dagegen wird auf die Vorgänge im zentralen Nervensystem und auf die Vergleichbarkeit mit der menschlichen Hypnose zum Schlusse in besonderem Kapitel eingegangen werden.

A. Vorwiegend hypotonische Akinesen.

I. Hypnose bei Wirbeltieren.

1. Vögel.

Kehren wir nun zunächst zum Ausgangspunkte, dem klassischen Versuche der Hühnerhypnose, zurück.

Die Herbeiführung der Hypnose (Mangold 51) kann wie bei den meisten Tieren beim Huhn auf sehr verschiedene Weise erfolgen. Es genügt schon, den Kopf plötzlich auf den Boden oder den Tisch, auf dem es steht niederzudrücken, um ein tonusloses Zusammensinken des Körpers auf den erschlaffenden Beinen und ein Herabgleiten der Flügel herbeizuführen. Oder man ergreift das Huhn an Rücken und Brust zwischen beiden Händen, bringt es durch plötzliches Herumdrehen derselben in die Rückenlage auf der einen Hand und zieht vorsichtig die andere weg, nachdem man zunächst noch die Abwehr- oder Aufstehversuche unterdrückt hat. In gleicher Weise gelingt der Versuch durch rasches auf den Rücken Legen am Boden oder auf dem Experimentiertisch. Die Hypnotisierung kann aber auch in Hängelage erfolgen, wenn das Huhn an Flügelwurzeln und einem oder beiden Füßen gefasst und mit schneller Bewegung in diese Lage versetzt wird; es lässt sich dann allein am Fusse halten, oder auch damit in einer Schlinge aufhängen und schaukelnd hin und her bewegen, ebensogut dann auch wieder abnehmen, auf den Tisch legen, vorsichtig auf die Seite oder den Rücken herumdrehen, am Flügel oder Fuss wieder hochheben, und dies alles, ohne dass das Tier versucht, sich aus einer dieser Lagen zu befreien, wenn nur

der Experimentator vorsichtig genug alle zu plötzlichen und zu stark zerrenden Bewegungen vermeidet, durch die leicht Aufsteh- oder Fluchtversuche ausgelöst werden können.

Sehr eindrucksvoll gestaltet sich der Versuch, wenn man einen recht lebhaft sich sträubenden Hahn, den man zunächst mit der Linken an den Flügelwurzeln hält, mit der Rechten am Kamme fasst und nach einer kurzen ruckartigen senkenden Bewegung und Loslassen der Linken allein daran festhält, ohne dass er sich dann aus dieser unglücklichen Situation zu befreien sucht. Es ist dies ein ganz besonders überzeugender Versuch zur Demonstration des vollendeten Bildes einer zentralen Hemmung, wie es kaum ein anschaulicheres gibt, und kann daher auch für die Vorlesung empfohlen werden.

Der Eintritt des bewegungslosen Zustandes erfolgt je nach Art der beschriebenen Manipulationen und nach der Übung des Experimentators mit etwas verschiedener Geschwindigkeit. Dass er nur Bruchteile einer Sekunde in Anspruch zu nehmen braucht, lässt sich am einwandfreisten mittelst eines besonderen Hypnose-Apparates (46, 51) von mir und Eckstein (21) zeigen, bei dessen Anwendung eine plötzliche Umdrehung des Versuchstieres in Rückenlage rein mechanisch bewirkt wird.

Bei der manuellen Hypnotisierung von Hühnern sind oft die individuellen Verschiedenheiten in der Leichtigkeit, mit der sich einzelne Tiere bewegungslos machen lassen, also Verschiedenheiten der Disposition zur Hypnose auffallend, wie wir es auch bei der Herbeiführung der gleichen und ähnlichen Akinesen in den andern Tierklassen wiederfinden. Weit grösser ist aber dieser Unterschied zwischen verschiedenen Tierarten. Man kann wohl sagen, dass es mehr oder minder gelingen wird, alle Vogelarten zu hypnotisieren, für eine Anzahl aus verschiedenen Gattungen ist es schon beschrieben (s. Mangold 47, 51), doch besteht hier schon ein geringer Unterschied zwischen Huhn und Taube, und bei den scheuen und lebhaften Krähenvögeln (Mangold 44), wie auch den Raubvögeln lässt sich schon kaum eine völlige, sich auf alle Glieder erstreckende Passivität erzielen.

Die verschiedene Hypnotisierbarkeit, Hypnosebereitschaft oder Disposition zur Hypnose kommt einmal in der Leichtigkeit der Herbeiführung zum Ausdruck, die an der Eintrittszeit gemessen werden kann und sich umgekehrt zu deren Werten verhält, zum andern in der Dauer der Hypnose, des Bestehenbleibens des akinetischen Zustandes bis zum spontanen Erwachen und zur Wiederaufnahme der gewöhnlichen Tätigkeit.

Auch beim einzelnen Tiere können sich diese Werte ändern und zwar besonders unter dem Einfluss der Wiederholung und Gewöhnung, durch die das Tier immer mehr refräktär wird gegen die Reize der zur Hypnose führenden mechanischen Beeinflussung. Für die Haushühner ist dies mehrfach beobachtet worden (Mangold 45, Szymanski 67), und bei

anderen Tieren der verschiedensten Klassen wird diese Erscheinung wieder getroffen, die sich durch die Verlängerung der Eintrittszeit und die Verkürzung der Dauer der betreffenden Akinese charakterisiert.

Die Unterbrechung des hypnotischen Zustandes kann ausser durch das spontane Erwachen auch wieder durch Reize erfolgen. So lässt sich beim Huhn durch Anstossen oder selbst blosses Anblasen, ferner durch laute Geräusche, in die Hände klatschen und dergl., endlich auch durch plötzliche Bewegungen der Hand vor seinen Augen, ganz allgemein also durch mechanische, akustische und optische Reize der hypnotische Zustand beenden. Derartige Versuche beweisen zugleich, dass die Sinnesfunktionen zum Teil jedenfalls intakt sind. Besonders für optische Reize kann man dies dadurch erweisen, dass Huhn und Taube oft dabei die Vorgänge in der Umgebung mit den Augen und Kopfbewegungen verfolgen und dass Hühner oder Gänse auch in der Hypnose nach vorgestreutem Körnerfutter picken (44), wobei sie gelegentlich durch die eigenen Fressbewegungen aus der Akinese erweckt werden. Von grosser Bedeutung besonders für die Vergleichung mit der menschlichen Hypnose wie mit anderen tierischen Akinesen sind aber die physiologischen Veränderungen der Sinnestätigkeit, die durch die Hypnotisierung eintreten und sich in Zuständen der Analgesie äussern, die so hochgradig werden kann, dass sich beim Huhn ohne jede Narkose selbst eine Laparotomie oder Tracheotomie ausführen lässt, ohne dass das Tier die Operation durch Abwehrbewegungen oder Fluchtversuche stört. Falls das in Rückenlage leicht aufgebundene Tier etwa unruhig wird, genügt meist der optische Reiz eines über die Augen gehaltenen Wattebausches oder der gespreizten Hand, um die hypnotische Ruhe wieder zu fördern.

An physiologischen Veränderungen durch die Hypnose sei hier auch gleich die Katalepsie erwähnt, die beim Huhn am deutlichsten in der Halsmuskulatur auftritt und sich dadurch erweisen lässt, dass der Kopf des ruhig in Hypnose daliegenden Tieres, wenn er passiv zur Seite gebogen oder auf- oder abwärts geführt wird, jeweils die ihm so gegebene Stellung beibehält, als wenn er, wie schon Czermark (17) sich ausdrückte, auf einem Halse von Wachs sässe. Wir haben hier also eine typisch kataleptische *Flexibilitas cerea*, wie wir auch den übrigen Stadien der Katalepsie noch bei anderen Tieren begegnen werden.

Nachdem wir die Hypnose der Hühner hinsichtlich ihrer Herbeiführung und Unterbrechung, der hierfür in Betracht kommenden Reize und der verschiedenen Disposition wie auch der physiologischen Veränderungen durch die Hypnose besprochen haben, sollen für die weiteren Klassen der Wirbeltiere hauptsächlich nur die Besonderheiten hervorgehoben werden, die zur Ergänzung des Gesamtbildes der hypnotischen Akinese dienen.

2. Säuger.

Die Säuger lassen sich in grundsätzlich gleicher Weise hypnotisieren wie die Vögel, und es gelingen die Versuche ebensogut wie bei Huhn und Taube so auch bei Kaninchen und Meerschweinchen, mit denen bereits Preyer (58) experimentiert hat. Das Zweckmässigste ist hier die plötzliche Umdrehung in Rückenlage. Eine gewisse Schwierigkeit tritt für die Herbeiführung der Akinese in Rückenlage hier dadurch hinzu, dass diese Tiere sich dann nicht in einem stabilen Gleichgewicht befinden und daher leicht auf die Seite sinken, wodurch eine Störung und Unterbrechung des Versuches eintreten kann. Durch passende Unterlage oder Hypnotisierung in Seitenlage oder mittelst des Hypnose-Apparates (46), der sich auch für diese Tiere wie für kleine Hunde eignet, lässt sich dies jedoch vermeiden.

Ferner bieten bei Hunden und Katzen die Grössenverhältnisse und die schwierigere Handhabung der Extremitäten bei der Umdrehung und Unterdrückung der anfänglichen Abwehr- oder Aufstehversuche Veranlassung für den Experimentator, sich bei der Ausführung der Hypnotisierung durch einen Assistenten helfen zu lassen. Immerhin gelingt der Versuch ohne grössere Besonderheiten bei den genannten Säugern wie auch ferner bei Eichhörnchen, Fledermaus, Maus und Affen (47). Bei letzteren gelang es Claparede (11, 12), einen *Cynocephalus* durch Streichen und Fixieren mit dem Blick, in einem hypnotischen Zustand zu versetzen, in dem das Tier bewegungslos in Rückenlage verharrte, beim Fixieren der Augen blinzelte oder die Augen schloss und eine typische Katalepsie (*Flexibilitas cerea*) zeigte, in der es alle Stellungen der Extremitäten beibehielt, die diesen gegeben wurden.

Besonders Meerschweinchen bleiben nach dem Umdrehen und kurzen Unterdrücken ihrer Abwehr- oder Aufstehversuche leicht mit ausgestreckten Extremitäten in der Lage eines stehen gebliebenen Lagekorrektionsreflexes (Verworn 73, 74) auf dem Rücken liegen, und weisen dann also eher eine Steigerung als eine Herabsetzung des Muskeltonus auf, doch lassen sie sich auch in Hängelage in schlaffem Zustande hypnotisieren (45, 47). Allgemein überwiegt auch bei den Säugetieren in der Hypnose eher die Herabsetzung des Tonus der Körpermuskulatur, so dass es berechtigt erscheint, sie hier zu den hypotonischen Akinesen zu rechnen.

Die Sinnesfunktionen sind auch bei den Säugetieren während der Hypnose im allgemeinen intakt. Verworn (74) konnte bereits nachweisen, dass optische und akustische Reize bei Meerschweinchen zu Aufstehversuchen oder völliger Beendigung des hypnotischen Zustandes führen können, und das gleiche bewiesen ihm auch für den Geruchsinn Versuche, bei denen einem am Tischrande bewegungslos gemachten Meerschweinchen Stückchen der Futterrüben unsichtbar unter die Nase gehalten wurden, worauf alsbald Schnupperbewegungen und Aufstehen erfolgte.

Auch bei den Säugetieren spielt eine verschiedene Disposition zur Hypnose eine beträchtliche Rolle. Dieselbe tritt schon bei verschiedenen Gattungen und Arten deutlich hervor; wie bei den Vögeln sind es hier die Raubtiere, die sich am schwersten hypnotisieren lassen. Ferner hat selbst die Rasse oder die Verschiedenheit der Zuchtstämme, z. B. beim Meerschweinchen, einen Einfluss, und auch noch unter Tieren des gleichen Wurfs lassen sich beim Meerschweinchen Unterschiede wie unter dem Einfluss des Alters nachweisen (Mangold 47).

Bei den

3. Reptilien

haben wir als besonders klassisches Beispiel einer hypotonischen Akinese die Hypnose der ägyptischen Brillenschlange *Naja haje* zu nennen, das Experiment der ägyptischen Schlangenbeschwörer, dessen physiologische Erscheinungen Verworn (74) nach seinen eigenen Versuchen eingehend dargestellt hat. Das bei Sonnenschein und Wärme besonders lebhaftes Tier, das mit aufgerichtetem Vorderkörper und ausgebreitetem Schilde dem Experimentator gegenübersteht und mit aufgerissenem Rachen auf ihn loshackt, lässt sich aus diesem Bilde höchster Spannung und Erregung durch einen geschickten Griff hinter den Kopf und Fingerdruck auf den Nacken in einem Augenblicke in ein Bild der Ruhe und Schlawheit versetzen. Die Schlange sinkt dann tonuslos zusammen, ihr weicher Körper kann in beliebige Form zusammengelegt oder aufgerollt werden und bleibt ohne jede Lagekorrektur in der Rückenlage liegen. Auch hier wird also zugleich mit der Hypnose eine typische Katalepsie erzielt.

Bei Ringelnattern lässt sich ferner ebenso wie bei den einheimischen Eidechsenarten (Verworn 74) die Bewegungslosigkeit in Rückenlage herbeiführen, wie sie Danilewsky auch beim jungen Krokodil eintreten sah.

Das gilt auch von den

4. Amphibien,

unter denen die Tritonarten schon von Czermak (15) und Preyer durch plötzliches Ergreifen und Festhalten in die reflektorische Bewegungslosigkeit versetzt werden konnten und die gleiche Erscheinung bei den Fröschen zuerst von Preyer, Danilewsky und Heubel (32) beschrieben wurde. Auch Kröten und Feuerunken brachte ich gelegentlich in Rückenlage in schlaffe Akinese, wie sie beim Frosch auf verschiedene Weise und in fast allen denkbaren Lagen und Stellungen herbeigeführt werden kann (s. Mangold 51). Es kann dies geschehen, indem man das Tier zwischen den Händen oder auf dem Tische plötzlich in Rückenlage bringt oder es in geeigneter Weise erfasst und durch eine ruckartige Bewegung in die Hängelage mit Kopf nach oben oder unten bringt und dann nur an einer Vorder-

oder Hinterpfote noch festhält, oder aber indem man den an Schultergürtel und Hinterbeinen ergriffenen Frosch mit einem gewissen Schwunge in Bauchlage niederlegt. In allen diesen Fällen verharrt das Tier in vollkommener Bewegungslosigkeit und es ist auch hier eine meist beträchtliche Herabsetzung des Tonus der Körpermuskulatur vorhanden, die diesen Zustand auszeichnet und uns berechtigt, ihn den hypotonischen Akinesen zuzurechnen. Auch typisch kataleptische Symptome treten dabei auf, und die Beine lassen sich bei dem in Bauch- oder Rückenlage hypnotisierten Frosch bei genügender Vorsicht beliebig auf die Seite oder an den Körper heranlegen, ebenso wie das ganze Tier aus dieser Lage an einem Fusse hochgehoben, etwa in eine Schlinge gehängt und in anderer Lage wieder niedergelegt werden kann.

Auch bei den Fröschen zeigt sich eine durch mancherlei Faktoren bedingte Verschiedenheit der Disposition zur Hypnose. Zwischen *Rana esculenta* und *temporaria* besteht kein durchgreifender Unterschied, doch sind oft die kleineren lebhaften Temporarien schwerer zu hypnotisieren; auch hängt die Hypnotisierbarkeit noch von äusseren und inneren Einflüssen ab und zeigt deutlich individuelle und persönliche Schwankungen.

Auf die Beteiligung der Funktionen des zentralen Nervensystems soll in einem besonderen Abschnitte ausführlich eingegangen werden.

5. Fische.

In ganz der gleichen charakteristischen Art wie die im vorhergehenden genannten Vertreter der übrigen Wirbeltierklassen sind auch die Fische in mannigfaltiger Weise und unter den verschiedensten Bedingungen in eine reflektorische hypotonische Akinese zu versetzen und können, wie die Forelle nach Kreidl (39), geradezu als klassisches Versuchsobjekt für die tierische Hypnose bezeichnet werden.

Zuerst ist dies anscheinend von Dasta (1911, s. Babak 1) beschrieben worden, der Goldfische und Schleien unter Wasser durch Umdrehen in Rückenlage und Halten in dieser Lage so bewegungslos werden sah, dass sie nach dem Loslassen im Wasser absanken, bis sie wieder zu sich kamen und dann in normaler Weise davonschwammen. Kreidl (39) konnte ausser Goldfisch und Schleie auch Rotfedern und Forellen hypnotisieren und zwar am einfachsten durch Ergreifen, Umdrehen in Rückenlage und anschliessendes Festhalten für einige Sekunden. Dabei fühlt man den Tonus der Tiere sinken und kann dann loslassen, ohne dass der Fisch seine Lage korrigiert, sondern er in geeigneter Weise durch die Wand des Versuchsbeckens vor dem Umfallen geschützt ist, wie wir dies in analoger Weise auch oben bereits bei Kaninchen und Meerschweinchen als notwendig bezeichneten.

Bei Haifischen (*Scyllium canicula*) gelang es Kreidl auch ausserhalb

des Wassers nicht nur in Bauchlage, sondern auch in Hängelage mit Kopf nach unten, die Bewegungslosigkeit mit Absinken des Tonus herbeizuführen.

Auch nach Babaks (1) Versuchen ist die Rückenlage kein unbedingtes Erfordernis für die Hypnose der Fische. Der Schlammpeizger lässt sich ebensogut auch in Bauchlage bewegungslos machen, in ähnlicher Weise durch kurze Unterdrückung der Fluchtbewegungen auch der Kletterfisch *Anabas scandens*, der gelegentlich auch schon nach dem Herausholen aus dem Netz diesen Zustand zeigt, welcher durch starke Erschütterung dann wieder unterbrochen werden, aber spontan nochmals eintreten kann.

Hier bei den Fischen begegnen wir nun zum ersten Male dem Fall, dass diese künstlich auslösbare *Akinese* unter natürlichen Bedingungen und offenbar auch als ein Reflex von biologischer Bedeutung auftritt. Manche Fische wie Welse und Schlammpeizger (Werner 76) nehmen auch in der Schlafstellung gelegentlich die Rückenlage ein, *Polycentrus* legt sich oft bei Tage eine Zeitlang auf die Seite (Babak 1). Ebenso macht letzterer es auch, wenn er aufgescheucht wird (Regan 59), und noch eine ganze Reihe anderer Fische bleiben im gleichen Falle plötzlich stehen, anstatt zu fliehen, und sinken teils auch dann regungslos zu Boden, in ganz ähnlicher Weise wie sich viele Insekten „totstellen“ (s. S. 106, 110) oder fallen lassen, so dass auch bei den Fischen wohl von einem Schutzreflex gesprochen werden kann (Babak 1).

II. Hypnose des Flusskrebse.

Ganz allgemein lässt sich sagen, dass im Gegensatz zu den Wirbeltieren, bei denen wir die Bewegungslosigkeit in den meisten Fällen mit einer Herabsetzung des Muskeltonus einhergehen sahen, bei den Wirbellosen die hyper-tonischen *Akinesen* überwiegen. Doch gibt es auch hier Zustandsänderungen, die sich in dieser Hinsicht vollkommen der Hypnose der Wirbeltiere gleich gestalten.

Eine solche ist die schon eingangs erwähnte Hypnose des Flusskrebse, jenes Zustandes der Bewegungslosigkeit, der in früheren Zeiten durch ein vermeintliches Magnetisieren herbeigeführt wurde, tatsächlich als Reflex auf einfache mechanische Beeinflussung hin eintritt.

Wie Czermak (16, 17) fand, lässt sich die Bewegungslosigkeit schon allein durch kurzes Festhalten in Rückenlage hervorrufen; man muss dabei nur abwarten, bis die Bewegungen der Extremitäten aufhören, und solange den Thorax fixieren. Die Einstellung der Bewegungen erfolgt nämlich beim Flusskrebs im allgemeinen dabei nicht so schnell oder gar momentan, wie bei dem vorhergehend beschriebenen Hypnotisieren der meisten Wirbeltiere, vielmehr dauert es eine etwas längere Zeit, bis nach und nach die Füßchen ruhig werden, und manchmal tritt dies überhaupt nicht vollkommen ein, wenn auch keinerlei Fortbewegung mehr dadurch erfolgt.

Die Akinese kann in den verschiedensten Stellungen herbeigeführt werden (s. Mangold 47), ausser in Rückenlage auch in einer Aufstellung auf dem Nasenstachel und den Flächen der beiden grossen Scheren (Verworn 74) oder auch auf dem Rostrum und den Scherenspitzen mit hintenübergebogenem Schwanz, dessen letzte Glieder dabei entweder auf- oder wie beim Eierschutzreflex ventralwärts eingeklappt werden.

Der Muskeltonus zeigt beim hypnotisierten Krebse im allgemeinen keine wesentlichen Veränderungen, jedenfalls keine typische Tonzunahme, so dass es gerechtfertigt erscheint, auch diese Hypnose zu den vorwiegend hypotonischen zu zählen. Hierfür spricht, dass die Beine leicht passiv bewegt werden können und nach Loslassen wieder herabsinken, wobei sich besonders die letzten Extremitäten sehr schlaff zeigen (Mangold 47, S. 63). Auch die grossen Scheren kehren nach passiven Bewegungen in ihre ursprüngliche Lage zurück, und von tonischen oder gar tetanischen Kontraktionen ist nichts zu bemerken. Hier entfällt also auch im besonderen, wie nach den folgenden Ausführungen im allgemeinen die Veranlassung, diesen akinetischen Zustand als tonischen Reflex zu bezeichnen, wie Baglioni (2) und Szymanski (67) es getan haben. Wir haben beim Flusskrebse vielmehr eine physiologische Zustandsänderung vor uns, die sich ihrer Entstehung und Erscheinungsweise nach zwanglos an die hypotonischen Akinesen der Wirbeltiere reiht und daher wie schon durch Czermak so auch weiterhin als Hypnose zu bezeichnen ist.

B. Hypertonische Akinesen.

I. Über tonische und tetanische Reflexe bei Wirbeltieren und Wirbellosen.

Im Gegensatz zu den hypnotischen Akinesen, bei denen ein deutliches Sinken der normalen Muskelspannung zu beobachten ist, das dem hypnotisierten Tiere jene schlafähnliche Schlaffheit des Körpers verleiht, sind die hypertonischen Akinesen, wie bereits oben in der Einführung erwähnt, durch mehr oder minder lange bestehende Erhöhung des Muskeltonus in einem Teil oder der gesamten Muskulatur des Körpers und besonders der Extremitäten ausgezeichnet. Dieser tonische Kontraktionszustand stand seit Verworns einschlägigen Arbeiten lange Zeit im Vordergrund des Interesses bei der Beurteilung der tierischen Hypnose, die demgemäss von manchen Autoren (Baglioni 2, 3, Polimanti 55, Szymanski 67, Löhner 41, Holmes 35, Reisinger 60) als tonischer Reflex bezeichnet wurde und damit scheinbar mehr oder minder genügend erklärt war. Dass diese Bezeichnung nicht eindeutig ist, wurde jedoch, wie mir scheint, grösstenteils ausser acht gelassen. Sie wurde vielmehr immer einseitiger im Sinne einer reflektorisch ausgelösten und länger bestehenden

Erhöhung der Muskelspannung angewendet, wie beispielsweise aus folgender Stelle (Löhner 41 S. 394) hervorgeht: „Während des Bestehens des Totstellreflexes“ (Spiralreflex der Juliden) „ist nicht die geringste Spur von Bewegung, dagegen beim Versuche, die Spirale gewaltsam zu öffnen, eine deutliche tonische Spannung wahrzunehmen. Man wird daher, wie auch schon Clementi hervorhebt, diesen Zustand als „tonischen Reflex“ im Sinne Verworns anzusehen haben.“

Dieser Anwendung der Bezeichnung „tonischer Reflex“ gegenüber halte ich es für die weiteren Forschungen nicht nur auf diesem Gebiete, sondern auch auf denjenigen der Tonus- und der Reflexlehre, für notwendig, auf die Bestimmung und Trennung einiger Begriffe hinzuweisen. Zunächst auf die Tatsache, dass ein „tonischer Reflex“ keineswegs immer mit einem erhöhten Muskeltonus von gewisser Dauer verbunden zu sein braucht. Freilich bedeutet ein tonischer Reflex einen reflektorisch hervorgerufenen Dauerzustand. Dieser kann aber auch in einer Hemmung bestehen und sich demnach auch in einer Herabsetzung des Muskeltonus äussern. So liessen sich auch die hypotonischen Akinesen als tonische Reflexe bezeichnen und nach meiner Definition (47, S. 78) besteht die tierische Hypnose allgemein in einer reflektorischen tonischen Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektur.

So gibt es also schon auf dem uns hier beschäftigenden Gebiete tonische reflektorische Zustände ebenso mit Herabsetzung des Muskeltonus wie mit Erhöhung desselben. Das Tonische liegt dabei nicht primär im Muskelsystem, sondern im Nervensystem. Wie wir vom Tonus des Vaguszentrums oder des Vasokonstriktorenzentrums als einem dauernd innervierenden Erregungszustande sprechen, so ist für einen „tonischen Reflex“ auch der dauernde Erregungszustand des beteiligten Reflexzentrums das massgebende, nicht aber der Spannungszustand der beteiligten Muskulatur; dieser ist vielmehr verschieden, je nachdem der tonische Erregungszustand des Zentrums zu einer Kontraktion oder zu einer Hemmung, zu einer hypertonen oder einer hypotonen Zustandsänderung der Muskeln führt.

Die Zustände der Bewegungslosigkeit, die sonst als tierische Hypnose zusammengefasst und von mir jetzt auch als Akinese bezeichnet werden, sollten hiernach zweckmässig nicht mehr ohne weiteres einfach als „tonische Reflexe“ bezeichnet werden. Denn es gibt noch mancherlei tonische Reflexe, mit denen die Akinesen jedoch nur die tonische Beteiligung des Nervensystems gemeinsam haben, diese ist aber bei der mehr oder minder langen Dauer der Bewegungslosigkeit, bis auf die Möglichkeit gewisser Ausnahmen, physiologisch als selbstverständlich zu betrachten. Im Sinne eines reflektorischen tonischen Innervationszustandes ist die Bezeichnung also uncharakteristisch und daher überflüssig. Andererseits führt die Bezeichnung leicht irre, insofern sie auf eine dauernde Erhöhung der Muskelspannung hinweist; wir wissen

aber jetzt, dass die Akinesen nicht nur als tonisch gewordener Lagekorrektionsreflex im Sinne von Verworn, vielmehr in den verschiedensten Körperlagen und besonders auch ohne erhöhte Spannungs- oder Kontraktionszustände und auch mit Herabsetzung des Tonus der Muskeln auftreten (Mangold 47).

Im anderen Sinne liesse sich jedoch die Bezeichnung „tonischer Reflex“ mit Vorteil anwenden, um die physiologische Natur des Zustandes der Muskulatur in einem Sonderfalle zu bezeichnen, der mit dem Zustande der Tonusmuskeln zusammenfällt. In dieser Richtung erscheint nicht nur für das hier zu behandelnde Gebiet, sondern allgemein mit Rücksicht auf mancherlei jetzt gesicherte Tatsachen der Nerv-Muskelpysiologie die klare Abgrenzung physiologisch ungleichartiger Erscheinungen notwendig.

Wir wissen schon lange, dass es verschiedene Arten von Dauerverkürzung gibt. Besonders Bethe (6) hat eingehend darauf hingewiesen, dass sich die tonische von der tetanischen dadurch unterscheidet, dass ihre Dauer in weiten Grenzen von der Belastung unabhängig ist, dass sie keine wahrnehmbaren Ermüdungserscheinungen erkennen lässt und von keiner nachweislichen Steigerung des Stoffumsatzes begleitet ist. Wir wissen heute auch, dass es sich hierbei nicht um einen durchgreifenden Unterschied zwischen glatter und quergestreifter Muskulatur handelt. Denn auch die Dauerkontraktion glatter Muskeln sowohl von Wirbellosen wie von Wirbeltieren erwies sich im Gegensatz zu anderen doch in einzelnen Fällen ihrer physiologischen Natur nach als Tetanus, wie die von Cohnheim (14) bei *Sipunculus* nachgewiesene Steigerung des O_2 -Verbrauches und die von v. Brücke (9, 10) am *Retractor penis* des Hundes beobachteten Aktionsströme beweisen. Und andererseits wissen wir von der quergestreiften Skelettmuskulatur des Menschen durch die Untersuchungen von A. Fröhlich und H. H. Meyer (26), dass die Muskelstarre bei der Tetanusvergiftung nicht auf einer diskontinuierlichen tetanischen, sondern einer statischen Ruhevorkürzung ohne Glykogenverbrauch und ohne Aktionsströme beruht, so dass wir auch nach diesen Autoren damit rechnen müssen, dass unter Umständen auch in der Norm die Entspannung hemmende Vorgänge im Rückenmark bei der Muskelinnervation mitspielen und die Muskeln ohne Energieverbrauch zu statischer Leistung befähigen. Endlich zeigten auch die Untersuchungen von Bornstein (8) u. a., dass manche, aber nicht alle krankhaften spastischen Kontrakturen beim Menschen ohne Aktionsströme und Steigerung des Stoffumsatzes zustande kommen und dass offenbar auch Mischformen beider Möglichkeiten vorkommen können, wie auch die Ergebnisse von A. Fröhlich und H. H. Mayer (27) auf Übergänge von anfangs diskontinuierlich tetanischen in kontinuierlich tonische Kontraktionszustände hinweisen und auch von Tschermak (70a) damit rechnet, dass sich eine wahrhaft tonische nicht alterative mit einer tetanisch-alterativen Leistung kombinieren. Aus alledem ergibt sich die Unmöglichkeit, irgend welche Zustände von Dauerkontraktion ohne besondere Untersuchung des Stoff- und Energiewechsels

und der Aktionsströme mit Sicherheit richtig daraufhin zu beurteilen, ob eine rein tonische Verkürzung im Sinne einer neuen statischen Ruhelage oder aber eine tetanische im Sinne einer diskontinuierlichen Erregung und alternativen Innervation (Tschermak 70) vorliegt. Bei den tonischen Verkürzungszuständen besteht dann weiter die Möglichkeit, dass es sich entweder um einen tonischen Innervationszustand, also neurogenen Tonus, oder aber um eine durch rein myogenen Tonus aufrecht erhaltene und wenn auch wohl meist durch zentrale Innervation ausgelöste, dann aber von dieser unabhängige Dauerverkürzung handelt.

Wie man nun bisher momentane, tonische und klonische oder periodische Reflexe unterscheiden konnte, je nachdem die Reizbeantwortung in einer einzelnen Muskelkontraktion mit sofort anschliessender Erschlaffung oder in einer solchen von länger dauerndem Kontraktionszustande oder aber solchen von mehr oder minder regelmässig rhythmischer Wiederkehr bestand, so sollten die reflektorischen Dauerkontraktionszustände jeweils auch daraufhin untersucht werden, ob sie eigentlich tonischer oder aber vielmehr tetanischer Art sind. In diesem Sinne wären dann tonische und tetanische Reflexe zu unterscheiden.

Auch für die hypertonischen Akinesen, bei denen im Gegensatze zu den hypotonischen Formen der tierischen Hypnose während der Bewegungslosigkeit Dauerkontraktionen in bestimmten Gebieten oder der gesamten Körpermuskulatur bestehen, erscheint es daher zweckmässig, jetzt schon diesen Unterschied durch besondere Hervorhebung der reflektorischen tetanischen Zustände als tetanische Reflexe von den eigentlich tonischen zu betonen. Der Begriff des tonischen Reflexes in Verbindung mit der tierischen Hypnose muss dagegen im allgemeinen fallen und lediglich für diejenigen Zustände der Bewegungslosigkeit vorbehalten bleiben, für die der Nachweis geführt ist oder noch werden sollte oder zum mindesten eine besondere Wahrscheinlichkeit vorliegt, dass es sich um einen echten tonischen und nicht um einen tetanischen Kontraktionszustand handelt.

Dabei muss freilich darauf hingewiesen werden, dass bis jetzt auf dem weiten Gebiete der tierischen Akinesen besondere Untersuchungen des tetanischen, durch Stoffumsatzsteigerung und Aktionsströme gekennzeichneten und andererseits des tonischen, durch die Abwesenheit dieser Merkmale charakterisierten Zustandes noch fast gänzlich fehlen. Hoffentlich tragen die vorstehenden Ausführungen dazu bei, die Überzeugung von der Notwendigkeit solcher Untersuchungen zu verbreiten, damit auch hier neues Material für die weitere Unterscheidung der gewiss ausserordentlich verschiedenartigen Zustände der Muskulatur während der Bewegungslosigkeit, die wir als Hypnose oder Akinesen zusammenfassen, gefördert wird.

Trotz des für die Vergleichung und Abtrennung dieser Zustände von-

einander so fühlbaren Mangels an Untersuchungen der tonischen bzw. tetanischen Natur des Muskelzustandes bei den hypertonischen Akinesen will ich doch im folgenden schon von tetanischen Reflexen im Gegensatze zu rein tonischen sprechen, wo die bisherigen Beobachtungen, wenn auch nicht sicher, so doch mit grosser Wahrscheinlichkeit darauf hindeuten, dass es sich um Kontraktionen von echt tetanischem Charakter handelt. Dabei soll festgehalten werden, dass in den meisten Fällen die genauere Untersuchung des physiologischen Zustandes der Muskulatur noch aussteht.

II. Hypertonische Akinesen bei Wirbeltieren.

1. Der tonische Brückenstellungsreflex bei *Rana fusca*.

Als Beispiel für einen echten tonischen Reflex sei hier zunächst der Umklammerungsreflex der männlichen Frösche erwähnt. Nach Kahns (37) Untersuchungen sind während der ruhigen Umklammerung an der in dauernder Verkürzung bzw. Spannung befindlichen Muskulatur der vorderen Extremitäten keine Aktionsströme nachweisbar.

Das gleiche würde die nähere Untersuchung offenbar auch bei einem reflektorischen Dauerkontraktionszustande von *Rana fusca* ergeben, durch dessen Beschreibung Verworn (72) seinerzeit das Interesse auf die tonischen Reflexe lenkte, mit denen dann die tierische Hypnose oft einfach identifiziert wurde. Hier deutet schon die stundenlang ohne ersichtliche Ermüdung beibehaltene Stellung des ausgebreiteten Reflextonus (Verworn 72, 74) oder der Brückenstellung (Weitbrecht 75) auf die echt tonische und nicht tetanische Natur hin.

Dieser bewegungslose Zustand lässt sich nach Verworn besonders an entgrosshirnten Grasfröschen durch kurzes Reiben der Seiten- oder Rückenhaut auslösen. Der Umdrehreflex ist dabei aufgehoben und ein solches Tier bleibt oft stundenlang auf dem Rücken mit starr erhobenen Extremitäten liegen. Es handelt sich also um eine Bewegungslosigkeit, die offenbar im weiteren Sinne den hier zu behandelnden hypertonischen Akinesen einzurechnen ist, um so mehr als Weitbrecht (75) unter W. Trendelenburgs Leitung diesen reflektorischen Zustand der Bewegungslosigkeit als eine normale Lebensäusserung von biologischer Bedeutung erweisen konnte. Die Verfasserin fand den Reflex allein bei den Weibchen von *R. fusca* in voller Stärke und Dauer auslösbar und sah denselben in einem Falle tatsächlich im Dienste der Paarung eintreten. Sie sieht seine Bedeutung darin, dass das ♂ im Augenblicke der Umklammerung infolge der Auslösung dieses tonischen Reflexes beim ♀ keinen Widerstand findet und sich so richtig festzusetzen vermag.

Dieser Fall gesellt sich in biologischem Sinne zu früheren Beobachtungen, aus denen auch bei anderen Tieren eine

sexuelle Bedeutung der tierischen Akinese

hervorgeht (Mangold 47). So wird nach Racowitza (s. Godlewsky 28) auch das ♀ von *Octopus* zu Beginn der Kopulation durch die Einführung des hektokotylisierten Armes des ♂ in seine Mantelhöhe zu einer heftigen spastischen Kontraktion und dadurch zu völliger Passivität gebracht. Nach Heymons (33) macht zu dem gleichen Zwecke das ♂ einer asiatischen Walzenspinne *Galeodes caspius* Turkestanus das viel stärkere ♀ kampfunfähig, indem es durch plötzliches Einkneifen seiner Zangen in die Rückenhaut des ♀ momentan bei diesem eine reflektorische völlige Bewegungslosigkeit auslöst.

Ebenso schien mir (47) die Akinese, die sich beim Huhne durch plötzliches Herabdrücken des Kopfes hervorrufen lässt, mit der passiven Bewegungslosigkeit identisch zu sein, die der Hahn bei der Paarung durch seine Schnabelhiebe in den Nacken der Henne auslöst.

In ähnlicher Weise denkt auch Claparède (12) anlässlich hypnoider Zustände bei einem weiblichen Affen (*Cynocephalus*) an sexuelle Momente und erwähnt zugleich die Auffassung von Ferenczi aus der Freudschen Schule, wonach auch die menschliche Hypnose als ein sexueller Unterwerfungszustand zu betrachten sei.

2. Stereotroper Reflex der Schildkröten.

Eine offenbar auf tetanischem Reflex der Extremitäten beruhende Akinese hat Polimanti (56) bei *Testudo graeca* beobachtet und als Starrkrampfreflex beschrieben. Es ist ein stereotroper Reflex, der durch den Wegfall der Berührung der Füße mit dem Boden beim Aufheben des Tieres hervorgerufen wird und durch eine energische Ausstreckung der Füße charakterisiert ist, die auch bei Unterstützung der Schildkröte am Bauchpanzer beibehalten wird. Die Füße lassen sich dabei immerhin oft noch mit grosser Leichtigkeit in die Panzerhöhle zurückbringen, so dass die Bezeichnung Starrkrampfreflex, die den Eindruck eines extremen Tetanus erweckt, nicht ganz gerechtfertigt erscheint, zumal der Kopf überhaupt während dieses sonst akinetischen Zustandes frei beweglich bleibt. Es handelt sich um einen Reflex, der als tetanischer Reflex oder jedenfalls als hypertonische Akinese bezeichnet werden kann.

3. Kahnstellungsreflex der Feuerunke.

Ein ausgesprochen tetanischer Reflex ist auch der von Löhner (42) beschriebene, der sich bei der Feuerunke *Bombinator igneus* durch mechanische Reize wie plötzliches Ergreifen und Wiederloslassen, Erschütterung oder selbst nur Anblasen und ferner auch durch plötzliche grelle Belichtung hervorrufen lässt. Das Tier biegt dabei unter gleichzeitiger stärkster Bewegung und Hebung der Extremitäten das vordere und hintere Körperende maximal

zurück, so dass sein Körper nur auf der Mitte der Bauchfläche ruhend Kahnform annimmt. Zugleich werden die Augen geschlossen, die Kehlatmung wird verflacht oder völlig eingestellt und es kommt zu gesteigerter Hautsekretion. Die stets in dieser Haltung des Körpers und der Extremitäten eintretende völlige Bewegungslosigkeit wird durch weitere Reize mittlerer Stärke nur vertieft und verlängert und erst durch sehr intensive oder frequente Reize wieder unterbrochen. Ein Einfluss der Ermüdung durch häufige Wiederholung des Reflexes liess sich nicht feststellen, wohl aber eine Abhängigkeit von der Temperatur, indem die Reaktion bei Temperaturen über 30° C plötzlich und in der typischen Kahnstellung eintritt, auch zwischen 14 und 30° noch in der typischen Stellung, aber mit merklich grösserer Latenz zur Ausbildung kommt, bei 8 — 13° dagegen nur als unvollständiger Reflex ohne tetanische Kontraktion und unterhalb 8° überhaupt nicht mehr auslösbar ist (Löhner 42).

Auch das Alter spielt hier wieder eine Rolle. Die jüngsten Tiere, von 15 mm abwärts, sind nicht in eine derartige Akinese zu versetzen, reagieren vielmehr auf Berührungen mit Fluchtreflexen. Dies hängt nach Löhner offenbar zugleich mit der biologischen Bedeutung dieses Schreck- oder Warnstellungsreflexes zusammen, da die jungen Tiere die ausgeprägte gelb-schwarze Ventralzeichnung noch nicht besitzen, während dieselbe bei den alten Unken durch jene Kahnstellung sichtbar wird.

III. Hypertonische Akinesen bei Wirbellosen.

Wenden wir uns nun von den Wirbeltieren vollends zu den Wirbellosen, so gilt für die hypotonischen wie besonders auch die hypertonischen Akinesen, dass wir derartige Zustände ganz vorwiegend und bis jetzt fast ausschliesslich bei den verschiedensten Ordnungen der Arthropoden in sehr charakteristischen Formen unter experimentellen wie auch unter natürlichen Bedingungen und Einflüssen eintreten sehen. Dass wir die gleichen oder ähnliche Erscheinungen ausser bei den Arthropoden bei den Wirbellosen sonst kaum kennen, liegt zweifellos in erster Linie daran, dass es sich bei den anderen Ordnungen meist um weniger oder träger bewegliche Tiere handelt, bei denen auch eine etwa eintretende Bewegungslosigkeit nicht derartig durch einen plötzlichen Kontrast zum vorhergehenden Verhalten in die Augen springen kann, wie bei den Wirbeltieren und den meist lebhaft beweglichen Arthropoden; zum Teil auch ist wohl noch nicht genügend bei anderen Formen auf solche Zustände geachtet worden. Soweit mir bekannt, haben nur Danilewsky (s. Verworn 74, S. 10) und Racowitza (s. Godlewsky 28) auch bei Cephalopoden (Octopus, Sepia) durch Zwangslagen Bewegungslosigkeit erzielt. Gewiss würden sich auch in der zoologischen

und vergleichend physiologischen Literatur an manchen entlegenen Stellen noch beiläufige Beobachtungen finden lassen, die die weite Verbreitung der reflektorisch akinetischen Erscheinungen erweisen.

1. Tetanische Reflexe bei Brachyuren.

Die bei später zu erwähnenden Akinesen, z. B. der Insekten, schon beträchtliche Zunahme des Muskeltonus kann sich bei den brachyuren Krebsen bis zum extremen Tetanus steigern. Dies ist bei dem von Bethe (5) beschriebenen Starrkrampfreflex der Strandkrabbe *Carcinus maenas* der Fall. Wenn dieses Tier plötzlich ergriffen und vom Boden aufgehoben wird, so streckt es nach kurzem Versuche, sich noch im Sande festzukrallen, die Beine und Scheren von sich und hält dieselben in derartiger krampfhafter Starre, dass die Glieder eher abbrechen als sich biegen lassen. Zugleich besteht eine vollkommene Reaktionslosigkeit.

Die Erscheinung erinnert offenbar an die oben bereits erwähnten tetanischen Reflexe bei *Testudo* und *Bombinator*, nur dass bei *Carcinus* die tetanische Kontraktion eine viel vollkommenere ist.

Während sich dieser Starrkrampfreflex, dem ersichtlich die biologische Bedeutung eines stereotropen sowie eines Schutzreflexes zukommt, meist nur beim Männchen von *Carcinus* beobachten lässt, zeigt das Weibchen ebenfalls einen biologisch bedeutungsvollen Reflex in dem von Bethe (5) sogenannten Eierschutzreflex, bei dem die Beine und Scheren über das Abdomen flektiert werden und auch wieder in starker Kontraktion verharren, wie das ganze Tier im übrigen in reaktions- und bewegungslosem Zustande.

Diese Versuche konnte Polimanti (55) auf eine Anzahl anderer Brachyuren ausdehnen, bei denen er fand, dass die plötzliche tetanische Akinese durch verschiedenartige Reize und in verschiedenen Lagen hervorgerufen werden kann und dass dabei die Beine entweder ohne weitere Bewegung in der gerade vorhandenen Haltung unbeweglich werden oder erst noch teilweise oder vollständig an den Leib herangezogen werden können.

2. Allgemeines über Hypnose und Totstellreflex der Arthropoden.

Zu den hypertonisch akinetischen Dauerreflexen gehört auch die jedem Laien bekannte Erscheinung des sogenannten Sichttotstellens der Insekten, das man schon oft allein infolge der Erschütterung des Bodens unter den nahenden Schritten eintreten sieht. Einzelne Beobachtungen über diesen physiologischen Vorgang werden sich an zahlreichen Stellen der Literatur vorfinden, aber nur an wenigen finden sich exakte Mitteilungen, ganz vereinzelt eingehendere Untersuchungen. Die Vergleichbarkeit derselben wird noch wesentlich dadurch erschwert, dass die verschiedenen Autoren meist auch verschiedene Vertreter des unendlichen Insektenreiches als oft nur zufällige Versuchsobjekte benutzten. Und doch bietet die sogenannte Totstellung je

nach der Art der Tiere ganz verschiedene physiologische Erscheinungen hinsichtlich der sie herbeiführenden und unterbrechenden Reize und sonstigen Einflüsse wie auch der Veränderungen im Nervenmuskelsystem, und ferner tritt auch die biologische Bedeutung dieses Reflexes bei einzelnen schon nahe verwandten Formen in sehr verschiedenem Grade hervor.

Zunächst muss hier hervorgehoben werden, dass die Bezeichnungen Sichttotstellen, Totstellung, Scheintod sich physiologisch nicht besonders eignen, alle darunter verstandenen Zustände einheitlich zusammenzufassen, eher noch nach biologischen Gesichtspunkten. Die Namen sind vielmehr, wie schon Löhner (41) betont, nicht glücklich gewählt. Denn einmal entspricht, wie bereits Darwin (s. Bohn 7) festgestellt hat, die Haltung des Körpers und der Extremitäten in der Totstellung nicht derjenigen im toten Zustande; auch Löhner (41) hat dies hervorgehoben und Reisinger (60) hat es durch besondere Versuche an Käfern bestätigt. Zum andern braucht bei den neueren Anschauungen über die Tierpsychologie wohl kaum noch hervorgehoben zu werden, dass eine Absicht oder bewusste Willensäußerung des Tieres bei dem sogen. Totstellen nicht vorliegt. Schon Preyer (57, 58) hat darauf hingewiesen, dass dasselbe durch eine Hemmung infolge Reizung zustandekommt, glaubte freilich trotzdem die psychologische Erklärung als Schreckwirkung nicht entbehren zu können. Durch besondere Versuchsreihen hat Fabre (25) später zum Überfluss unzweideutig bewiesen, dass unmöglich eine absichtliche Verstellung angenommen werden kann, wie dies noch von Ochorowicz (53) geschah. Forel (25a, S. 349) bedient sich einer vermittelnden Ausdrucksweise, indem er die Starre der sich totstellenden Insekten auf eine List zurückführt, allerdings auf eine instinktiv automatisierte (organisierte) List, die, mit dem Selbsterhaltungstrieb assoziiert, bei eintretender Gefahr ins Werk gesetzt wird. Auch Bohn (7) betont aufs neue, dass dabei gar kein Bewusstsein einer Gefahr vorliegen kann. Zwar kann man nach Bohn auch bei niederen Tieren von Empfindungen reden, doch darf man darunter nicht Bewusstseinsvorgänge verstehen, sondern Prozesse im Nervensystem, die sich durch die Handlungen der Tiere offenbaren; Empfindungen sind nur Zunahmen der chemischen Reaktionsgeschwindigkeit in bestimmten Nervenzellen des Zentralnervensystems. Wenn Bohn das Totstellen aber weiter als einen Instinkt bezeichnet, der alle Kriterien der Unterschiedsempfindlichkeit besitzt, so ist nicht recht ersichtlich, dass diese Betrachtung uns in der Erklärung dieser Erscheinungen weiter bringt als die Feststellung Baglionis (2, 3), dass der Akt des Totstellens alle Merkmale eines Reflexes habe, demgemäss die Totstellung auch von Holmes (35), Polimanti (55), Löhner (41) und Reisinger (60) zu den tonischen Reflexen gerechnet wurde.

Unter Instinkten verstehen wir Reflexkombinationen, und physiologisch wird die Erscheinung des freilich komplizierten Reflexes der sogenannten Totstellung nicht klarer dadurch, dass wir sie als Instinkt bezeichnen.

Auch der Begriff der Unterschiedsempfindlichkeit trägt für die physiologische Analyse hier nichts Besonderes bei. Denn die Perzeption eines jeden Reizes beruht strenggenommen auf einer Unterschiedsempfindlichkeit, d. h. auf dem Vermögen, die Veränderung eines äusseren Faktors von seinem vorherigen Zustande zu unterscheiden, diese Veränderung zu perzipieren, d. h. wieder nichts anderes, als auf einen äusseren Reiz zu reagieren. Andererseits hat in der Physiologie die Bezeichnung Unterschiedsempfindlichkeit im Sinne des Weberschen Gesetzes und mit Hinsicht auf die Unterschiedschwelle der verschiedenen Sinnesorgane für bestimmte Reizformen eine enger begrenzte Bedeutung gewonnen, so dass eine anderweitige Verwendung der Bezeichnung zu einer Zweideutigkeit und leicht zu Irrtümern führen würde. Ferner hat Löhner (41) schon auf gewisse, mit der Annahme einer unverändert vererbten Unterschiedsempfindlichkeit speziell für den Totstellreflex bestehende Unvereinbarkeiten hingewiesen. Nicht ohne Widerspruch kann auch die These in der Bohnschen (7) Arbeit bleiben, dass der Instinkt der Totstellung auch bei den Wirbeltieren wieder angetroffen wird, dass diese aber bereits gelernt hätten, sich seiner bewusst zu ihrem Vorteil zu bedienen (S. 75). Dies steht zunächst schon mit einer andern These des gleichen Büchleins in Widerspruch, wonach das Bewusstseinsproblem überhaupt ausserhalb des Bereiches wissenschaftlicher Forschung liegt (S. 115), wie auch mit der Definition des Instinkts als zweckmässiger, ererbter Gewohnheit ohne Kenntnis des Zweckes (S. 114). Wenn ferner mit diesen bei den Wirbeltieren wiederkehrenden Instinkten gemeint sein soll, was wir oben als Hypnose in allen Klassen der Wirbeltiere und als tetanische Reflexe bei Testudo und Bombinator kennen gelernt haben, so muss hier nach der physiologischen Auffassung von diesen rein reflektorischen, also unwillkürlichen Vorgängen eine bewusste Benutzung derselben zum Vorteil des Tieres entschieden abgelehnt werden. Ganz richtig bezeichnet indessen Bohn nach den Untersuchungen von Holmes (35) u. a. das Sichttotstellen als einen nicht passiv, sondern durch starke aktive tetanische Muskeltätigkeit entstandenen und durch mechanische Berührung, Beleuchtungscontraste oder chemische Wirkungen ausgelösten Zustand der Bewegungslosigkeit.

Wir können demgemäss in Übereinstimmung mit den Ergebnissen der Untersuchungen anderer Autoren die Totstellreflexe zu den hypertonischen und zwar wohl zu den tetanischen Akinesen stellen. Dabei darf freilich vorerst nicht ausser acht gelassen werden, dass auch hier die tetanische Natur des Kontraktionszustandes experimentell bisher nicht bestätigt ist, so dass auch für manche Totstellreflexe zunächst noch mit echt tonischen Verkürzungszuständen gerechnet werden muss. (S. den Abschnitt über tonische und tetanische Reflexe). Bis auf weiteres möchte ich mit Löhner (41) die Beibehaltung der üblich gewordenen Bezeichnung Totstellreflex trotz der oben erwähnten Unkorrektheit der ersten Worthälfte befürworten und zugleich

vorschlagen, zum Unterschiede von der tierischen Hypnose im engeren Sinne dafür die analoge Bezeichnung „Thanatose“ einzuführen.

Nach den in der vorliegenden Arbeit niedergelegten Grundsätzen ist die Thanatose oder der Totstellreflex als eine reflektorische hypertensive Akinese aufzufassen. Doch möchte ich die Bezeichnung Totstellreflex aus Zweckmässigkeitsgründen auf die Insekten, Myriapoden und Spinnen beschränken, wenngleich, wie wir sahen, auch z. B. bei den brachiuren Krebsen ganz ähnliche Erscheinungen vorkommen, die ich auch in meinem Buche über Hypnose und Katalepsie selbst noch entsprechend der von Polimanti gegebenen Beschreibung als Totstellung dargestellt habe. Auch jenen tetanischen Sexualreflex des Weibchens der Walzenspinne (s. oben S. 96 und später S. 105) möchte ich als eine Hypnose im engeren Sinne von den Totstellreflexen gesondert wissen; wenn wir schon diese Bezeichnung beibehalten, so sollen jedenfalls nur solche reflektorischen Akinesen darunter verstanden werden, bei denen die in der Bezeichnung angedeutete biologische Bedeutung wenn auch nicht in allen Fällen nachweisbar, so doch wenigstens sehr wahrscheinlich ist. Diese Bedeutung liegt in der Schutzfunktion des Totstellreflexes (Baglioni) gegen Verfolgung durch Feinde und gegen das Gefressenwerden, wobei teils die plötzliche Bewegungslosigkeit als solche zum Übersehenwerden durch den auf die Verfolgung nur bewegter Objekte eingestellten Angreifer verhilft (Löhner 42), teils auch oft die Verkleinerung der Oberfläche (Kafka 36) durch das Anlegen der Extremitäten die Entdeckung erschwert, so dass der Totstellreflex den Fluchtreflex ersetzt (Polimanti, Löhner). Dies gilt jedoch nicht in anderen Fällen der Akinese und kann z. B. bei jener Spinne nicht in Betracht kommen; hier liegt kein Totstellreflex vor, vielmehr eine Hypnose, die biologisch im Dienste der Fortpflanzung steht. Ebenso werden wir die hypnotische Katalepsie der Stabheuschrecken wegen der weitgehenden Übereinstimmung mit den Symptomen der menschlichen Hypnose als gesonderte Erscheinung behandeln. Im weiteren Sinne sind umgekehrt aber die Totstellreflexe zu den Erscheinungen der tierischen Hypnose zu rechnen.

Szymanski (68, 69) hat die von mir (67) gegebene Einteilung in Totstellen, Hypnose und Katalepsie aufgenommen und weitergeführt, indem er als Unterscheidungsmerkmal zwischen den als Totstellen und den als Hypnose zu bezeichnenden Akinesen das Verhalten während des Zustandes gegenüber weiterer mechanischer Reizung hervorhob. Beim Totstellreflex wird nämlich durch erneute mechanische Reizung nur eine Erneuerung, Vertiefung und Verlängerung, also eine Förderung, bei der Hypnose dagegen die Unterbrechung des Zustandes, also eine Hemmung des Reflexes, herbeigeführt, erst sehr starke oder frequente Reize beenden auch den Totstellreflex durch Auslösung von Fluchtbewegungen. Aus diesem Grunde werden wir auch im Anschluss an Szymanski die Akinese der Küchenschabe als

Hypnose behandeln und möchten es auch für angezeigt halten, diese Unterscheidung zwischen Hypnose im engeren Sinne und Totstellreflex weiterzuführen. Dabei sehen wir freilich von einem von Szymanski aufgestellten Unterschiede ab, wonach die Totstellung auf aktiver Hemmung der Bewegungen durch das Tier selbst, die Hypnose dagegen angeblich auf passiver Unmöglichkeit, die Gliedmassen zu bewegen, beruhen soll. In beiden Fällen wird durch gewisse afferente Erregungen im Zentralnervensystem eine tonische Hemmung der Ortsbewegungen und Lagekorrektion ausgelöst. Man kann diese Hemmung weder als durch das Tier selbst erfolgend bezeichnen, noch als passiv, wozu eine fortgesetzte mechanische äussere Unterdrückung gehören würde. Im anderen Sinne überwiegt allerdings bei dem Totstellreflex meist eine grössere Aktivität der Muskulatur, die sich dabei in stärker ausgeprägtem tetanischem Kontraktionszustande befindet, während wir z. B. die Hypnose des Flusskrebses ja bereits zu den hypotonischen Akinesen gestellt haben. Hiermit haben wir einen zweiten Unterschied zwischen Totstellreflex und Hypnose bezeichnet, mit dem zum Teil noch ein dritter, auch schon von Szymanski (69) hervorgehobener zusammenhängt. Während die Hypnose infolge der Hypotonie der Muskulatur in den verschiedensten Stellungen des Körpers und der Extremitäten, so ausser in Rückenlage z. B. auch in halb aufgerichteter oder umgedrehter Stellung erzielt werden kann, findet die Totstellung meist in einer für das Tier konstanten bestimmten Haltung statt. Auf den tetanischen Charakter des Totstellreflexes im Gegensatz zum überwiegenden hypotonischen oder kataleptischen Zustande bei der Hypnose ist der fernere Unterschied zu beziehen, dass die Haltung des Körpers und die Stellung der Extremitäten während der Hypnose viel weitgehender künstlich verändert werden kann als bei dem fester fixierten Totstellreflex.

Als weiterer Unterschied nennt Szymanski die verschiedene Haltung der Beine, die bei der Hypnose der Insekten niemals, bei dem Totstellreflex dagegen mit wenigen Ausnahmen zurückgezogen werden. Für die Stellung der Beine und des Körpers in der Totstellung bei Arthropoden hat Löhner (41) mehrere Möglichkeiten angegeben, 1. das Beibehalten der gewöhnlichen Stellung, 2. das Anziehen der Körperanhänge, 3. das Wegstrecken derselben, 4. die Annahme einer Kugel- oder Spiralforn. Auch Bohn hatte u. a. nach den Untersuchungen von Holmès an *Ranatra* mehrere Grade unterschieden, als ersten das unbewegliche Verharren in der Haltung, die das Tier im Augenblicke gerade inne hatte, und als zweiten Grad denjenigen, bei dem vor dem Eintritt der völligen Bewegungslosigkeit noch die Einziehung der Körperanhänge und ein Zusammenrollen des Körpers zu möglichst kompakter Gestalt erfolgt, wie es z. B. bei den Asseln der Fall ist. Bohn weist aber darauf hin, dass die einzelnen Arten sich dabei sehr verschieden verhalten, so dass offenbar diese Einteilung nicht erschöpfend sein kann. Eine solche wird bei der grossen Mannigfaltigkeit der Erscheinungen auch wohl kaum gegeben

werden können. Szymanski (69) unterscheidet bei Insekten nach Untersuchung von etwa 60 Arten, hauptsächlich Käfern, 2 Gruppen nach dem verschiedenartigen Eintritt der Hypnose und 2 weitere nach dem verschiedenartigen Eintritt der Totstellung. Nach seiner zusammenfassenden Tabelle lassen sich die Vertreter der ersten Gruppe, z. B. *Staphylinus*, *Hoplia*, *Carabus*, Ameise, überhaupt nicht in die Akinese versetzen, drehen vielmehr stets wieder aus der Rückenlage sofort um. Die 2. Gruppe, *Silpha obscura*, *Zygaena* u. a. werden nach wenigen Umdrehungen in Rückenlage bewegungslos (Hypnose); die der 3. Gruppe, wie *Phyllobius*, *Geotrupes*, nehmen in Rückenlage sofort die Totstellung an mit nur teilweise oder gar nicht angezogenen Beinen (1. Grad des Totstellreflexes). Die der 4. Gruppe, wie *Coccinella*, *Chrysomela*, *Silpha thoracica*, Spinnenarten, nehmen in Rückenlage sofort die Totstellung an und zwar mit völlig eingezogenen Beinen. (2. und 3. Grad des Totstellreflexes). Der 2. und 3. Grad des Totstellreflexes wird von Szymanski dadurch unterschieden, dass als dritter und höchster Grad der Totstellreflex bei denjenigen Tieren abgetrennt wird, bei denen, wie z. B. beim Marienkäfer, und Chrysomeliden, eine besondere Anpassung der äusseren Körperform durch anatomische Vorrichtungen vorhanden ist, die ein besonders schnelles und vollkommenes Anlegen der Körperanhänge in eigens dafür bestimmte Vertiefungen des Chitinskeletts gestatten.

Die verschiedenen Grade des Totstellreflexes hängen nach Szymanski als biologische Schutzreflexe mit dem sonstigen Verhalten der betreffenden Gruppen eng zusammen. Während freilich Fabre (25) nach seinen jahrzehntelangen Erfahrungen an Insekten dies verneint, sind es nach Szymanski gerade die langsam beweglichen Insekten, die sich in Rückenlage in der Regel totstellen, und auch die mittelmässig beweglichen verharren nach mehrmaligem Umdrehen in der Akinese, während die flinken Insekten stets sofort wieder aus Rückenlage in die natürliche Lage zurückdrehen. Die letzteren brauchen offenbar die reflektorische Akinese nicht, da sie im Gegensatz zu den anderen, für die sie einen Schutz und einen Ersatz für die Flucht bildet (Polimanti, Löhner), schnell flüchten können. Szymanski will in dem Totstellreflex einen aktiven Verteidigungsreflex sehen (69), wobei freilich unklar bleibt, worin die aktive Verteidigung des Tieres bestehen soll, das sich ja vollkommen bewegungslos verhält.

Auf die biologische Bedeutung von Hypnose und Totstellreflex möchte ich auch als Unterscheidungsmerkmal einen gewissen Wert legen, da im allgemeinen gesagt werden kann, dass der Totstellreflex eine ersichtliche und oben bereits besprochene Schutzfunktion ausübt, während für die Hypnose wie bei den Wirbeltieren so auch bei den Wirbellosen bis jetzt eine biologische Bedeutung meist nicht zutage getreten ist. So wenig wie eine solche bei Kaninchen oder Frosch ersichtlich ist, so wenig bleibt sie es auch vorerst für die Hypnose des Flusskrebse und auch für die erst

auf wiederholtes Umdrehen erfolgende Akinese mancher Insekten, für die ein solches Verfahren natürlich im Augenblick der Gefahr keinerlei Nutzen trägt.

Ein wesentlicher Unterschied bleibt aber zwischen Hypnose und Totstellreflex hier bestehen, das ist das häufige Vorkommen des letzteren unter natürlichen Verhältnissen, während die erstere im allgemeinen mehr durch künstliche experimentelle Beeinflussung hervorgerufen wird. Dass es dabei, wie Bohn (7) meint, zur Auslösung des Totstellreflexes keines spezifischen, sondern nur eines beliebigen äusseren Reizes bedürfe, lässt sich wohl nicht in dieser Weise verallgemeinern, da gerade der Totstellreflex oft auf eine spezifische biologische Konstellation mechanischer Reize abgestimmt ist, während er freilich auch in vereinzelt Fällen ebenso wie durch mechanische so auch durch chemische und Lichtreize hervorgerufen werden kann.

Alle diese Unterschiede, die wir zwischen Hypnose und Totstellreflex und wieder zwischen einzelnen Graden und Abstufungen derselben aufstellen, können nicht durchgreifend sein, wie schon Löhner hervorhob, um so weniger, als angesichts der Fülle der Erscheinungen, die hier in Betracht kommen, bis jetzt doch nur ein minimales Stück Forschungsarbeit vorliegt.

3. Hypnose bei Wirbellosen.

a) Katalepsie der Stabheuschrecken.

Von besonderem Interesse für die Zusammenhänge und Übergänge der hypnotischen Zustände bei Tieren ist die reflektorische Bewegungslosigkeit der Stabheuschrecken (*Dixippus*, *Carausius morosus*, *Aplopus mayeri*), in der das von der menschlichen Hypnose her bekannte Symptom der Katalepsie in geradezu klassischer Weise in den Vordergrund tritt. Zuerst von Stockard (66) und Meissner (52) beschrieben, ist diese Erscheinung besonders von Schleip (63) unter natürlichen und von Schmidt (64) und Mangold (47) unter künstlichen Bedingungen untersucht worden. Die Tiere haben die Gewohnheit, auf den täglichen Beleuchtungswechsel zu reagieren; bei Tage verharren sie regungslos in einer Schutzstellung, indem sie mit vollkommen gerade gestrecktem Körper und angelegten Beinen an einem Zweige ange-drückt oder mit den Krallen des vorderen oder hinteren Beinpaares festgehakt an einem Ästchen frei hängen. Durch die längliche Gestalt und zugleich durch ihre braungrüne Färbung gleichen sie in vollkommener Mimicry einem Zweigstückchen, zumal das Hinterende einer Zweigbruchstelle gleichgebildet ist. Bei Nacht dagegen werden sie munter und fressen Blätter oder bleiben dazwischen auch in einer Ruhestellung, in der sie sich mit weitgespreizten Beinen an Ästchen und Blättern festhalten. Nach Schleips Untersuchungen kann die Schutzstellung auch durch künstliche schwache Belichtung hervorgerufen werden, ebenso nun aber auch durch den mechanischen Reiz der Berührung oder des Wegnehmens von der Unterlage. Ich konnte diese

charakteristische reflektorische Akinese besonders leicht durch Fallenlassen auf die Tischplatte erzielen und auch bei dem lebhaft dahinkriechenden Tiere durch Umwerfen in Rückenlage und kurzes Festhalten mit Holzstäbchen, bis die Umdrehversuche unterbleiben. Die von Schmidt zuerst eingehend beschriebene Katalepsie tritt in dieser Schutzstellung dadurch hervor, dass der längliche Körper wie die Beine des Tieres sich in jede erdenkliche Lage bringen lassen und diese dann jeweils stundenlang beibehalten, ohne dass das Tier eine Lagekorrektur versucht. So lässt sich *Dixippus* auf Kopfspitze und die vorderen Beine gestützt in senkrechter Lage aufstellen oder in Rücken- oder Seitenlage mit beliebigen Stellungen der Beine hinlegen oder mit hoch erhobenem Vorderkörper auf die zwei hinteren Beinpaare setzen, endlich als typische kataleptische Brücke über zwei Kanten legen, und das alles ohne die abnormen Stellungen des Körpers und der Beine zu verändern. Auch die Antennen können in gleicher Weise passiv bewegt werden.

Hierbei ist die wachsartige Biagsamkeit der Glieder durch eine entsprechende Tonuszunahme der Muskulatur bedingt, doch scheint, wie bereits Schmidt hervorhebt, kein Tetanus vorzuliegen, so dass es sich hier wieder um einen echten tonischen Reflex zu handeln scheint.

b) Hypnotische Akinese bei Spinnen.

Besonders durchsichtig ist die biologische Bedeutung bei der hypnotischen Bewegungslosigkeit, die nach Heymons' (33) Mitteilung beim Weibchen der Walzenspinne *Galeodes caspius turkestanus* während der Kopulation besteht, und zwar hervorgerufen durch die starke mechanische Reizung, die das Männchen vor der Begattung dem Weibchen versetzt. Durch sein plötzliches Losspringen auf das Weibchen und Einkneifen mit den Zangen in die weiche Rückenhaut bringt das Männchen es momentan in einen völlig passiven Zustand, wie er ebenso auch künstlich durch Zugreifen mit einer Pinzette ausgelöst werden kann und offenbar mit einem gewissen Kontraktionszustand verbunden ist, in dem die Extremitäten an den Körper herangezogen sind.

Auf die sexuelle Bedeutung, die dieser demnach ebenfalls tonische oder tetanische Reflex besitzt, wurde schon oben (S. 96) eingegangen.

c) Hypnose der Kitchenschabe.

Eine in gleicher Weise typische Hypnose ist bei der Kitchenschabe *Periplaneta (Blatta) orientalis* leicht herbeizuführen, wie Szymanski (68) angegeben hat. Auch hier besteht die dazu notwendige mechanische Beeinflussung im vorsichtigen Ergreifen, Umdrehen, Hinlegen und kurzen Festhalten bis zum Aufhören der Bewegungen. Dabei kann die Bewegungslosigkeit in den verschiedenen Stellungen erfolgen, so z. B. in halb aufgerichteter Lage. Manchmal führen hier wie auch übrigens beim Flusskreb

die Fühler noch weiter während der sonstigen Akinese Bewegungen aus. Bemerkenswert ist ferner, dass erneute mechanische Reizung die Schabe leicht aus der hypnotischen Bewegungslosigkeit aufstört.

Die Natur des Kontraktionszustandes der Muskeln ist dabei noch nicht untersucht, so dass es sich möglicherweise wie bei der Hypnose des Flusskrebsses um eine hypotonische Akinese handelt.

Eine Totstellung findet dagegen bei diesem Tiere nicht statt.

4. Totstellreflexe bei Insekten, Spinnen, Myriapoden.

a) Wasserwanzen.

Als ein besonders genau in seinen Einzelheiten bekanntes Beispiel der Thanatose bei Insekten wollen wir den Totstellreflex von *Ranatra* hier voranstellen, der durch Holmes (35) physiologisch eingehend analysiert ist. Unter völlig natürlichen Bedingungen ist der Reflex anscheinend noch nicht näher beobachtet worden, unter experimentellen kann er auf verschiedenste Weise erzielt werden. Schon wenn das Tier aus dem Wasser genommen wird, wird es gewöhnlich sofort oder nach einigen krampfartigen Bewegungen akinetisch. Ebenso aber auch, wenn es auf den Tisch geworfen wird, sobald es mit diesem in Berührung kommt. Die Stellung ist dabei abhängig von der Haltung der Beine während des Falles und weist manchmal auf einen Mimetismus hin, besonders wenn dabei die Vorderbeine vorgestreckt und die hinteren Beinpaare rückwärts an die Bauchseite angelegt werden, wodurch das Tier wie ein gerades Ästchen aussieht. Doch können die Beine in sehr verschiedenen, insbesondere auch beiderseits unterschiedlichen Stellungen bewegungslos werden. Sie befinden sich dabei in einem extrem starren Zustande, so dass sich hier die Totstellung bei entsprechender physiologischer Untersuchung des Kontraktionszustandes wohl als echter tetanischer und nicht als tonischer Reflex erweisen würde. Denn nach Holmes' Beobachtungen tritt hier offenbar auch eine Ermüdung ein, die schliesslich eine Wiedererschaffung der Beine und langsames Niedersinken des Körpers herbeiführt. Schon vorher aber ist der Starrezustand offenbar doch kein so extremer, wie Holmes ihn bezeichnet, da das Tier in der Akinese in jede beliebige Stellung gebracht werden kann und diese für einige Minuten bis über eine Stunde beibehält. Eine passive Beweglichkeit ist also noch vorhanden, beim Biegen der Glieder freilich die Starre fühlbar. Es handelt sich hier offenbar wieder um eine typische Katalepsie der höheren Grade. Ähnlich dem *Dixippus* lässt sich das Tier dadurch auch z. B. auf die Spitze der Atemröhre und zwei Beine stellen, wonach es erst nach anderthalb Stunden wieder langsam herabsinkt und anfängt, die Beine zu bewegen. Während der Akinese ist bei *Ranatra* zugleich die Sensibilität erloschen, und sogar auch eine völlige Analgesie vorhanden, so dass das Tier auch gegen schwerste Verstümmelungen reaktionslos bleibt.

Es gibt nun eine ganze Reihe verschiedener Einflüsse, durch welche sich Eintrittszeit und Dauer dieser hypnotischen Akinese der Wasserwanzen verändern lassen.

Zunächst bestehen auch unter gleichen Bedingungen weitgehende individuelle Schwankungen, die sich schon bei der Herbeiführung des Totstellreflexes geltend machen. Denn oft ist es hierfür nach dem Herausnehmen aus dem Wasser erst noch notwendig, mit mechanischen Reizen, Streichen des Körpers oder Anlegen der Beine vorsichtig nachzuhelfen, in anderen Fällen tritt bei besonders empfindlichen Tieren der Reflex aber schon bei leichter Berührung des Thorax wie der Beine und des Abdomen ein, so dass es besonderer Massregeln bedarf, wenn das Tier nicht bewegungslos werden soll. Am besten hilft hiergegen das Anfassen an der Atemröhre.

Erneute Berührung und Streichen des akinetischen Tieres, wenn es im Begriff ist, die Bewegungslosigkeit aufzugeben, ruft jedesmal erneute Verstärkung des Reflexes hervor, wie wir es oben auch als Unterscheidungsmerkmal des Totstellreflexes von der tierischen Hypnose im engeren Sinne bezeichnet haben. Andererseits entspricht die ausgesprochene Katalepsie und die Einnahme der verschiedensten Körper- und Beinstellungen beim Eintritt des Zustandes mehr den für die Hypnose im engeren Sinne aufgeführten Symptomen. Diese Einteilung lässt sich vorerst von einer gewissen Willkür nicht befreien, was indessen m. E. nicht gegen ihre Zweckmässigkeit, vielmehr nur für die Notwendigkeit weiterer Untersuchungen und Analyse der gemeinsamen und unterscheidenden Merkmale spricht. Auch hier gibt es eben zahlreiche Übergänge.

Auch den Einfluss der Wiederholung untersuchte Holmes durch besondere Versuchsreihen und konnte nachweisen, wie *Ranatra* in typischer Weise durch fortgesetzte Herbeiführung des Reflexes allmählich vollkommen refraktär wird und sich dann nicht mehr zur Akinese bringen lässt.

Die Temperatur hatte deutlichen Einfluss im Sinne der Verkürzung der Bewegungslosigkeit bei erhöhten und der Verlängerung bei herabgesetzten Temperaturen. Auch das Licht verminderte die Dauer, wobei sich besonders auch die Bewegungen und Zuckungen der Lichtquelle im gleichen Sinne wirksam erwiesen.

Die Versuche über die Funktionen des zentralen Nervensystems bei der Reflexakinese von *Ranatra* sollen später noch allgemeine Erwähnung finden.

b) Käfer.

Schon im vorhergehenden wurden mehrfach die bei Käfern ausgelösten Akinesen und die Untersuchungen darüber von Fabre und Szymanski erwähnt. (Siehe besonders den Abschnitt: Allgemeines über Hypnose und Totstellungsreflex.) Hier sollen noch die Bedingungen und Erscheinungen des Totstellreflexes besonders nach den Versuchen von Reisinger (60) zu-

sammengefasst werden, die dieser Autor an einer ganzen Reihe von Arten anstellte. Dabei ergab sich eine sehr verschiedene Hypnotisierbarkeit der einzelnen Arten, dergemäss die auslösenden mechanischen Reize auch wieder verschieden gestaltet werden mussten und je nachdem zweckmässig in schwacher Berührung, Klopfen oder Schütteln bestanden, während Fallenlassen, Besprengen mit Wasser und auch Riechstoffe keinen Erfolg hatten. Auch war die Stellung und die während der sonstigen Akinese verbleibende aktive Beweglichkeit der Extremitäten verschieden. Ein kataleptisches Verharren in künstlich erteilten Stellungen liess sich nicht beobachten, wohl aber Anästhesie selbst gegen Aufspießen mit der Nadel bei manchen Arten, die wie *Coccinella* und *Blaps* in besonders tiefe Regungslosigkeit geraten.

Die Dauer der Akinese konnte bei *Cetonia* durch längere vorherige Reizung vergrössert werden, wie auch erneute Reizung im Augenblicke des Erwachens den Zustand aufs neue hervorruft und verlängert. Durch Erwärmung oder durch Dämpfe von Nelkenöl, Benzin, Äther lässt sich der Reflex dagegen jederzeit beenden.

Die Wiederholung wirkte wie in den Versuchen von Holmes, und selbst wenn sie nicht unmittelbar nacheinander sondern nur von Tag zu Tage stattfand, bei *Blaps mortisaga* und *Silpha atrata* deutlich verkürzend, bis das Tier sich am 5. Tage gar nicht mehr bewegungslos machen liess.

c) Blattwespen.

Neuerdings hat Löhner (43) auch die von Enslin bei Blattwespen beschriebenen Starrezustände physiologisch untersucht. Die Imagines wie die als Afterraupen bezeichneten Larven von *Arge pagana*, der Rosenblattwespe, reagieren auf plötzliches Ergreifen, Erschütterung und andere mechanischen Reize, zum Teil auch auf optische Reize, mit einem charakteristischen Totstellreflex, der bei den Raupen in Gestalt eines Spiralreflexes auftritt und wie der tetanische Reflex der Feuerunke bei den Jugendformen unvollständig bleibt. Während bei frei kriechenden Paganalarven stets dieser Totstellreflex als Reizbeantwortung erfolgt, zeigen die in ihrer natürlichen Umgebung festsitzenden Afterraupen meist zunächst einen anderen charakteristischen Reflex, den Schreck- oder Warnstellungsreflex, bei dem nach blitzschnellem Loslassen der hinteren Füsse der auffallend gefärbte Hinterleib emporgeschleudert wird und dann eine längere Bewegungslosigkeit des Tieres eintritt, die erst bei weiterer Reizung in pendelnde Bewegungen oder völliges Loslassen und den spiraligen Totstellreflex übergeht.

d) Spiralreflex der Myriapoden.

Über ganz ähnliche Erscheinungen berichten Clementi (13) und Löhner (41) bei Myriapoden, von denen zuerst Clementi den Reflex der spiraligen Aufrollung beschrieb, den er bei *Julus terrestris* durch Druck auf das Kopf-

segment oder wiederholte mechanische Reizung der ersten drei Metameren auslösen konnte. Nach Löhners Versuchen an *Pachyjulus fuscipes* und *Lysiopetalum illyricum* erfolgt der Reflex wie auf Berührung oder Erschütterung so auch gelegentlich durch plötzliche Belichtung, am sichersten jedoch durch Ergreifen des Tieres mit einer Pinzette am ersten Körpersegment. Reizung an den hinteren Segmenten ruft dagegen lebhaftere Abwehr- und Fluchtbewegungen hervor, auch lässt sich dadurch von hier aus der Spiralreflex ebenso wie durch plötzliche Belichtung wieder unterbrechen.

Nachdem der Spiralreflex ausserordentlich rasch eingetreten ist, liegt das zusammengerollte Tier auf der Seite und zeigt beim Versuche, die Spirale zu öffnen, eine deutliche Spannung. Löhner zählt den Reflex daher ebenso wie Clementi zu den tonischen Reflexen und denkt an eine Dauerverkürzung im Sinne der Tonusmuskeln. (s. S. 92).

Die bei *Pachyjulus* zwischen einigen Sekunden und über einer halben Stunde schwankende Dauer der im Spiralreflex gegebenen Bewegungslosigkeit zeigte bei einzelnen Individuen verhältnismässig konstante Werte und liess sich durch Erhöhung der Temperatur beträchtlich abkürzen.

Der Einfluss der Ermüdung durch häufige Wiederholung trat bei *Lysiopetalum* sehr deutlich hervor, indem der Reflex schon nach wenigen Wiederholungen unvollständig wurde, immer kürzer anhielt und schliesslich ausblieb. Bei *Pachyjulus* dagegen konnte der Reflex beliebig oft nacheinander ausgelöst werden. Nach Löhner hängt dies vielleicht mit der biologischen Bedeutung des Reflexes zusammen, die für das erstgenannte flinkere Tier eine geringe Rolle spielt, als für das zweite, das langsamer ist und daher nicht so schnell flüchten kann.

e) Spinnen.

Im Gegensatz zu der schon oben beschriebenen Hypnose bei Walzenspinnen (s. S. 96 und 105) lassen sich auch typische Totstellreflexe hier beobachten, die besonders Robertson (61) bei *Epeira*, *Amaurobius* und *Celaenia* eingehend untersucht hat. Es liegt ja im biologischen Charakter der Spinnen, wenn sie im Netze oder sonst auf der Lauer liegen, sich möglichst regungslos zu verhalten. Dabei kommen ihnen Mimicry und Mimetismus noch zu Hilfe, um sie möglichst unbemerkt zu machen. So sitzt *Celaenia excavata* meist bewegungslos mit angelegten Beinen an Bäumen und gleicht trockenem Vogelkote. Hier ist also sozusagen die Totstellung ein normaler Dauerzustand und selbst Schütteln und Klopfen, Hinwerfen oder Umdrehen rufen kein Lebenszeichen hervor. Nur bei schwachem Streichen des Körpers werden die Beine bewegt und seitlich herausgestellt.

Bei *Epeira* und *Amaurobius* tritt der Totstellreflex in typischer Weise erst bei Erschütterung des Netzes ein, bei *Amaurobius* genügt schon eine leiseste Erschütterung zur Einnahme der charakteristischen Stellung mit teil-

weise angezogenen Beinen, während erneutes mehrmaliges Klopfen den Zustand wieder unterbricht. *Epeira* reagiert auf stärkere Erschütterung des Netzes mit momentaner Einziehung der Beine, so dass sie dann einem Stück Rinde gleicht. Auch wenn das Tier auf den Boden geworfen oder wenn an eine Glasflasche, in der es sitzt, geklopft wird, tritt sofort die länger dauernde vollkommene Akinese ein; bei häufiger Wiederholung dieses mechanischen Reizes wird derselbe jedoch unwirksam, so dass er schliesslich den Bewegungszustand hervorruft.

f) Fallreflexe bei Insekten.

Bei der Stabheuschrecke *Dixippus*, von deren Lebensgewohnheiten und deren hypnotischer Katalepsie oben schon die Rede war (s. S. 104), wird gelegentlich beobachtet, dass sie auf Reizung hin die angekrallten Blätter loslässt und sich durch das Laubwerk fallen lässt, um dann irgendwo an einem tieferen Ästchen in der bewegungslosen Schutzstellung hängen zu bleiben. Offenbar ist auch dieses Fallenlassen biologisch als ein Schutzreflex zu betrachten, der das Tier im Verein mit der Mimicry seiner Färbung und Körperform und dem Mimetismus seiner Totstellung um so wirksamer der etwaigen Verfolgung entzieht.

Derartige Fallreflexe kommen auch sonst noch bei zahlreichen Insekten vor, wie jeder Sammler weiss, und sind auch in manchen anderen Fällen mit anschliessender Akinese verbunden, so dass sie hier bei den Totstellreflexen erwähnt seien. So lässt sich, um nur einige Beispiele hier zu geben, nach Breddin (s. Löhner 41) eine auf *Echium* lebende Pflanzenwanze, *Psacasta exanthematica*, bei Beunruhigungen auf die Wurzelblätter der Pflanze fallen und bleibt hier mit angezogenen Antennen und Beinen vollkommen unbeweglich liegen. Auch manche Gallwespen und Schmetterlinge (Bombyciden) verhalten sich in ganz der gleichen Weise, wie ja sonst auch der Totstellreflex bei den Raupen mancher Schmetterlinge (Geometriden) vorkommt, die auf mechanische Beeinflussung hin sich nur mit den Analfüssen festklammern, den ganzen Leib aber steif ausgestreckt halten, so dass sie täuschend den Stengelstückchen ihrer Futterpflanze gleichen. Löhner (41). Auch bei den oben bereits erwähnten Afterraupen der Blattwespen erfolgt nach Löhners (43) Beschreibung bei Eintritt des Totstellreflexes durch Loslassen der festgehaltenen Zweige ein derartiger Fallreflex.

C. Bedeutung des Zentralnervensystems für die tierischen Akinesen.

I. Die zentrale Hemmung.

Die Bedeutung des zentralen Nervensystems für die tierische Hypnose und ihre Theorie habe ich in meinem Buche (47) so eingehend dargestellt, dass hier nur zusammenfassend das Wesentlichste hervorgehoben werden soll.

Alle vorstehend beschriebenen akinetischen Zustände sind an bestimmte Teile des Zentralnervensystems gebunden und durch funktionelle Veränderungen in denselben bedingt. Diese Veränderungen bestehen im wesentlichen in einer tonischen Hemmung der Bewegung und Bewegungskoordination, insbesondere der Lagekorrektur. Die Hemmung erstreckt sich demnach auf die Zentren der Normalhaltung, Ortsbewegung, Reflexkoordination und Lagekorrektur.

Diese zentrale Hemmung wird reflektorisch durch afferente Erregungen infolge äusserer Reize hervorgerufen. Wirksam sind Einzelreize oder gleichzeitig oder nacheinander summierte Reize meist mechanischer, doch in manchen Fällen auch optischer, selten chemischer, im Laboratoriumsversuche auch elektrischer Art. Je nach Art und Stärke der Reizung wie auch in Abhängigkeit von inneren Faktoren kann die zentrale Hemmung in einzelnen Fällen verschiedengradig sein, so dass bei manchen Tieren auch unvollkommene Akinesen ausgelöst werden können. Meist ist die Bewegungslosigkeit des Körpers und seiner Bewegungsorgane vollkommen, so dass jedenfalls keine Orts- und Lagebewegungen mehr stattfinden. Dieselben Reize, die die Akinese herbeiführen, können in einem anderen Stärkeverhältnis die zentrale Hemmung wieder beseitigen.

Die zentrale tonische Hemmung, die zur Bewegungslosigkeit führt, hebt nicht nur die Impulse, die die Muskeln sonst zu Ortsbewegungen und Lagekorrekturen innervieren, auf, sondern beeinflusst auch den Tonus der Körpermuskulatur. Diese die Akinesen begleitende zentrale Tonusänderung der Muskulatur kann alle verschiedenen Grade annehmen von schlaffer Atonie bis zur kataleptischen und zur tetanischen Starre.

Die zentrale Hemmung bedingt ferner, während die übrigen Sinnesfunktionen nachweislich nicht beeinträchtigt werden, in vielen Fällen eine Herabsetzung der Fähigkeit, auf Berührungs- und Schmerzreize zu reagieren. Wieweit bei dieser praktisch vorhandenen Hypästhesie bis Analgesie im einzelnen Falle ausser der motorischen Reaktionsbehinderung durch die zentrale motorische Hemmung auch eine zentrale oder periphere sensorische Funktionsherabsetzung beteiligt ist, kann nach den bisher vorliegenden Untersuchungen nicht entschieden werden; doch scheint auch eine zentrale sensorische Hemmung eine Rolle zu spielen.

Eine weitere durch die zentrale Hemmung bedingte funktionelle Veränderung während der hypnotischen Akinesen ist die der Reflexerregbarkeit. Dieselbe lässt sich, wie ich mit Eckstein gezeigt habe (49, 50), z. B. bei Fröschen, meist als Herabsetzung der Reflexerregbarkeit, ausnahmsweise auch im Sinne einer Steigerung, experimentell nachweisen. Auch konnten wir den Nachweis erbringen, dass diese Reflexherabsetzung rein zentral und weder peripher sensibel oder peripher motorisch, noch auch durch Ermüdung bedingt ist. Zunächst konnten wir den Verwornschen Einwand gegen die Versuche von Danilewsky über eine angebliche Reflexherabsetzung beim

hypnotisierten Frosch bestätigen, dass nämlich die Intensitätsschwelle bei der Reflexprüfung am normalen und hypnotisierten Frosch zwischen beiden keine grösseren Unterschiede als die normal schon vorhandene Schwankungsbreite erfährt. Wir wählten daher zur Prüfung die Anzahl der in gleicher Stärke und Frequenz applizierten Reize, die für den von uns so genannten Abspringreflex im Normalzustande und in Hypnose erforderlich waren. So konnten wir mit einer geeigneten Methodik (50, 51) feststellen, dass diese Anzahl bei wiederholt nacheinander hervorgerufener Hypnose gegenüber derjenigen in dem jeweils dazwischen wieder erreichten Normalzustande meist beträchtlich steigt, in Ausnahmefällen dagegen auch sinken kann. Es findet also meistens eine Reflexherabsetzung in der Hypnose statt. Dabei spielt der Einfluss der Lage nur insoweit eine auch nur sekundäre Rolle, als die Herabsetzung während der tieferen Hypnose in Rückenlage noch grösser ist als in der leichteren Hypnose in Bauchlage. Ferner sind nach unseren Versuchen auch periphere sensible oder motorische Ermüdungserscheinungen nicht für die Reflexherabsetzung verantwortlich zu machen, endlich ebensowenig eine Ermüdung der Zentren für den in Betracht kommenden Umdreh- und Abspringreflex. Die Veränderung der Reflexerregbarkeit in der Hypnose muss demnach primär durch zentrale Funktionsänderung bedingt sein, die Herabsetzung wohl direkt durch die zentrale Hemmung, auf der die Hypnose beruht.

Diese zentrale Hemmung, die reflektorisch hervorgerufen die Hypnose selbst bedingt, ist durch unsere Versuche somit zugleich auch zum ersten Male während der Hypnose experimentell an einer funktionellen Veränderung (Reflexherabsetzung) nachgewiesen und bestätigt, die selbst allein noch nicht die Hypnose darstellt, vielmehr nur in dem gesamten Symptomenkomplex derselben das Hauptsymptom der Bewegungslosigkeit begleiten kann.

II. Zentrale Lokalisation der Hemmung.

Die erwähnte Untersuchung von mir und Eckstein gab zugleich Gelegenheit, für den Frosch aufs neue zu bestätigen, was ich früher (47) allgemein über die Lokalisation der zur Hypnose führenden tonischen Hemmung sagen konnte: Dass sich diese nämlich „in erster Linie auf die Zentren der Ortsbewegung, der Normalhaltung, der Reflexkoordination, insbesondere der Lagekorrektur, kurzum auf das beim Frosch in der Medulla oblongata gelegene Zentrum der Bewegungskoordination erstreckt“. Bei der Hypnose in Rückenlage muss jedenfalls eine Hemmung des auch nach unseren Versuchen in der Oblongata lokalisierten Zentrums für den Umdrehreflex vorhanden sein, und auch für die Hypnose in Bauchlage ergab es sich als unwahrscheinlich, dass das Rückenmark allein, das noch das Zentrum des von uns untersuchten Abspringreflexes umfasst, der Sitz des integrierenden Hemmungszustandes sei.

Auch Verworn (74) bezeichnet bereits als Sitz der die Hypnose bedingenden zentralen Veränderung dieselben zentralen Teile, die den Lagereflex

vermitteln, und suchte durch eigene Versuche am Meerschweinchen die Möglichkeit auszuschliessen, dass dieser zentrale Vorgang etwa nur im Rückenmark lokalisiert sei.

Wie Heubel (32) und Danilewsky (18, 19) bereits am Frosche, so konnte Verworn (74) auch für das Huhn, später auch Szymanski (67) am Kaninchen nachweisen, dass das Grosshirn bei diesen Tieren für die Hypnose entbehrlich ist, dass dieselbe auch nach Grosshirnexstirpation ebenso leicht ausgelöst werden kann, nach Danilewsky und Verworn sogar mit längerer Dauer, nach Szymanski ebenso lange als sonst. Ich kann mich nach eigenem Eindruck nicht des Zusatzes enthalten, dass mir entgrosshirnte Tauben weniger leicht und lange hypnotisierbar schienen.

Wiewenig bezüglich der Lokalisation der den akinetischen Zuständen zugrunde liegenden zentralen Funktionsänderungen eine Schematisierung und Übertragung von Resultaten auf eine andere Tiergattung oder eine andere Art reflektorischer Akinese angängig ist, zeigt die oben erwähnte neuere Untersuchung von Löhner (42) über den Kahnstellungsreflex der Feuerunke. Diese tetanische Akinese lässt sich nach Entgrosshirnung zunächst nur noch unvollständig, mit relativer Atonie, erzielen, in der dritten Woche nach der Operation dagegen wieder wie beim normalen Tier. Nach Entfernung auch des Zwischen- und Mittelhirns bleibt eine noch stärkere Tonusherabsetzung bei der Auslösung des dabei noch unvollständigeren Reflexes dauernd bestehen. Endlich gelingt der Reflex aber immerhin erkennbar auch nach Dekapitation mit Abtrennung der Oblongata oder nach Rückenmarksdurchschneidung unterhalb derselben sowohl im Schultergürtel wie auch in der hinteren Körperhälfte. Für diesen Reflex sind demnach die Rückenmarkszentren allein ausreichend.

Bei den Wirbellosen tritt im Gegensatz zu den erwähnten bisherigen Versuchen an Wirbeltieren allgemein eine stärkere Hemmungsfunktion der höchsten Teile des Zentralnervensystems und eine grössere Bedeutung derselben für die reflektorischen Akinesen hervor. Dies zeigen die schon in der Monographie (47) zusammengestellten Versuche an Crustaceen, Wasserwanzen, Stabheuschrecken und Spinnen. Alle diese Tiere sind nach Exstirpation der Kopfganglien schwerer in die ihnen jeweils eigentümliche Akinese zu versetzen und verharren auch nur kürzer in derselben, die hier ganz allgemein offenbar in erster Linie auf einer tonischen Erregung der in den höchsten Ganglien lokalisierten Hemmungsfunktion beruht. Immerhin lässt sich die Akinese aber auch stets nach Entfernung jener Teile noch in wechselndem Grade auslösen.

Auch für die Käfer sind hierüber noch von Reisinger (60) Versuche angestellt worden, nach denen die Ganglien des Schlundringes der Sitz des zentralen Vorganges beim Totstellreflex sind, da dekapitierte Tiere sich nur noch unvollständig und vorübergehend und zum Teil gar nicht mehr bewegungslos machen lassen.

Im gleichen Sinne fielen endlich auch die Ausschaltungsversuche von Clementi (13) und Löhner (41) an den Juliden aus, durch die sich als Reflexzentren das Oberschlundganglion und das Bauchmark im Bereiche der ersten drei Rumpfabschnitte ergab.

D. Reaktions-Akinese bei Protisten.

Schon auf der tiefsten Stufe der organischen Entwicklungsreihe sind Zustände der Bewegungslosigkeit zu beobachten, die durch eine gewisse Summe von Reizen hervorgerufen werden und in einer tonischen Hemmung der Ortsbewegung bestehen. Es handelt sich hier offenbar um grundsätzlich gleichartige Erscheinungen, wie bei den im vorhergehenden beschriebenen physiologischen Zustandsänderungen der Metazoen. Nur verläuft hier der Vorgang nicht wie bei diesen als komplizierter Hemmungsreflex, sondern den primitiven morphologisch präformierten und funktionellen Mitteln entsprechend als Hemmungsreaktion oder Reaktions-Akinese.

Wie wir in der vergleichend physiologischen Betrachtung die Reaktionsbewegungen der Einzelligen, bei denen sich ja oft auch schon die Reizaufnahme mittelst besonders sensibler Organoide (Zilien), die Erregungsleitung durch den Zellkörper hindurch, und die Reizbeantwortung mittelst besonderer kontraktiler Organoide (Myoide) deutlich voneinander unterscheiden lassen, als primitive entwicklungsgeschichtliche Vorstufen der Reflexbewegungen und Reaktionen der höheren Tiere aufzufassen gewohnt sind, so werden wir auch die gleichen Beziehungen zwischen den hier zu erwähnenden Reaktionsakinesen der Protisten und den reflektorischen Akinesen der höheren Tiere anerkennen müssen. Durch die vergleichende Betrachtung gewinnen diese physiologischen Zustandsänderungen zugleich an allgemein physiologischer Bedeutung, die aus ihrer universalen Verbreitung in der gesamten Tierreihe und ihrer stufenweisen, auf die physiologischen Funktionen des mehr oder minder undifferenzierten Protoplasmas der Einzelligen zurückführenden Entwicklung deutlich hervorgeht.

Wie Verworn (71) in seinen psycho-physiologischen Protistenstudien berichtet, sah bereits Roesel (1755; 62) und nach ihm verschiedene neuere Beobachter Amöben beim Berühren resp. Schütteln kugelig werden, de Bary (20) die Strömung in Myxomyceten auf Erschütterungen still stehen, Haeckel (29, 30) Moneren und Radiolarien bei Berührungen und Erschütterungen je nach deren Stärke ihre Pseudopodien teilweise oder ganz einziehen und Engelmann (24) Diatomeen und Oscillarien auf Erschütterungen ihre Bewegung einstellen. Verworn (71) selbst konnte an Rhizopoden bei ganz schwacher Reizung durch Erschütterung vorübergehendes Sistieren des Vorfließens der Pseudopodien beobachten, die besonders bei *Diffugia fast* plötzlich eingezogen werden, sobald eine stärkere Erschütterung erfolgt. Eine solche rief auch bei *Actinosphaerium* momentanen Stillstand der Plasmabewegung auf den Achsenfäden und eventuell

noch teilweise Einziehung der Pseudopodien hervor. Auch den Reiz einer plötzlichen Belichtung mit direktem Sonnenlicht fand Verworn in diesem Sinne wirksam, da Stentor daraufhin nach mehreren Sekunden zur Kugelgestalt zusammenzuckte, eine Wirkung, die Verworn als indirekte auffasst und auf den gleichzeitigen Wärmereiz zurückführt, da Stentor auch bei Erwärmung auf 35° C mit plötzlicher Kontraktion der Myoide und Zusammenschnellen zur Kugel reagiert. Eine gleiche Reaktion hatte Kühne (40) bei *Amoeba diffluens* gefunden.

Dass indessen auch der Lichtreiz als solcher unmittelbar derartige Reaktionsakinesen bei Protisten herbeizuführen imstande ist, war bereits durch Engelmann (23) beobachtet worden. Er sah bei *Pelomyxa palustris*, wenn sie zunächst ungestört mit einer Geschwindigkeit von 0,5 mm in der Minute auf dem Objektträger kroch, nach Wegziehen der das helle Tageslicht abblendenden Hand oder plötzlichem Aufschieben des Fensterladens die Körnchenbewegungen alsbald stillstehen und das Protist sich wie nach einem elektrischen Schläge innerhalb weniger Sekunden kugelig zusammenziehen. Wenn die Erhellung nur allmählich erfolgte, war kein deutlicher Einfluss auf die dann weiter vor sich gehenden Bewegungen zu beobachten.

Bei einem lichtempfindlichen Mikroorganismus, dem von ihm so genannten *Bacterium photometricum*, dessen Bewegungen nach Engelmann (22) nur durch Licht hervorgerufen werden, wirkte eine positive Schwankung der Lichtintensität nur beschleunigend, während hier eine charakteristische Hemmungsreaktion auf plötzliche Verdunkelung hin eintrat. Dabei schiessen nämlich nach Engelmanns Beobachtungen alle bis dahin ruhig schwimmenden Bakterien fast im nämlichen Moment eine Strecke weit zurück und stehen, allerdings meist unter lebhaftester Rotation um ihre Längsachse, still, um danach wieder die gewöhnliche Bewegung aufzunehmen. „Man erhält vollständig den Eindruck des Erschreckens.“

In neuerer Zeit hat auch Oltmanns (54) bei Protisten eine Reaktion beschrieben, die auf plötzliche Intensitätsschwankungen der Belichtung hin eintritt und ihrer ganzen Erscheinung nach mit den reflektorischen Akinesen der Metazoen, insbesondere mit Totstell- und Fallreflexen übereinstimmt. Es ist dies eine schon von Oltmanns selbst als Hemmung bezeichnete Reizerscheinung, die bei *Euglena* und ähnlich auch *Trachelomonas* bei plötzlicher starker Belichtung infolge Wegziehens vorher vorgeschobener Rauchgläser eintritt und in einer momentanen Hemmung der Geißelbewegung besteht, die zur passiven Vertikaleinstellung des Zellkörpers mit dem Hinterende abwärts und zu regungslosem Absinken führt. Bei *Euglena* können auch während des Fallens neue Bewegungen und damit Versuche, aus dem übergrellen Lichte herauszukommen, einsetzen. *Trachelomonas* sinkt meist fast bewegungslos ab, bis die Zellen im Dunkeln sind.

Auch *Volvox* zeigt nach Oltmanns die gleiche Hemmung der Geisselbewegungen beim Hervortauschen der Spitze des Zellkörpers aus dem Dunkeln ins Helle, wodurch dann auch wieder ein Zurücksinken bedingt wird.

Wenn wir diese Reaktionsakinesen der Protisten überblicken, so können wir auch hier, abgesehen von der Verschiedenartigkeit der auslösenden Faktoren, mechanischer Reiz, Wärme, Belichtung, Beschattung, bereits den Unterschied zwischen hypertonischen und hypotonischen Zustandsänderungen feststellen. Wenn wir die Zurückziehung der Pseudopodien und Zusammenziehung zur Kugelform entsprechend der früheren Verwornschen Auffassung mit kontraktorischen Vorgängen in Analogie setzen, so werden wir die erwähnten derartigen Reaktionen als hypertonische Akinesen bezeichnen dürfen, während sich die von Oltmanns beschriebene Fallreaktion der Flagellaten durch die dabei eintretende vollkommene Passivität, die offenbar ohne kontraktorische Veränderungen eintritt, den hypotonischen Akinesen einordnen liesse.

E. Übersicht u. Vergleich mit der menschlichen Hypnose.

In der vorliegenden Abhandlung ist der Versuch durchgeführt worden, die bis jetzt als tierische Hypnose, Katalepsie, Totstellung, Starrkrampfreflex, zum Teil auch als tonische Reflexe bekannten und im ganzen Tierreich verbreiteten Erscheinungen der reflektorischen Akinesen (Zustände der Bewegungslosigkeit) nach einheitlichen Gesichtspunkten darzustellen. Dabei wurde von rein äusserlichen Vergleichsmomenten abgesehen, sonst hätte der natürliche Schlaf, von dem die Hypnose erst ihren Namen hat, und ebenso der Tod, dessen äussere Erscheinung ja mit dem Totstellreflex, der Thanatose, Ähnlichkeit, wenn auch, wie erwähnt, nicht Übereinstimmung besitzt, mit in den Kreis der Betrachtung gezogen werden müssen. Vielmehr wurden nur die physiologischen Gesichtspunkte zur Geltung gebracht und einmal überhaupt nur solche reflektorisch akinetische Zustände zusammengestellt, die offenbar alle auf das gleiche physiologische Phänomen, eine durch äussere Reize hervorgerufene zentrale Hemmung der Ortsbewegung und Lagekorrektur, zurückzuführen sind und die in dem gleichartigen physiologischen Symptomenkomplex, der meist in charakteristischen Veränderungen des Muskeltonus und in manchen Fällen auch in Veränderungen der Reflexerregbarkeit und gewisser Sinnesfunktionen, neben dem Hauptsymptom der völligen Bewegungseinstellung besteht, ihren Ausdruck finden.

Durchaus berechtigt erscheint vom vergleichend physiologischen Standpunkte die Erweiterung dieses Kreises auf die Einzelligen, bei denen wir ja auch sonst den primitiven Anfängen der Muskel-, Nerven- und Sinnesfunktionen wie der Morphologie der entsprechenden Organoide nachforschen und deren vorher beschriebene Reaktionen, die zu akinetischen Zuständen führen, da-

nach zwanglos als phylogenetische Vorstufen der reflektorischen Akinesen der Metazoen erscheinen.

Die andere Frage, ob die vergleichend physiologische Betrachtung hier auch in aufsteigender Richtung der Tierreihe den Anschluss zu gewinnen hat und ob auch die menschliche Hypnose ihren physiologischen Erscheinungen nach als wesensgleich in denselben Kreis mit einzubeziehen ist, habe ich in meinem dieser Frage gewidmeten Buche (47) eingehend geprüft und an anderer Stelle (48) zusammenfassend erörtert, so dass sich eine erneute ausführliche Behandlung hier erübrigt. Das Ergebnis dieser Untersuchung gipfelte in dem Nachweis, dass die weitgehende Übereinstimmung der physiologischen Erscheinungen, die mit der Herbeiführung und Dauer der menschlichen Hypnose und den Verschiedenheiten in der Disposition zu derselben zusammenhängen, besonders aber die Übereinstimmung der physiologischen Veränderungen der Muskelfunktion (hypo- und hypertonische Zustände, Katalapsie) und Sinnesfunktionen (Anästhesie, Analgesie) dazu drängen, die menschliche und tierische Hypnose als physiologisch wesensgleiche Zustände anzusehen.

Ausdrücklich wurde dabei auf die tiefgreifenden psychologischen Unterschiede zwischen beiden und die psychologische Sonderstellung der menschlichen Hypnose hingewiesen, die nicht durch mechanische, sondern durch die psychische Hemmung der Suggestion hervorgerufen wird und während ihres Verlaufes durch das psychische Rapportverhältnis ausgezeichnet ist.

Wenn trotzdem Klieneberger¹⁾ in einem kurzen, auf den wesentlichen Inhalt meines Buches (47) nicht näher eingehenden Referate desselben die physiologische Gleichstellung der menschlichen und tierischen Hypnose für gefährlich hält, weil er darin nur den ersten Schritt zur psychologischen Gleichstellung erblickt, so kann ich dazu nur bemerken, dass Gefahren, die vielleicht ein anderer in dem Resultate finden könnte, den Forscher nicht abhalten dürfen, nach seinen wissenschaftlichen Ergebnissen auch die daraus gewonnene Überzeugung zu vertreten. Wenn Klieneberger, auf Grund der Erörterung der Frage nach der Möglichkeit der Suggestionshypnose bei Tieren in meinem Buche, aber sagt, dass ich selbst jenen gefährlichen Weg bereits beschritten zu haben scheine, und mich den Verfechtern der tierischen Intelligenz nahestellt, so muss ich dies zur Beruhigung meiner Leser hier nachdrücklich zurückweisen. Es scheint mir aber nicht zweckwässig für den Fortschritt der Wissenschaft, angesichts der Schwierigkeiten, welche die Physiologie und Tierpsychologie bei ihrer gegenseitigen Verständigung gehabt haben, eine Angst vor psychologischen Erörterungen in physiologischen Arbeiten grosszuziehen, denn die vergleichende Physiologie des zentralen Nervensystems ist zugleich eine Grundlage der vergleichenden Psychologie.

¹⁾ Klieneberger, Deutsche Med. Woch. 1916.