(Aus dem k. k. physiol. Institut der böhm. Universität in Prag. Vorstand:
Prof. Dr. Mareš.)

Ueber die Entwicklung der locomotorischen Coordinationsthätigkeit im Rückenmarke des Frosches.

Von

Dr. **Edward Babák**,
Assistent des Institutes.

I.

1. Die Coordination einfacher Bewegungen zu einer complicirten Bewegung (z. B. Locomotion) geschieht bei den mit wohlentwickeltem Nervensystem versehenen Thieren mittelst nervöser Organe. Es gibt aber einige Ausnahmen; so gibt Friedländer (1) an, dass sich die gewöhnliche progressive Bewegung der Regenwürmer aus successiven Bewegungen einzelner Segmente zusammensetzt, indem die mechanische Wirkung der Muskelthätigkeit des vorangehenden Segmentes einen directen Reiz für die complicirte Muskelthätigkeit des nächstfolgenden liefert; wie seine Versuche gelehrt haben, scheint dabei das Nervensystem nicht wesentlich theilzunehmen. — Bemerkenswerth ist Loeb's (2) Beobachtung an *Ciona intestinalis*, wo nach Entfernung des auf ein einziges Ganglion reducirten Centralnervensystems der charakteristische complicirte Schutzreflex erhalten bleibt und nur seine Reizschwelle erhöht wird.

Im Folgenden will ich nur gewisse, für meinen Zweck geeignete Ergebnisse derjenigen Experimente zusammenstellen, welche sich auf die Coordination der Locomotionsbewegungen beziehen.

2. Bei den Wirbellosen wurde neuerdings besonders durch Loeb, Steiner, Maxwell und Bethe eine Anzahl von werthvollen Kenntnissen errungen. Bei den Turbellarien sah Loeb (3) nach Durchschneidung des Thieres hinter dem Ganglionpaare ent-

weder (*Planaria torva*) regelmässige, auch spontane¹⁾ Locomotion und Umdrehung aus der Rückenlage wie am Vorder- so auch am Hinterthiere, oder (*Thysanozoon Brochii*) nur am Vorderthiere, während das Hinterthier nur locale Reflexbewegungen ausführte: also bei zwei nahe verwandten Thieren gibt es hier einen wesentlichen Unterschied. — Bei den Nemertinen gibt Steiner (4) von *Cerebratulus marginatus* an, dass die Locomotion des Hinterthieres noch zu beobachten ist, nachdem die Schnitte noch etwas hinter der Mitte des Thieres geführt wurden. — Bei den Anneliden berichtet Maxwell (5), dass *Lumbricus* ohne 5—9 vordere Segmente sich ganz normal spontan bewegt, dass aber die Fähigkeit der Locomotion sich verringert, je mehr weitere Segmente abgeschnitten werden. Das Vorder- und das Hinterthier eines durchschnittenen Blutegels (*Hirudo*) schwimmen nach Loeb regelmässig spontan und kehren aus der Rückenlage um.

Bei den Crustaceen (Bethe 6) zeigt *Squilla mantis* nach Durchschneidung des Bauchmarks zwischen den Mundganglien und dem ersten Beinganglion auf Reiz einige Schritte in normaler Folge, wobei das Vorderthier passiv nach vorn geschoben wird, das Schwimmen fehlt; nach Durchschneidung der Schlundcommissuren weist das Thier — spontan oder gereizt — langsame unsichere Gangbewegungen nach vorne auf, Schwimmbewegungen nur auf Reiz. *Astacus fluviatilis* macht nach Durchschneidung der Schlundcommissuren keine spontane Locomotionsbewegungen, gereizt geht er langsam und schwankend mit gehobenem Körper nur nach vorne. Bei *Carcinus maenas* verschwinden nach Durchschneidung der Schlundcommissuren die Seitengangbewegungen, während die Locomotion nach vorne auf Reiz erhalten bleibt. Nach Ausschaltung des Unterschlundganglions fällt bei *Astacus* und *Carcinus* der Gang und der Umdrehreflex ganz aus.

1) Spontan, d. h. ohne einen nachweisbaren unmittelbaren Reiz von aussen; der Begriff hat hier also einen objectiven, nicht psychologischen („willkürlich“) Sinn. Spontane Bewegungen sind vielmehr eine Kategorie von Reflexbewegungen, denn sie verschwinden nach Unterbrechung der centripetalen Bahnen (Hering [7], Bickel [8]). Hering unterscheidet „peripherogene“ und „centrogene“ Bewegungen ebenfalls vom objectiven Standpunkte aus; die centrogenen Bewegungen sind hypothetisch. — Es erscheint, dass der Coordinationsmechanismus der spontanen Bewegungen von demjenigen der übrigen Reflexbewegungen einigermaassen verschieden ist (z. B. die distale Partie des Rückenmarkes zeigt, wie ich weiter anführen werde, bei der Froschlarve spontane Locomobilität, beim erwachsenen Frosche [Bickel] nicht).

Bei den Insecten fand Bethe bei *Pachytylus cinerascens* nach Decapitation, wodurch auch das Unterschlundganglion beseitigt wird, auf Reiz schwankende Gangbewegungen, eventuell auch Sprungbewegungen erhalten; ebenfalls *Hydrophilus piceus* zeigt nach dieser Operation langsame, ungeschickte Gangbewegungen; beim Schwimmen wird das erste Beinpaar nicht angezogen, sondern ampelt mit in Wasser umher; die Gang- sowie Schwimmbewegungen können selbst nach Durchschneidung der Längscommissuren zwischen dem prothoracalen und mesothoracalen Ganglion beobachtet werden.

3. Diese kurze Uebersicht genügt, um uns zu überzeugen, dass die Verhältnisse der Bewegungskorrelationen der Locomotion bei den verschiedenen Repräsentanten der Wirbellosen verschieden sind. Bethe's Beobachtungen bei Arthropoden lehren, dass der Coordinationsmechanismus der Locomotion in denselben nervösen Centralorganen liegen kann, welche überhaupt die Reflexcentren der betreffenden Bewegungsorgane bilden: so wird z. B. die Coordination der Gang- und Schwimmbewegungen bei *Hydrophilus* in den Thoracalganglien durchgeführt und zwar für jedes Segment in dem zugehörigen Ganglion; ähnliche Verhältnisse herrschen auch bei *Pachytylus*. — Demgegenüber ist die Locomotionscooordination bei *Astacus* und *Carcinus* vom Unterschlundganglion (Mundganglien) abhängig, d. h. die distalen Segmente des Bauchmarks haben wichtige intime Beziehungen zu den proximalen eingegangen, so dass durch dieselben die Coordination der Thätigkeiten, welche die Locomotion ausmachen, bedingt ist. Nebstdem geschieht natürlich in den Beinganglien eine Reihe von anderen Coordinationen unabhängig von der Verbindung mit den Mundganglien (Putzreflex, Abwehrreflex). Es kommt aber eben bei *Astacus* und *Carcinus* noch eine weitere Complication zutage: nämlich die Abhängigkeit der die Locomotion durchführenden Segmente vom Oberschlundganglion; denn nach Durchschneidung der Schlundcommissuren zeigt *Astacus* keine spontane Locomotionsbewegungen, und gereizt geht er langsam und schwankend nur nach vorne, *Carcinus* weist nur Locomotion nach vorne (gereizt) auf, aber keine Seitengangbewegungen¹⁾. Die Beziehungen der distalen Bauchmarks-

¹⁾ Es ist bemerkenswerth (Bethe), dass bei den Macrouren, sowie Brachyuren das Bauchmark die Coordination der Locomotionsbewegungen in der Längs-

segmente zu den proximalen und zum Oberschlundganglion sind bei *Hydrophilus* und *Pachytylus* nur insofern zu constatiren, als die Thätigkeiten, welche die distalen Bauchmarkssegmente verrichten, ungeschickter und kraftlos sind.

Es gibt Uebergänge zwischen diesen zwei Typen, ein Beispiel dafür kann man ebenfalls *Bethe's* Untersuchungen entnehmen. Nach Durchschneidung des Bauchmarks zwischen den Mundganglien und dem ersten Beinganglion macht *Squilla mantis* gereizt einige Schritte in normaler Folge, aber Schwimmbewegungen fehlen: also die Coordination der Schwimmbewegungen ist schon von der Verbindung mit den Mundganglien abhängig. Ebenfalls in Bezug auf das Oberschlundganglion steht *Squilla* in der Mitte, indem nach Ausschaltung desselben zwar die Gangbewegungen, aber nicht die Schwimmbewegungen spontan auftreten.

In den angeführten Beispielen, welche den Experimentalarbeiten an Würmern entlehnt worden sind, sieht man ähnliche Verhältnisse: bei den Anneliden zeichnen sich besonders bei *Hirudo* die distalen Segmente durch weitgehende Locomotionsselbstständigkeit aus, bei *Cerebratulus* und *Lumbricus* scheinen die distalen Segmente innigere Coordinationsbeziehungen mit den proximalen eingegangen zu haben. Bei den Turbellarien endlich zeigen zwei nahe verwandte Thiere (*Planaria torva*-*Thysanozoon Brochii*) einen weitgehenden Unterschied in Bezug auf den locomotorischen Coordinationsmechanismus.

Ich will an dieser Stelle auf eine Aeusserung *Loeb's* (2) aufmerksam machen, welche er bei Gelegenheit der Vergleichung der Versuchsergebnisse an *Lumbricus* und *Nereis* gemacht hatte (nach Entfernung des Oberschlundganglions unterscheidet sich *Lumbricus* nur unbedeutend vom normalen Thiere, während *Nereis* hochgradige Störungen des ganzen Benehmens aufweist). Er meint: „was die Nervenphysiologen zur Annahme des „führenden“ Charakters eines Ganglions veranlasst, ist in vielen Fällen nur bestimmt durch die grössere Differenzirung resp. besonderen Reizbarkeiten der peripheren Organe des entsprechenden Segments und nicht durch die grössere Differenzirung des Gehirns“ (*Nereis* unterscheidet sich von

achse nach vorn vermittelt, während die Seitengangbewegungen bei den Brachyuren, deren Ahnen wahrscheinlich Macrouren gewesen waren (ein phylogenetisch neuer Erwerb), an die Thätigkeit des Oberschlundganglions gebunden sind; ähnlich die Rückwärtslocomotion der Krebse.

Lumbricus durch hochgradige Differenzirung der Kopfsegmente). — Mit dem Grade der functionellen Differenzirung der Oberfläche des vorderen Körperabschnittes wächst die Differenzirung des betreffenden Ganglions, und zugleich können auch die Beziehungen der weiter nach hinten liegenden, verhältnissmässig gleichartigen Ganglien zu demselben inniger werden; die hochgradige Differenzirung des vorderen Segmentes ermöglicht grössere Mannigfaltigkeit der Bewegungen der hinteren Segmente, und es ist begreiflich, dass die Unterbrechung der Schlundcommissuren verschiedene complicirte Coordinationsbewegungen unmöglich macht (z. B. Rückwärtslocomotion). —

4. Diese Erfahrungen, welche bei den Wirbellosen gewonnen wurden, lassen sich in mancher Hinsicht mit denjenigen bei den Wirbelthieren vergleichen. Obwohl sich hier die einzelnen Segmente des Centralnervensystems und besonders des Rückenmarks als hochgradig autonome Reflex- oder Coordinationscentren der zugehörigen Körperabschnitte erweisen, so dass ihre Thätigkeiten in hohem Maasse selbstständig sind und selbst nach Isolirung einzelner Rückenmarksfragmente ihre Bewegungsqualitäten keine beträchtliche Einbusse erleiden, fehlt es nicht an Fällen, wo sich enge Beziehungen zwischen den distalen und proximalen Segmenten entwickeln. Nach Unterbrechung dieser Verbindungsbahnen werden dann gewisse Coordinationseinheiten vernichtet oder wenigstens gestört. — Ich will im Folgenden eine Auswahl von Beispielen kurz anführen, welche sich besonders auf die Locomotionsfähigkeit des Rückenmarkes und seiner Fragmente beziehen.

5. Steiner (9) und Danilewsky (10) experimentirten an Amphioxus; die einzelnen Theile des Centralnervensystems sind hier der Reflexthätigkeit fähig, es sind auch reflectorische Locomotionsbewegungen möglich; aber nur der vordere Theil mit Gehirn zeigt nach Danilewsky spontane Locomotion. — Nach Bickel's genauen Versuchen am Aalrückenmarke (11), wo die Thiere monatelang nach der Operation beobachtet wurden, sind die einzelnen Theile desselben (selbst die caudale Partie des Rückenmarks) auch spontaner Locomotion fähig. Nach Vernichtung des mittleren Dritttheils breiteten sich die Schlängelbewegungen des Vorderthieres über den ganzen Körper aus, so dass sich bei oberflächlicher Betrachtung die Locomotion von derjenigen eines normalen Thieres kaum unterschied. Schwieriger waren die Versuche an Schleien, Weissfischen u. s. w. (12), wo die tiefen Wunden nicht heilen

und die Thiere die Operation höchstens 20 Tage überleben; desswegen vielleicht sah Bickel niemals spontane Locomotionsbewegungen des Hinterthieres; nach Durchschneidung des Rückenmarkes am distalen Ende des ersten Körperfünftels breiteten sich die Bewegungen des Vorderthieres nach hinten aus, die normale Gleichgewichtshaltung ist verloren, die Rückwärtslocomotion unmöglich. Ebenfalls breitet sich die Locomotion — mechanisch — auf das Hinterthier, nachdem die Schnitte weiter distal geführt wurden, ja auch nachdem der Körper im Ganzen durchgeschnitten und die Theile zusammengeknüpft wurden.

Schrader (13) lieferte den Beweis, dass es keine Stelle in der Medulla oblongata des Frosches gibt, nach deren Verletzung nothwendig die coordinirte Fortbewegung aufhört. Die Störung der Coordination der Locomotion beginnt erst mit der Beeinträchtigung der Leistungsfähigkeit der Vorderbeine, welche immer deutlicher wird, je mehr sich der Schnitt von der Spitze des Calamus scriptorius aus dem Ursprung des Plexus brachialis nähert. Sherrington (14) sah den Rückenmarksfrosch coordinirte Schwimmbewegungen aller Extremitäten im Wasser 36° C. ausführen, doch ist die Coordination nicht so genau als bei Erhaltung der Verbindung mit dem Myelencephalon, und das Thier zeigt die Tendenz, immer tiefer zu sinken. Manchmal ruft die Rückenlage heftige Allgemeinbewegungen hervor, wie sie eine allgemeine Reizung der Rückenhaul in der normalen Lage nicht zu erwecken im Stande ist. Die spontanen Bewegungen sind weit seltener und monotoner, als wenn die distale Partie des Gehirns erhalten ist.

Systematisch hat die Coordinationen der Rückenmarksfragmente des Frosches erst Bickel (15) erforscht. Aus der älteren Literatur will ich nur Gad (16) anführen, welcher (beschränkte) Reflexbewegungen der hinteren Extremitäten noch nach Durchschneidung des Rückenmarkes bei VII., ja noch bei VIII. N. spinalis kurze Zeit beobachtet hatte. — Bickel konnte seine Frösche nach Durchschneidung des Rückenmarks in verschiedenen Höhen bis zu drei Monaten am Leben erhalten. Die Thiere mit quer durchschnittenem Rückenmark zwischen dem fünften und sechsten Wirbel (was nach Gaupp (17) etwa der Mitte der lumbalen Intumescenz entspricht) sind unfähig, ihre Hinterbeine an den Körper anzuziehen; die Reflexbewegungen der Hinterbeine können auf die Dauer kaum ausgelöst werden. Wird der Schnitt zwischen dem vierten und fünften oder dritten

und vierten Wirbel geführt (dies entspricht der vorderen Grenze der *Intumescencia lumbalis* und der Gegend zwischen *Intumesc. cerv.* und *pars media*), so werden die Hinterbeine stärker an den Körper angezogen, als bei dem unversehrten Thier; einmaliger kurzdauernder Druck z. B. auf den linken Fuss ruft eine Streckung des linken Beines nach hinten und rechts hervor, so, dass das linke Bein über das sich gleichzeitig etwas mitstreckende rechte Bein für einen Augenblick zu liegen kommt; mechanische oder chemische Reizung am After hat Abwischreflexe zu Folge oder es werden fortgesetzt die beiden Hinterextremitäten gestreckt und gebogen, wobei die gestreckten Beine gekreuzt werden; bei directer elektrischer Reizung des Oberschenkels findet eine Streckung des Beines wie bei normalen Thieren statt; ein richtiger Sprung nach Reizung des Hinterkörpers wird erst lange Zeit nach der Operation beobachtet und zwar leichter bei den Fröschen, wo das Rückenmark zwischen dem dritten und vierten Wirbel durchschnitten ist. Bei der Locomotion des Vorderthieres bleiben die Hinterbeine angezogen, allmählich — bei rauher Unterlage früher als bei glatter — fangen auch die Hinterbeine an, unter sich wohl coordinirte Kriechbewegungen auszuführen, ihre besondere Haltung aber erinnert an die Kriechbewegungen der Thiere mit durchschnittenen sensiblen Wurzeln. Legt man den Frosch auf den Rücken und reizt z. B. einen Fuss, so wird eine grosse Summe von kreuzweisen Streckungen ausgelöst. Im erwärmten Wasser treten ebenfalls die kreuzweisen Streckungen auf. — In der Ruhe werden oft spontane Bewegungen der Hinterextremitäten beobachtet, die so aussehen, als wollten sich die Thiere bequemer setzen. — Die Steigerung der Reflexerregbarkeit des Hinterthieres erreicht allmählich eine ganz enorme Höhe. — Die Frösche mit quer durchschnittenem Rückenmark zwischen dem zweiten und dritten Wirbel (dies entspricht etwa der Gegend hinter dem III. Nerv. spinalis) verhalten sich im Wesentlichen wie die letztgeschilderten, nur dass die Arme in ihrer Bewegungsfähigkeit ein wenig gestört sind; bei der Streckung der Hinterbeine kommt es nicht mehr zur Kreuzung; Sprünge sind leicht auszulösen; ohne eine ausdrückliche Reizung in der Rückenlage kommen niemals so energische Bewegungen der Beine zu Stande, die das Thier in seine Bauchlage zurückbringen. Spontane Bewegungen des Rückenmarkthieres werden häufig beobachtet. Im erwärmten Wasser führen die Frösche regelrechte Schwimmsüsse aus; eine Correlation zwischen den Bewegungen der

Beine und denjenigen der Arme besteht nicht mehr. Spontane Sprung- oder Schwimmbewegungen sind nicht zu beobachten; der Autor glaubt auch nicht, dass sie möglich sind.

Bei Schildkröten (18), denen das Rückenmark unterhalb der Medulla oblongata durchschnitten wurde und bei denen die Bewegungsfähigkeit der Vorderextremitäten an und für sich nicht im Geringsten herabgemindert war, sah Bickel während der viele Wochen dauernden Beobachtung niemals spontane Ortsbewegungen auftreten; nur wenn er diese Thiere mit sehr starken Inductionsströmen längere Zeit reizte, so konnte er ein paar Mal eine Locomotion auf dem Lande erhalten, allerdings ohne die Regelmässigkeit, wie sie unversehrte Thiere aufweisen; einzelne Extremitäten oder der Schwanz zeigten manchmal spontane Bewegungen.

Steiner (19) hat die Beobachtung gemacht, dass, wenn man einer geköpften Eidechse „ganz grob mit der Scheere von dem Rumpfe nach und nach Stücke von 1—1½ cm abträgt, im Beginn der hinteren Hälfte des Rumpfes die merkwürdige Erscheinung auftritt, dass der Hintertheil, welcher etwa aus Becken, hinteren Extremitäten und dem Schwanz besteht, anscheinend spontan regelmässige Bewegungen ausführt, deren Charakter als Locomotion, wie sie das ganze Thier macht, durchaus anerkannt werden muss“. Die Bewegungen lassen sich durch wiederholte Schnitte in's Mark auslösen, wie Dubois (20) gezeigt hatte. — Bei der Ente (auch bei anderen Vögeln) sah Tarchanoff nach Steiner (19) nach Durchschneidung des Halsmarks in der Höhe des dritten bis vierten Wirbels (bei künstlicher Athmung) eine Reihe von völlig coordinirten Schwimm-, Flug-, Schwanz- und Halsbewegungen, die sich periodisch wiederholen, ohne jeden äusseren Grund auftreten; im Wasser behauptet das Thier sein Gleichgewicht und fährt fort, zu schwimmen, öfter auch Flugbewegungen zu machen wie ein normales Thier. Nach Dubois erhält die geköpfte Ente ihr Gleichgewicht auch auf festem Boden. — Diese Beobachtungen haben natürlich für unseren Zweck kleinere Bedeutung, da sie gleich nach der Operation gemacht wurden.

Singer (21) berichtet von den Tauben mit durchschnittenem Rückenmark, dass — sobald sie emporgehoben werden und die dabei etwa hervorgerufenen Reflexbewegungen sich beruhigt haben — die herabhängenden Füsse in rascher rhythmischer Bewegung bleiben, so zwar, dass in rascher Folge (bis 120 Mal in der Minute) der eine

Fuss kräftig gebeugt, der andere gleichzeitig gestreckt wird. Freusberg (22) beobachtete reflectorische Pendelbewegungen der Hinterbeine beim Hunde mit durchschnittenem Rückenmark (zwischen der dorsalen und lumbalen Partie), wenn derselbe so gehalten wurde, dass der Hinterkörper herabhing. Goltz (23) spricht bei ähnlich operirtem Hunde von zappelnden Bewegungen der Hinterbeine und wedelnden Bewegungen des Schwanzes, welche mit dem Acte der Kothentleerung zusammenfielen und als ein Reflex von der Mastdarmschleimhaut zu begreifen waren; nach Marshall Hall ereignete sich Aehnliches bei einem paraplegischen Menschen.

6. Aus dieser Uebersicht folgt, dass das Rückenmark verschiedener Wirbelthiere verschiedenen Grad der Coordinations- bzw. der Locomotionsfähigkeit besitzt. Allerdings sind bisher die Coordinationsmechanismen überhaupt und besonders bei den Reptilien und Vögeln wenig studirt worden; doch ist es schon jetzt für wahrscheinlich zu halten, dass die Coordinationsthätigkeit des Rückenmarks in keiner directen Beziehung zu der vermeintlichen phylogenetischen Stufenfolge der Wirbelthiere steht. Es ist gewiss voreilig, wenn Steiner aus seinen Versuchen, welche doch trotz seiner eifrigen Bemühungen nur einige Repräsentanten der Wirbelthiere betreffen und an gar manchen Mängeln leiden, einen so allgemeinen Schluss zu ziehen wagt, wie ich ihn in der letzten Abtheilung seines Werkes (19) finde: „Nachdem sich aus dem Akranier ein Kraniot und mit diesem das Gehirn entwickelt hat, setzt sich die Wanderung der Functionen nach dem Vorderende in der Wirbelthierreihe ohne Unterbrechung so lange fort, bis alle seine Functionen jenes Vorderende, das Grosshirn, erreicht haben....“ Es ist ja durchaus unmöglich, aus den heutigen Erfahrungen eine „Wanderung der Functionen nach dem Vorderende ohne Unterbrechung“ nachzuweisen.

Die angeführten Thatsachen beweisen, dass das Rückenmark der Fische eine ausserordentlich weitgehende functionelle Selbstständigkeit besitzt; das Rückenmark des Frosches hat schon einen reducirten Locomotionsmechanismus, seine distale Partie ist nur beschränkter Reflexbewegungen fähig; bei den Schildkröten erscheint eine deformirte Locomotion nach Durchschneidung des Rückenmarks hinter der Medulla oblongata nur ausnahmsweise. Die übrigen Wirbelthiergruppen bieten bisher ungenügende Beispiele dar.

Es wurden zwei Theorien aufgestellt, um die verschiedenen Befunde zu verknüpfen. Die Theorie von den übergeordneten, spe-

cifischen, bestimmt localisirten Centren, nach welcher die proximale Partie des Centralnervensystems die führende Rolle übernimmt, hat in der neueren Zeit viel mehr Abweichungen und Ausnahmen zu verzeichnen als Thatsachen, welche sich ungezwungen derselben unterordnen liessen. Wir wollen nicht breit auf ihre Mängel eingehen; es genügt uns, zu constatiren, dass die fortwährend an Zahl wachsenden Beweise von ausgedehnter Coordinations- bzw. Locomotionsfähigkeit isolirter Abschnitte des Rückenmarkes für uns ihren Werth ausserordentlich herabsetzen.

Die Schwierigkeiten, welche die „Centrentheorie“ für unseren Gegenstand unbrauchbar machen, verschwinden, wenn wir uns auf den Standpunkt der Segmentaltheorie stellen. Dieselbe leistet auch bei den Wirbellosen gute Dienste. Das Centralnervensystem erscheint uns als eine Kette von nervösen Centralorganen der einzelnen Körpersegmente; es sind dann zwischen den einzelnen Segmenten des Centralnervensystems verschiedenartig ausgebildete Beziehungen denkbar, von der fast vollkommenen Selbstständigkeit derselben bis zur Entwicklung inniger functioneller Beziehungen so, dass die Thätigkeit einer Reihe derselben sozusagen eine functionelle Einheit bildet. Durch die Entwicklung solcher Verbindungen ist eine hochgradige Mannigfaltigkeit der Reactionen ermöglicht. Besonders die Allgemeinbewegungen (Locomotion) gewinnen dadurch an Genauigkeit und Harmonie. Dass sich besonders die distalen Segmente mit den proximalen in functionelle Beziehungen setzen, mag seinen Grund darin haben, dass die proximalen Segmente grössere Mannigfaltigkeit der centripetalen Bahnen besitzen. Es kommt aber dadurch keineswegs eine Hierarchie zu Stande; denn nach Isolirung der distalen Segmente zeigen dieselben bedeutende Coordinationsfähigkeit, welche ihnen eben eigen ist, während nur diejenigen Coordinationserscheinungen gestört werden, welche eben von der harmonischen Thätigkeit der proximalen Segmente mit den distalen abhängen. Die Isolirung der distalen Segmente des Centralnervensystems braucht nicht einmal die spontanen Bewegungen unmöglich zu machen, wie Bickel gezeigt hat.

Als Beispiel, inwieweit die distalen Rückenmarkssegmente innige Verknüpfungen mit den proximalen eingehen können, mögen folgende Beobachtungen dienen. Gad (16) fand, dass die Reflexbewegungen der Hinterextremitäten des Frosches verstärkt werden, ja von Stellen auslösbar werden, woher sie früher nicht zu beobachten

waren, dann zum Flexoren- und endlich zum Extensorentetanus entarten, wenn auf den proximalen Theil des Rückenmarkes 1 % Strychninlösung applicirt wird; die Krampfbewegungen aber verschwinden im Momente der Durchtrennung des Rückenmarkes hinter dem vierten Wirbel: es handelt sich offenbar um erhöhte Erregbarkeit der langen Reflexbogen für die hinteren Extremitäten in der proximalen Rückenmarkspartie. Rosenthal (24) (und Mendelssohn) schloss aus der Erhöhung der Reizschwelle für die Reflexbewegungen einer Hinterextremität des Frosches bei der Reizung der anderen, welche nach der Längsspaltung des Halsmarkes, aber nicht nach der Spaltung des Lumbalmarkes vorkommt, dass die langen, gekreuzten Reflexbogen wegsamer sind als die kurzen Segmentalbogen. Die Richtigkeit dieser Meinung bewies Bickel (25) mittelst anderer Methode am Frosche und an der Eidechse. Die centrale Umwerthung der centripetalen Erregung in den Bewegungsimpuls geschieht also manchmal unter den normalen Verhältnissen nicht in der Gegend des Ursprungs der betreffenden Spinalnerven, sondern proximalwärts. — Neuerdings hat Merzbacher (29) gezeigt, dass die Coordination der Bewegungen der Extremitäten beim Frosche durch die Hemisphären und Thalami beeinflusst wird.

Es ist wahrscheinlich, dass diese Verbindungen zwischen distalen und proximalen Segmenten, sowie die Coordinationsharmonie einer Reihe von Segmenten überhaupt allmählich während des individuellen Lebens entstehen, eventuell wegsamer werden können.

II.

Meine Versuche wurden an Froschlärven und jungen Fröschen durchgeführt. Nachdem besonders Bickel die Coordinationsthätigkeit des Rückenmarkes und seiner distalen Partien am erwachsenen Frosche durchforscht hatte, schien es geeignet, die Verhältnisse der Locomotionscoordination an der Larve zu studiren, eventuell die Metamorphose zu berücksichtigen und weitere mögliche Veränderungen der Coordinationsthätigkeit beim jungen Frosche in's Auge zu fassen. —

Das Rückenmark reicht im larvalen Leben bis in die Nähe des Endes der Schwanzwirbelsäule; Adolphi hat sogar 22 Spinalnerven bei der Larve gezählt (17). Bei der Metamorphose kommt es durch die Reduction des Schwanzes zur functionellen und structurellen Ent-

werthung der distalen Rückenmarkspartie: der Schwanztheil desselben wird auf das Filum terminale reducirt; gelegentlich wird beim erwachsenen Frosche noch N. spin. XII. gefunden, welcher vom Filum terminale entspringt. — Da der Vordertheil des Rückenmarkes im Wachsthum hinter der Wirbelsäule zurückbleibt, tritt eine scheinbare Verschiebung dieser vorderen Theile des Rückenmarkes nach vorn hin ein. — Das einzige Locomotionsorgan der jungen Larve ist der Schwanz; die allmählich wachsenden hinteren Extremitäten nehmen verhältnissmässig spät an der Locomotion theil, indem sie bei den Schlängelbewegungen des Schwanzes gleichzeitige Schwimmstreckungen ausführen. Die vorderen Extremitäten bewegen sich unter der Kiemenhaut lange bevor sie ausschlüpfen.

Da annähernd die distale Hälfte des Rückenmarkes während der Metamorphose rückgebildet wird, lässt sich voraussehen, dass die Coordinationsmechanismen des Rückenmarkes überhaupt bedeutende Veränderungen erleiden. Besonders der Locomotionsmechanismus der hinteren Extremitäten, deren Bewegungen sich allmählich zu den Schwimmbewegungen des Schwanzes gesellen und unabhängig von der Thätigkeit der in Entwicklung zurückstehenden vorderen Extremitäten geschehen, möchte wichtige Veränderungen aufweisen. Die innigen Coordinationsbeziehungen, wie sie zwischen den vorderen und hinteren Extremitäten zur Ausführung geordneter Kriech- und Schwimmbewegungen beim erwachsenen Frosche nöthig sind, mögen sich erst später entwickeln. Und da der Schwanz lange Zeit alleiniges Locomotionsorgan vorstellt, kann man die Frage aufwerfen, inwieweit die Coordination seiner Bewegungen in den ihm zugehörigen Rückenmarkssegmenten durchgeführt wird, bezw. von der Thätigkeit der mehr proximal gelegenen Segmenten abhängt. Es könnte also nach der Erforschung dieser Verhältnisse ein Einblick in die ontogenetische Entwicklung der Locomotionscoordination etc. gewonnen werden; und da man die Froschlarve in mancher Hinsicht für einen lebenden Hinweis auf die hypothetische phylogenetische Vorstufe der Amphibien halten kann, so gewinnt die Durchforschung der Coordinationsfähigkeit der Rückenmarksfragmente der Froschlarve auch am theoretischen Interesse. —

In der Literatur habe ich keine Beobachtungen gefunden, welche die erwähnten Fragen berühren würden. Es gibt auch, soviel ich weiss, keine Andeutungen über die Functionen des Rückenmarkes der Froschlarve, ausser einer Stelle, die ich erst nachträglich bei

Hermann (26) finde: derselbe hat, um festzustellen, ob die galvanotropische Reaction vom Nervensystem oder von einer rein muskulären Einwirkung herrührt, 8—10 Tage alte Larven vor den Kiemenbüscheln geköpft und gesehen, dass sich immer noch die galvanotropische Reaction zeigt (besonders die Unruhe und das Schlängeln, solange sie mit dem Kopfende nach der Kathode zu liegen). Schneidet man einer Larve den Schwanz dicht am Rumpfe ab, so zeigt der Rumpf kein Umlegen nach der Anode mehr; für diese Bewegung ist der Schwanz, das einzige Locomotionsorgan der Larve, unentbehrlich. Der abgeschnittene Schwanz zeigt in homodromer Lage (Kopfende nach der Kathode) regelmässig ein anhaltendes Schlängeln und beruhigt sich in antidromer Lage augenblicklich. Schneidet man dagegen den Schwanz etwa in der Mitte seiner Länge ab, so zeigt das hintere Ende keinerlei Einwirkung des Stromes mehr; das abgeschnittene hintere Schwanzende enthält kein Rückenmark. —

Ich habe über 600 Versuche am Rückenmarke der Froschlarven durchgeführt, von denen eine bedeutende Zahl bald unterging, aber gegen 200 längere Zeit, bis über zwei Monate, am Leben blieben. Für diese Abhandlung wurde die überwiegende Mehrzahl derselben benutzt; diejenigen, bei welchen das Rückenmark partiell durchgetrennt wurde, sowie die ganz jungen Larven werden anderswo behandelt werden. Die Operation bestand in der queren Durchtrennung des Rückenmarkes in verschiedenen Höhen, oder in der Entfernung eines kleinen Rückenmarksabschnittes; nach dem Tode oder bei schweren Symptomen wurden die Thiere im Alkohol conservirt.

Nach der Operation, welche leicht an den in der Natur gefangenen Larven (*Rana esculenta*) durchzuführen war, bei denjenigen, welche in der Anstalt erzogen wurden (*Rana temporaria*), ihrer Kleinheit wegen manche Schwierigkeiten bot, wurde die Nahrungsaufnahme tief gestört, so dass sie sehr oft nicht zur Metamorphose gelangten; dies galt besonders für die Operationen an sehr jungen Larven. Wurden zu den Versuchen ältere Larven mit gut entwickelten hinteren Extremitäten verwendet, so gelang es oft, dieselben bis über die ganze Metamorphose hindurch am Leben zu erhalten und manchmal noch längere Zeit als junge Frösche zu beobachten.

Ausserdem wurden gegen 100 Versuche (Rückenmarksdurchschneidungen) an ganz jungen Fröschen, die noch beschwänzt waren oder soeben den Schwanz verloren haben, durchgeführt und die Thiere bis über zwei Monate am Leben erhalten.

Die Froschlarven und auch die ganz jungen Frösche bieten dadurch grosse Vortheile gegenüber den erwachsenen Fröschen dar, dass die Wunden rasch heilen. Von der Regeneration des Centralnervensystems hat Schaper fast gar nichts gesehen (27). —

Ueber die einzelnen Thiere wurden besondere Protokolle geführt, von denen einige Auszüge weiter angeführt werden; in denselben wurde ihr natürliches Benehmen im ungestörten Leben, sowie die Reactionen auf mechanische, chemische etc. Reize ausführlich beschrieben. Zuletzt wurde das Ergebniss der unter Präparationsmikroskop gemachten Durchmusterung des Rückenmarkes eingetragen.

1. Vorversuche.

In diesem Abschnitte will ich die allgemeinen Ergebnisse derjenigen Experimente zusammenfassen, in denen der Schwanz in der Ebene der knospenden Hinterbeine abgeschnitten wurde, oder wo der Schnitt mehr proximalwärts geschah, so, dass ein verschieden grosses Stück der Rumpfwirbelsäule zugleich mit den in der Entwicklung verschiedenartig fortgeschrittenen hinteren Extremitäten abgetrennt wurde.

Es lässt sich gegen solche Versuche einwenden, dass durch den operativen Eingriff oder nachher von der Schnittfläche aus Bahnen erregt werden könnten, die für gewöhnlich von den proximalen Centraltheilen Impulse, z. B. zur Locomotion führen, so, dass durch den künstlichen Reiz Bewegungserscheinungen zu Stande kommen könnten, welche die eigene Coordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarkspartie vortäuschen. — Man kann sich zweierlei Vorstellungen über solche Entstehung der coordinirten Locomotionsbewegungen bilden: es können durch die künstliche Reizung der Schnittfläche des Rückenmarkes die distalwärts ziehenden Bahnen völlig ungeordnet, diffus erregt werden, und dennoch wird ein geordneter Bewegungscomplex in Erscheinung gebracht, da in der distalen Rückenmarkspartie ein Mechanismus in Gang geräth, welcher überhaupt seine coordinirte Thätigkeit entwickelt, sobald von einer Seite irgendwelche ausreichende Veranlassung dazu gegeben wird. Oder aber wir können annehmen, dass durch den in sich ungeordneten Reiz auf welche Weise immer die distalwärts ziehenden Bahnen geordnet in so geartete Erregung gerathen, dass daraus eine bestimmte coordinirte Thätigkeit resultirt.

Wenn wir uns auf den zweiten Standpunkt stellen (obzwar seine Annahme geringere Wahrscheinlichkeit besitzt), dann haben die Beobachtungen der „spontanen“ Locomotionsbewegungen gleich nach der Operation oder bei chemischer Reizung der Schnittfläche für die Erforschung der coordinatorischen Leistungsfähigkeit der distalen Partie keinen Werth; aber die von der Hautoberfläche reflectorisch ausgelösten Locomotionsbewegungen können ganz berechtigt zu den Schlüssen über die der distalen Rückenmarkspartie gehörigen Coordinationsmechanismen verwendet werden. Sind einmal dieselben durch andere Methode sicher gestellt, dann können auch die von der Schnittfläche aus hervorgerufenen Locomotionsbewegungen zur Demonstration ihrer Thätigkeit benutzt werden.

Die zuerst angeführte Annahme supponirt, dass von der Schnittfläche aus vorgebildete Coordinationsmechanismen in der distalen Rückenmarkspartie in Gang gesetzt werden; doch oft handelt es sich erst darum, dieselben sicher zu stellen; da können die Beobachtungen der Locomotionsbewegungen, welche „spontan“ gleich nach der Operation oder z. B. in verhältnissmässig starker Pikrinsäurelösung erscheinen, in Anbetracht der zweiten Möglichkeit nichts nützen. Dies wird auch oft mit Recht den Steiner'schen Versuchen entgegengehalten; aber man darf nicht vergessen, dass Steiner zugleich auch die reflectorischen Locomotionsbewegungen auslöste. —

Schneidet man bei Froschlarven, wo die hinteren Extremitäten als unbedeutende Hügelchen hervorragen oder schon als gegliederte Locomotionsorgane auftreten, den Schwanz hinter der Insertion derselben ab, so zeigt der Stumpf im Wasser zitternde Bewegungen und geht in wenigen Minuten zu Grunde; auf Berührung sieht man Zuckungen oder Biegungen. Je näher den hinteren Extremitäten der Schnitt geführt wird, um so eher und länger werden die Reflexbewegungen beobachtet. Es kommen dann auch complicirtere Reactionen zur Erscheinung: eine einzige leise Berührung (mit Haar) ruft mehrmalige alternirende Biegungen hervor, ja es sind auch die Schlängelbewegungen, wie sie die Schwanzlocomotion charakterisiren, sichtbar, so dass der Stumpf auf einer Seite liegend am Boden nach vorn hin gleitet. Diese Bewegungen werden noch auffälliger, wenn die Ebene des Schnittes dicht vor die Insertion der Hinterbeine fällt: es genügt, die distale Hälfte des Schwanzes mit einem Haare zu berühren, um ausgiebige schwingende Locomotion des Stumpfes hervorzurufen, welche sich kaum von der normalen unterscheidet und deren

Schnelligkeit bis 4 cm in einer Secunde beträgt; dieselbe wiederholt sich manchmal ohne einen neuen besonderen Reiz; doch nach einer Stunde erlischt die Reflexerregbarkeit. In 0,6—0,8 % NaCl zeigten die Stümpfe ganz unregelmässige Bewegungen, offenbar durch starke Reizung verursacht. Demgegenüber taugt 0,01 % Pikrinsäurelösung (in der unverletzte Froschlarven Tage lang ohne Schaden leben können) sehr gut, um die Locomotion der Stümpfe hervorzurufen. Als Beispiel führe ich aus der

Serie 59. Versuch 5: „Nach 5 Minuten dauernder Bewegungslosigkeit erscheinen in der Pikrinsäurelösung schwache Reflexbewegungen. Nach einer Weile richtet sich der Stumpf auf eine leise Berührung in der Seitenlage mit dem Vorderende empor, dann sinkt er herunter, und die Spitze zeigt eine Weile feine Wellenbewegungen. Nach 15 Minuten ruft eine Berührung mit Haar energische Zuckung hervor, wonach länger dauernde, allmählich schwächer werdende Schlängelbewegungen folgen: der Stumpf schiebt sich um 5 cm nach vorn hin. Nachher erschien ohne einen besonderen Reiz rhythmische Wellenbewegung des Schwanzes, welche denselben 7 cm weiter brachte, wo er auf die Wand des Gefässes stiess und stehen blieb. Die Locomotion wiederholte sich mehrmals. Nach einer Stunde erloschen die Reactionen allmählich.“

Mehr proximalwärts geführte Schnitte weisen wesentlich nichts Anderes auf. — Die zuerst erwähnten Versuche belehren uns, dass das Schwanzrückenmark der Froschlarve regelmässige Reflexbewegungen vermitteln kann, und zwar auch höher coordinirte Reflexbewegungen, wie rhythmische, ganz regelrechte andauernde Schlängelbewegungen. Dieselben sind um so mehr ausgeprägt, je näher dem Rumpfe der Schnitt geführt wird; in diesen Fällen bleibt eine grössere Partie des Rückenmarkes länger vor dem zerstörenden Einflusse des Wassers geschützt.

Aehnliche Erfahrungen wurden bei älteren Froschlarven, wo die hinteren Extremitäten durch synchrone Schwimmstreckungen die Schwanzlocomotion unterstützten, gewonnen. Als Beispiel dient

Serie 69. Versuch 5: Das Hinterstück wurde beim VI. N. spinalis abgeschnitten. „Der Stumpf zog auf nassem Filterpapier die Hinterbeine an; dann begann der Schwanz an zu schlängeln, wobei die Hinterbeine Kriechbewegungen ausführten, ganz ähnlich, wie es eine unverletzte Larve macht, wenn sie aus Wasser genommen worden war und die ersten stürmischen Bewegungen vorüber waren. Im Wasser Schlängelbewegungen des Schwanzes und zugleich synchrone Schwimmstreckungen der Hinterbeine; manchmal, wenn der Schwanz ruhig ist, sind regelmässige alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine sichtbar“ . . .

Aehnlich verhielt es sich, wenn die Schnitte mehr proximalwärts geführt wurden. Wurde nur die Wirbelsäule durchgetrennt, so liessen

sich coordinirte Schwimmbewegungen des Schwanzes und der Hinterbeine bis auf 8 Stunden beobachten.

Aus den Versuchen an den Froschlarven zur Zeit der Metamorphose, wenn die Vorderbeine unter der Kiemenhaut hervortraten oder schon hervorgetreten sind, führe ich als Beispiele:

Serie 69. Versuch δ : Das Hinterstück besitzt noch den VI. N. spin. Dasselbe „führte auf nassem Papier Kriech- und Sprungbewegungen aus, wobei der Schwanz gleichzeitig sich bewegte; es genügte dazu eine ganz schwache Berührung... Im Wasser kroch es auf Filterpapier in die Höhe hinauf.“

Serie 69. Versuch γ : Das Hinterstück besass noch den VII. N. spin. „Auf Berührung der Schwanzspitze entstand am feuchten Papier energische schwingende Bewegung des Schwanzes mit gleichzeitigen Streckungen der Hinterbeine...“

Es ist also die distale Partie des Rückenmarkes in Bezug auf die höhere Coordinationsthätigkeit augenscheinlich hochgradig selbstständig. Dadurch, dass Locomotion des Schwanzes und der Hinterbeine als Reflexbewegungen nach Berührung z. B. der Schwanzspitze auftreten, ist diese hochgradige Selbstständigkeit in Bezug auf die reflectorische locomotorische Coordination bewiesen; die anscheinend spontan auftretenden Locomotionsbewegungen, wie sie in der sehr verdünnten Pikrinsäurelösung zeitweise vorkommen und bisweilen auch im gewöhnlichen Leitungswasser zu beobachten sind, sind aber höchst wahrscheinlich von der Schnittfläche aus hervorgerufen. Will man die locomotorische Coordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarkspartie auch in Bezug auf die Spontaneität (im früher angeführten Sinne) beweisen, so ist unumgänglich nöthig, die Wunde heilen zu lassen und womöglich lange die Beobachtungen anzustellen, wie es Bickel so oft gethan hat. Wenn man nachher spontane Locomotion auftreten sieht, so wird dadurch der Beweis einer noch höheren Coordinationsfähigkeit erbracht, denn wir haben allen Grund anzunehmen, dass solche Coordinationsmechanismen, welche ohne besonders applicirte Reize in Thätigkeit gerathen, höher ausgebildet sind, als wo unmittelbarer Reiz nothwendig ist. Dieser Beweis wurde durch folgende Untersuchungen geführt, wo nur das Rückenmark durchgetrennt oder ein Stück desselben herausgenommen wurde.

2. Weitere Versuche.

A) Zuerst lege ich einige Beobachtungen an Froschlarven vor, bei denen der Rückenmarksschnitt distalwärts geführt wurde, so dass

die den Hinterbeinen zugehörigen Segmente von den proximalen isolirt wurden.

Serie 92. Nr. 6: Vollständiger Schnitt durch den VII. N. spin. ... „3. Tag: Das Vorderthier zeigt — gereizt und spontan — unbedeutende krümmende Bewegungen; die Berührung des Hinterthieres ruft genaue Locomotion des Schwanzes und synchrone Schwimmstreckungen der Hinterbeine hervor; ausserdem zeigen die Hinterbeine auch einfache Reflexbewegungen ... 9. Tag: Das Hinterthier zeigt — mit Haar gereizt — schöne regelmässige alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine, auch synchrone Schwimmbewegungen derselben und Schlängelbewegungen des Schwanzes ... 13. Tag: Die Krümmungen des Vorderthieres reichen bis zu der Ebene der Narbe. Eine ganz leise Berührung des Hinterthieres erweckt lang andauernde regelmässige alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine; andersmal erscheint Locomotion des Schwanzes mit synchronen Schwimmstreckungen der Hinterbeine. — 19. Tag: ... spontane genaue alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine. — Erst energische Krümmungen des Vorderthieres rufen Bewegungen des Hinterthieres hervor. Eine leise Berührung des Hinterthieres führt aber zu anhaltenden Locomotionsbewegungen desselben ... In der Rückenlage sind Reflexbewegungen des Hinterthieres nur von hinterer Bauchgegend aus zu beobachten. — ... 22. Tag: Aehnlich wie zuvor. — 23. Tag: Morgens todt gefunden.“

Serie 90. Nr. 3: Vollständiger Schnitt durch den VII. N. spin. — ... „9. Tag: Das Vorderthier zeigt Reflexkrümmungen, wodurch secundär Bewegungen des Hinterthieres zu Stande kommen. Die Hinterbeine sind schwach extendirt; von Oberfläche derselben oder des Schwanzes sind leicht wiederholte alternirende oder synchrone, etwas zitternde Schwimmbewegungen derselben hervorzurufen ... 32. Tag: Spontane Schwimmstreckungen der Hinterbeine, welche in der Ruhelage ein wenig extendirt sind. Krümmungen des Vorderthieres erwecken manchmal Bewegungen des Hinterthieres. Vom Schwanz aus sind leicht schwache Zuckungen desselben und Schwimmbewegungen der Hinterbeine hervorzurufen ... Vom Bauche aus sind erst unmittelbar bei den Schenkeln Bewegungen der Hinterbeine zu sehen ... 40. Tag: Morgens todt gefunden.“

Serie 92. Nr. 3. Nach dem Schnitte wurde das Rückenmark in der Länge von 2 mm proximalwärts vernichtet. Bei der Präparation wurde nachher gefunden, dass das Rückenmark etwa im Bereiche von der Gegend des V. zu VII. N. spin. vollständig unterbrochen, das proximale Ende vom IV. N. spin. distalwärts und das distale vom VIII. N. spin. proximalwärts zugespitzt ist. „... 5. Tag: Hinter der Narbe kann man regelmässige, sehr energische Locomotion des Schwanzes und coordinirte synchrone Schwimmbewegungen der Hinterbeine auslösen. Andersmal sind schwächere alternirende Schwimmstreckungen zu beobachten. Von der Bauchoberfläche sind die Bewegungen erst unmittelbar bei den Schenkeln auslösbar ... 12. Tag: Von der Schwanzwurzel aus kann man die Schwanzlocomotion mit gleichzeitigen tonischen Schwimmstreckungen der Hinterbeine hervorrufen; andersmal sind alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine zu sehen. Die Schwanzlocomotion ist sehr ausgiebig. ... 19. Tag: Spontane synchrone Schwimmbewegungen der Hinterbeine ... 22. Tag: Todt gefunden.“

Eine grosse Menge ähnlicher Beobachtungen zwingt zu dem Schlusse, dass bei den Froschlarven diejenigen Segmente des Rückenmarkes, welche den Ursprung den Spinalnerven der Hinterbeine und des Schwanzes bieten, zugleich die höheren Coordinationsmechanismen enthalten, wie sie der Locomotion zu Grunde liegen. Und diese Locomotionsmechanismen sind auch der spontanen Thätigkeit fähig.

Diese Thatsache erinnert uns an die überraschenden Befunde bei manchen wirbellosen Thieren (Hydrophilus, Pachytylus nach Bethe), wo die Coordination der Gang- und Schwimmbewegungen in denselben Ganglien durchgeführt wird, welche überhaupt die Reflexcentren der betreffenden Bewegungsorgane bilden. Ebenfalls an die aufgeführten Aalversuche Bickel's gewinnen wir Anschluss, nur dass die Locomotion der hinteren Extremitäten bei den Kaulquappen ihrer Complicirtheit wegen eine noch grössere Aufmerksamkeit verdient. Es ist weiter bemerkenswerth, dass die gewöhnlich zugleich auftretenden Schlängelbewegungen des Schwanzes und synchronen Schwimmstreckungen beider Hinterbeine sozusagen eine functionelle Einheit bilden: dieser Bewegungscomplex erscheint spontan oder reflectorisch auf minimale Reize von verschiedenen Stellen der Oberfläche des Hinterthieres aus. —

Da die mehr proximalwärts erfolgten Isolationen der distalen Rückenmarksabschnitte (Schnitte durch VI., V. etc. N. spinalis) wesentlich keine Abweichungen von den soeben geschilderten Erscheinungen aufweisen und für unseren Zweck schon kleinere Beweiskraft besitzen, kann ich sie übergehen. Nur eine allgemeine Bemerkung will ich machen: wenn die Rückenmarksdurchschneidung proximalwärts vom VII. N. spinalis führt, sind die Bewegungen sowie die Ruhelagen der hinteren Extremitäten gewöhnlich normal; demgegenüber erscheinen nach der Durchschneidung in der Gegend des VII. N. spinalis öfters Störungen der Ruhelage und Beeinträchtigung der Bewegungen der Hinterbeine, was sich ungezwungen durch die gefährliche Nähe des Schnittes zum Ursprunge der Spinalnerven für hintere Extremitäten (VIII., IX., X.) erklärt. (Siehe auch den angeführten Versuch 3 der Serie 90.)

B) Es folgen die Ergebnisse der Experimente an Froschlarven, welche nicht weit von der Metamorphose entfernt waren. Als Beispiele führe ich an

Serie 84. Versuch 3: Vollständiger Schnitt durch den V. N. spin.
 ... „4. Tag: Die vorderen Extremitäten kommen zum Vorschein. Bei den Bewegungen des Vorderthieres ist das Hinterthier ruhig. Die leiseste Berührung des Hinterthieres hat einfache Reflexbewegungen oder gewaltige, lange dauernde alternirende Schwimmbewegungen der Hinterbeine zur Folge. Eine leise Berührung des Schwanzes ruft seine Schlängelbewegungen und synchrone Schwimmstreckungen der Hinterbeine hervor ... 12. Tag: Es ist ein winziger Schwanzstumpf noch vorhanden. Bei den Kriechbewegungen des Vorderthieres im seichten Wasser wird das Hinterstück mit dicht angezogenen Hinterbeinen nachgeschleppt; manchmal führen die Hinterbeine langgestreckte alternirende Bewegungen in's Wasser aus ... Das Hinterthier zeigt einfache Reflexe, sowie Sprung- und alternirende heftige Schwimmbewegungen auf Reiz. In der Rückenlage führen die vergeblichen Versuche des Vorderthieres um Umkehrung zu alternirenden coordinirten Streckungen der Hinterbeine in's Wasser, oder die Hinterbeine stemmen sich zu beiden Seiten auf den Boden und heben den Rumpf etwas empor; ähnliche Bewegungen lassen sich von der Bauchoberfläche auslösen ... Im tiefen Wasser führen die Hinterbeine nach Einlassung in dasselbe oder auf leise Berührung des Hinterstückes alternirende regelmässige Schwimmstreckungen aus ... 13. Tag: Im tiefen Wasser begannen nach längerer Ruhe des Hinterstückes, und nachdem die Vorderbeine ebenfalls längere Zeit ihre Bewegungen eingestellt hatten, spontane synchrone, wenig ausgiebige Schwimmstreckungen der Hinterbeine; dann werden die Hinterbeine wieder angezogen. Wenn das Vorderthier auf Wasserpflanzen emporkriecht, ruft die Berührung der Bauchoberfläche völlig coordinirte Bewegungen der Hinterbeine hervor, durch welche dieselben das Hinterstück auf die Oberfläche der Pflanzen befördern. Der ganze Verlauf der Bewegungen war ausserordentlich dem Benehmen eines unversehrten Thieres ähnlich ... 19. Tag: Das Vorderthier kriecht sehr behend, die Hinterbeine werden regelmässig alternirend angezogen, so, dass anscheinend normale, nur etwas ungeschickte und langsame Gangcoordination aller Extremitäten zu Stande kommt; doch bei genauerer Betrachtung sieht man, dass die Hinterbeine sich nur ungenügend auf den Boden stemmen, so dass die Verschiebung des Körpers nach vorn vorwiegend durch mühsame Thätigkeit der Vorderbeine geschieht. In der Rückenlage sind bei den energischen, aber fruchtlosen Bemühungen des Vorderthieres um Umkehrung die Hinterbeine dicht angezogen, und erst bei gewaltigem Herumwerfen des Vorderstückes beginnen sie an hauptsächlich alternirende Streckungen in die Luft oder auch Stemmbewegungen zu vollführen ... Das Hinterthier zeigt auf leise Berührung ordentliche Sprungbewegungen während der Ruhe des Vorderthieres ... Im tiefen Wasser entstand nach kurzdauernden Schwimmbewegungen der Vorderbeine vollkommene Ruhe; nach einer Weile erschienen spontane anhaltende synchrone Schwimmstreckungen der Hinterbeine; bei der letzten unsymmetrischen Streckung hat sich der Körper um die Längsachse umgedreht ... 21. Tag: Im tiefen Wasser längere Ruhe mit angezogenen Hinterbeinen; dann erschienen spontan regelmässige synchrone Schwimmstreckungen derselben; später ebenfalls spontan regelmässige alternirende Schwimmbewegungen, welche von den nachher ausgelösten Bewegungen der Vorderbeine völlig unabhängig sich abspielten ... 22. Tag: Todt gefunden.“

Serie 95. Versuch γ : Vollständiger Schnitt durch den VI. N. spin. — ... „2. Tag: Die Vorderbeine sind zum Vorschein gekommen. Bei energischen Bewegungen des Vorderthieres verbleibt das Hinterthier mit angezogenen Hinterbeinen in Ruhe, zeigt aber auf die leiseste Berührung sehr ausgiebige Locomotion des Schwanzes und der Hinterbeine ... 8. Tag: Der Schwanz ist auf die Hälfte verkürzt; hinter der Narbe sind Reflexbewegungen der Hinterbeine auslösbar, das Hinterstück wird zum Boden zgedrückt; Locomotionsbewegungen der Hinterbeine sind erst von der Schwanzwurzel hervorzurufen. In der Rückenlage sind die Hinterbeine angezogen, von der distalen Partie der Bauchoberfläche sind synchrone Schwimmstreckungen oder Stembbewegungen auslösbar ... Auf feuchtem Papier wird die Locomotion des Vorderthieres von coordinirten alternirenden Gangbewegungen der Hinterbeine gefolgt, während auf einer nassen Glastafel das Hinterstück gewöhnlich bewegungslos mit dicht angezogenen Hinterbeinen nachgeschleppt wird. Auf trockenem Boden werden wiederholt regelmässige Sprünge gemacht, wobei das Vorderthier erst nachträglich die normale Lage verschafft ... In der Rückenlage (auf trockener Unterlage) sind oft verschiedenartige Reflexbewegungen, manchmal Stembbewegungen und wiederholte synchrone oder alternirende Streckungen zu sehen ... Im tiefen Wasser vollführen die Vorderbeine heftige Schwebbewegungen; sehr oft sind sie tonisch nach hinten gestreckt und zum Rumpfe angezogen, wie es bei unversehrten Fröschen zu sehen ist, wenn sie rasch fortschwimmen; aber trotz diesem Zeichen von energischer Innervation des Vorderthieres sind keine Bewegungen der Hinterbeine sichtbar; dieselben sind stark angezogen und beginnen andersmal während der vollständigen Ruhe des Vorderthieres an zu schwimmen; dabei macht oft der Körper schwankende Bewegungen um die Längsachse ... 14. Tag: Im Ganzen ähnliches Benehmen. Auf trockenem Papier wird auf die Berührung der Aftergegend das Hinterstück emporgehoben, dann folgt die Locomotion des Vorderthieres und coordinirte Gangbewegungen der Hinterbeine: dieselben werden gestemmt, nicht bloss angezogen, aber der Gang ist abnormal, indem der Rumpf gehoben ist. Der Schwanz ist verschwunden ... 15. Tag: Bei einem Sprunge fiel das Thier zufälligerweise in eine Schale mit sehr verdünnter Sublimatlösung am Boden; es entstanden heftige, ganz regelmässige Schwebbewegungen (im Wasser); das Thier ging bald zu Grunde.“

Vergleichen wir diese Beobachtungen mit denjenigen Bickel's bei erwachsenen Fröschen, wo das Rückenmark bis in der Nähe des IV. N. spinalis (zwischen dritten und vierten Wirbel) durchgeschnitten worden war, so ist es ersichtlich, dass die sich umwandelnden Kaulquappen und die ganz jungen Frösche auch nach der Durchschneidung im Bereiche des VI. N. spinalis ungleich bessere Coordination der Schwimm-, Gang- und anderer complicirten Bewegungen aufweisen. Es wird dadurch der Schluss, den wir aus der vorigen Versuchsgruppe gezogen haben, nämlich dass sich die distalen Rückenmarkssegmente bei den Froschlarven durch hochgradig entwickelte Coordinationsmechanismen aus-

zeichnen, bekräftigt. Leider sind mir von denjenigen Thieren, welche der Gruppe B angehörten und das Rückenmark distal vom VI. N. spinalis durchschnitten hatten, keine länger am Leben geblieben, so dass ich nicht, wie bei der Gruppe A, schliessen kann, dass diejenigen Segmente, welche die Spinalnerven für die Hinterbeine und den Schwanz abgeben, zugleich ihre Locomotionsmechanismen enthalten. Dies ist aber mehr als wahrscheinlich, wie die Erfahrungen der folgenden Versuchsgruppe C zeigen werden.

Was die Veränderungen der Coordinationsthätigkeit während der Metamorphose betrifft, bestehen dieselben (für das Hinterthier) in allmählichem Verlorengehen der Schlängelbewegungen des verschwindenden Schwanzes. Manchmal löst sich die enge functionelle Verbindung der Hinterbeine und des Schwanzes sehr bald auf, man beobachtet dann gewöhnlich isolirt die Schwanzlocomotion und die Schwimmbewegungen der Hinterbeine. Andersmal kommt es zu dieser Trennung erst, nachdem ein beträchtliches Stück des Schwanzes resorbirt wurde. Es gibt aber auch Fälle, wo der Schwanz bis auf eine einzige dunkle Spitze verschwunden war und wo auf Berührung des Hinterthieres zugleich mit den Schwimmbewegungen der Hinterbeine eigenthümliche rasche zuckende Bewegungen des hinteren Rumpftheiles in der frontalen Ebene gesehen wurden. Man wird da unwillkürlich auf die bekannten zitternden Schwimmbewegungen der Salamandrinen erinnert.

Aehnlich, wie es Loeb (28) bei Amblystoma beobachtet hatte, fand ich auch bei den Froschlarven, dass die morphogenetischen Functionen der Metamorphose kaum unter dem Einflusse des Centralnervensystems stehen, da sich das Thier mit durchschnittenem Rückenmark im Ganzen wie ein unversehrtes verwandelt.

C) Diese Gruppe enthält die Versuche an jungen Fröschen, welche die Metamorphose soeben überstanden haben. Ich will wiederum Beispiele aus den Protokollen anführen.

Serie 96. Versuch δ : Vollständiger Rückenmarksschnitt zwischen dem VII. und VIII. N. spinalis. ... 13. Tag: Auf trockener Unterlage vollführen die Hinterbeine wenig ausgiebige synchrone Streckungen; da sie sich aber dabei nur schwach stützen, so ist der Sprung kurz. Es werden die Sprungbewegungen auch reihenweise ausgeführt. ... Im tiefen Wasser beobachtet man oft bei den Bewegungen des Vorderthieres synchrone Schwimmbewegungen der Hinterbeine, wobei die distalen Partien der Unterschenkel oft übergekreuzt werden. ... 18. Tag: Aehnliches Benehmen; aber die Schwimmbewegungen der Hinterbeine sind regelmässig. ... 26. Tag: Das Thier kriecht aus der Schale heraus: nachdem die

Vorderbeine das Vorderstück auf den Schalenrand emporgezogen haben, stützen sich die Hinterbeine auf den Schalenboden und schieben den Rumpf nach vorne; nachher hebt sich die linke hintere Extremität, ihre Zehen erfassen den Schalenrand und die andere hintere Extremität gibt einen Stoss, indem sie sich auf den Boden stemmt: das Thier fällt herab. . . . Auf einer rauhen Unterlage „springt“ das Hinterthier während der Ganglocomotion des Vorderthieres; manchmal macht das Hinterthier einen Sprung während der Ruhe des Vorderthieres. . . . Auf dem Tuche bemüht sich das Vorderthier heftig, die Bauchlage wiederzugewinnen; dabei werden secundär Stembewegungen der Hinterbeine ausgelöst, und es wurde einmal die Umkehrung beobachtet. . . . Im tiefen Wasser machen die Vorderbeine oft scharrende alternirende Bewegungen, während die Hinterbeine synchron sich strecken. . . . 32. Tag: Todt gefunden.“

Serie 95. Versuch δ : Vollständige Durchschneidung des Rückenmarkes durch den VI. N. spinalis. — . . . „8. Tag: Bei den Gangbewegungen des Vorderthieres wird das Hinterthier im seichten Wasser gewöhnlich bewegungslos nachgeschleppt, ebenfalls oft auf trockener Unterlage (mit angezogenen Hinterbeinen). Im tiefen Wasser sind die Hinterbeine schwach angezogen und ruhig. . . . 14. Tag: Im tiefen Wasser vollführen die Hinterbeine nur nach Einlassung in dasselbe oder auf Berührung schwache Streckungen; gewöhnlich ist das Hinterstück bewegungslos, während die Vorderbeine ausgiebige Schwimmbewegungen ausführen und manchmal tonisch nach hinten gestreckt und angezogen gehalten werden (wie es bei unversehrtem Thiere zu sehen ist, wenn dasselbe rasch fortschwimmt). Von der Aftergegend aus wird Erhebung des hinteren Rumpfabschnittes hervorgerufen, nachher beginnt der Gang der Vorderbeine, gefolgt von ungeschickten Gangbewegungen der Hinterbeine. Bei der spontanen Locomotion des Vorderthieres wird gewöhnlich das Hinterstück mit dicht angezogenen Hinterbeinen nachgeschleppt . . . 22. Tag: Von der Aftergegend aus kann man Gangbewegungen der Hinterbeine auslösen, wobei das Vorderstück bewegungslos auf nasser Glastafel nach vorne geschoben wird; andersmal erscheinen heftige synchrone Streckungen der Hinterbeine, wodurch die Locomotion des Vorderthieres hervorgerufen wird. In der Rückenlage ist das Hinterthier ruhig, nur bei heftigen Bewegungen des Vorderstückes entstehen manchmal synchrone oder alternirende Streckungen der Hinterbeine . . . Auf trockener Unterlage wird entweder das Hinterthier mit dicht angezogenen Hinterbeinen nachgeschleppt, oder dieselben vollführen zeitweise gleichzeitige Stembstreckungen, oder es erscheinen auch ungeschickte Gangbewegungen derselben. . . . Wenn sich das Vorderthier hoch auf die Vorderbeine stützt, sieht man oft einen plötzlichen Sprung . . . Im tiefen Wasser werden öfters bei Schwimmbewegungen der Vorderbeine langsame alternirende Schwimm- (oder eher Kriech-)bewegungen der Hinterbeine beobachtet; andersmal werden auch schwache synchrone Streckungen derselben gesehen . . . 26. Tag: Im tiefen Wasser erschienen schöne synchrone Schwimmbewegungen der Hinterbeine, völlig uncoordinirt mit denjenigen des Vorderthieres . . . 30. Tag: Ganz ähnliches Benehmen wie am 22. und 26. Tag; die synchronen Schwimmbewegungen der Hinterbeine (durch die Bewegungen des Vorderthieres hervorgerufen) sind oft sehr ausgiebig; ebenfalls auf leise Berührung des Hinterstückes sind wiederholte sehr regelmässige Schwimmstreckungen der Hinterbeine auslösbar. . . . 32. Tag: Todt gefunden.“

Auch die ganz jungen Frösche zeichnen sich also durch eine weit höhere Coordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarkssegmente aus als die erwachsenen Frösche. Es wird sogar beobachtet, dass diejenigen Rückenmarksabschnitte, welche die Spinalnerven für die hinteren Extremitäten abgeben, auch höhere Coordinationsmechanismen (der verschiedenen Locomotion etc.) enthalten. Es scheint aber nach den zahlreichen Versuchen, dass die spontanen Locomotionsbewegungen des Hinterthieres gegenüber den Beobachtungen an Froschlarven weit seltener vorkommen; es ist ausserdem sehr schwierig, dieselben zu verzeichnen: denn erscheint die Sprung- oder Schwimmbewegung spontan, so führt sie gewöhnlich sogleich zur Locomotion des Vorderthieres, und dadurch ist die weitere Verfolgung der spontanen Bewegungen des Hinterthieres auf längere Zeit unterbrochen. Nichtsdestoweniger ist es mir gelungen, wiederholt spontane Locomotion des Hinterthieres länger zu beobachten, in den Fällen nämlich, wo das Hinterthier auf nasser, glatter Glastafel oder im Wasser das vollständig bewegungslose Vorderthier nach vorne hin schob.

Die abgetrennte distale Rückenmarkspartie vollführt ausser den Locomotionscoordinationen auch andere complicirte Bewegungen ausserordentlich genau. Es gelang mir, öfters davon Zeuge zu sein, wie die Thiere auf verschiedene Objecte sich setzten oder aus der Schale herauskrochen, wobei die Bewegungen der Hinterbeine so geschickt und anscheinend mit denjenigen der Vorderbeine coordinirt waren, dass Niemand daran denken würde, dass das Rückenmark vollständig durchgetrennt wäre. Die nervöse Verbindung wurde hier vorgetäuscht; es genügen offenbar die mannigfaltigen Reize, welche auf die Oberfläche des Hinterthieres einwirken, für sich, um unabhängig von den Mechanismen des Vorderthieres vollkommen geordnete complicirte Bewegungen zu Stande zu bringen. Wiederum sind wir auf die verschiedenen ähnlichen Erfahrungen bei den Wirbellosen hingewiesen (besonders auf Bethe's Versuche).

Auch in der Rückenlage werden die spontan oder durch die Bewegungen des Vorderthieres ausgelösten Bewegungen der Hinterbeine oft so modificirt, dass daraus sehr zweckmässige Anstrengungen resultiren, die Rückenoberfläche von der ungewöhnten Berührung zu befreien und die Bauchlage wieder zu gewinnen; besonders geschieht es auf einer rauhen Unterlage. Da aber die heftigen Bewegungen

des Vorderthieres mit denjenigen der Hinterbeine uncoordinirt verlaufen, kommt es nur zufälliger Weise zu einer Umkehrung.

Die Reflexerregbarkeit des Hinterthieres ist dauernd, bisweilen ungemein erhöht; obzwar die Versuche im Sommer bei gewöhnlicher Zimmertemperatur durchgeführt wurden, zeigten die Thiere in mancher Hinsicht ähnliche Reactionen, wie sie Biedermann (29) nach Einwirkung der Kälte ausführlich beschrieben hat.

III.

Durch die besprochenen Versuche glaube ich einigermaassen den Einblick in die Entwicklung und Veränderung der locomotorischen Coordinationsthätigkeit des Froschrückenmarkes eröffnet zu haben. Natürlich bleibt noch Vieles zu wünschen übrig; ich hoffe, dass es mir bald gelingt, manche Lücken auszufüllen.

In Bezug auf die erwachsenen Frösche habe ich mich auf Bickel's Untersuchungen verlassen; meine Versuche an denselben, gering an Zahl, haben seine Ergebnisse bestätigt. — Es ist der Schluss berechtigt, dass die distale Rückenmarkspartie der Froschlarve und des ganz jungen Frosches eine grössere Coordinations- und besonders Locomotionsfähigkeit besitzt, als es beim erwachsenen Frosche der Fall ist. Es wird also die enge functionelle Verknüpfung der distalen Segmente mit den proximalen, wie sie dem Rückenmarke der erwachsenen Frösche eigen ist, erst nach der Metamorphose und zwar verhältnissmässig spät zu Stande kommen; wenigstens haben die ganz jungen Frösche eine weit ausgedehnte Coordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarkssegmente gezeigt, während nach Isolirung derjenigen Segmente, welche die Spinalnerven für hintere Extremitäten abgeben, bei den erwachsenen Fröschen die locomotorische Coordination verloren geht. Sind hier also functionelle Verknüpfungen der distalen Segmente mit den proximalen vorhanden, so sind dieselben noch zu locker oder unbedeutend, um die Coordinationsfähigkeit der distalen Segmente zu beeinflussen.

Man kann sich auf Grund der sichergestellten Thatsachen folgende Vorstellung über die ontogenetischen Verwandlungen der locomotorischen Coordinationsmechanismen im Froschrückenmarke construiren. Da der Schwanz lange Zeit das einzige Locomotionsorgan der Froschlarve bildet (die unbedeutenden Rumpfbewegungen

sind für die Locomotion bedeutungslos, wie man sich durch einfaches Experiment überzeugen kann), so ist es begreiflich, dass die distalen Rückenmarkssegmente (ähnlich wie bei den Fischen) zugleich den nervösen Locomotionsmechanismus enthalten. Die langsam wachsenden hinteren Extremitäten gewinnen dann allmählich durch die Entwicklung der synchronen Schwimmstreckungen ebenfalls locomotorische Bedeutung; ihre Schwimmstreckungen unterstützen die Schwanzlocomotion, mit welcher sie gleichsam eine functionelle Einheit vorstellen, wie ich es schon oben auseinandergesetzt habe. In dieser Zeit vollführen die kleinen Vorderbeine vollständig unter der Kiemenhaut verborgen nur unbedeutende Bewegungen; dieselben haben für die Locomotion durchaus keine Bedeutung. Es ist also eine coordinatorische Verknüpfung der proximalen (Vorderbein-) und distalen (Hinterbein-) Segmente im Ganzen nutzlos; demgegenüber ist die innige Verknüpfung der Coordinationsmechanismen der Hinterbeine und des Schwanzes sehr wichtig; wir haben auch experimentell eine solche ausser Zweifel gestellt. Erst nachdem die Vorderbeine zum Vorschein kommen, ist es nothwendig, dass sich eine coordinatorische Verbindung aller Extremitäten bilde. Dies mag dadurch erleichtert werden, dass das Schwanzrückenmark sich rückbildet: es entstehen in dem distalen Rückenmarksabschnitte gewaltige Reductionsprocesses der nervösen Coordinationsmechanismen; der Coordinationsmechanismus der Hinterbeine verliert die functionelle Verknüpfung mit den distal gelegenen Theilen des Rückenmarkes, und die neue Locomotionsweise ermöglicht die Entwicklung neuer functioneller Beziehungen.

Es ist aber damit nicht gesagt, dass sich alle Coordinations-einrichtungen des Froschrückenmarkes erst unter dem Einflusse der wirklich ausgeführten gemeinsamen Functionen der betreffenden Organe bilden. Ich habe bisher eine augenfällige Beobachtung gemacht, welche davon zeugt, dass mancher Coordinationsmechanismus vor aller Function gleichsam präformirt werden kann. Als ich nämlich bei den Froschlarven, welche noch genug weit vor der Metamorphose standen, die nervöse Verbindung zwischen beiden Extremitätenpaaren vollständig durchgetrennt hatte, kam es dann zum Vorschein, nachdem die Metamorphose vorüber war, dass die Vorderbeine im tiefen Wasser ausser heftigen scharrenden Bewegungen sich manchmal tonisch nach hinten und an den Rumpf gepresst streckten. Diese Erscheinung — zugleich mit Einziehung und Schliessung der Augen — zeugt von einer starken Innervation, welche auch bei er-

wachsenen Fröschen vorkommt, wenn sie rasch fortschwimmen; die nach hinten angezogenen Vorderbeine verringern die Hindernisse bei der schnellen Schwimmbewegung nach vorne; der Vorderkörper ist zugespitzt und gleitet pfeilschnell durch das Wasser, indem die Hinterbeine kräftige Stöße nach hinten ausführen. Doch bei den jungen Fröschen mit dem längst vorher (noch im Larvenstadium) durchschnittenen Rückenmarke nahm nur das Vorderthier eine solche für rasche Fortbewegung geeignete Stellung an, das Hinterthier stand vollkommen bewegungslos mit dicht angezogenen Hinterbeinen. Da aber solche Frösche sich niemals in der geschilderten Weise fortbewegt hatten, also die mit den Schwimmstößen der Hinterbeine coordinirte Haltung der Vorderbeine nicht einüben konnten, weil dieselben unter der Kiemenhaut vollständig verborgen waren, ist es höchst wahrscheinlich, dass der betreffende Coordinationsmechanismus schon vorgebildet ist. (Ich will hier noch eine andere Beobachtung anführen, obzwar sie hierher nur dadurch gehört, dass sie ebenfalls einen angeborenen Bewegungsmechanismus zeigt. Wenn wir bei einem Frosche, wo soeben die Vorderbeine zum Durchbruch kamen, die über dem Auge bis zur Mittellinie reichende Hautoberfläche berühren, so macht das gleichseitige Vorderbein einen Versuch um Abwischreflex; ich sage einen Versuch, denn das Bein ist gar zu kurz, um die gereizte Stelle zu erreichen, es muss doppelt auswachsen, soll der Abwischreflex gelingen. Da das Bein noch vor einer Weile unter der Kiemenhaut verborgen war, so hat es auch überhaupt keine Abwischreflexe auf kürzere Entfernungen vorher ausgeführt.)

Ob und inwieweit die sichergestellten ontogenetischen Thatsachen für die phylogenetische Theorie der Entwicklung von locomotorischen und überhaupt höheren coordinatorischen Mechanismen in dem Centralnervensystem der Wirbelthiere verwerthbar sind, lasse ich dahingestellt. Ich werde vielleicht bald die Gelegenheit haben, die Ergebnisse anderer Versuche vorzulegen, welche andere Objecte mittelst ähnlicher Methode behandeln werden; dann wird erst eher möglich sein, theoretische Erwägungen zu unternehmen.

Da die Anuren eine besonders charakterisirte Formenreihe bilden, welche für eine in mancher Hinsicht einseitig entwickelte und vervollkommnete Abzweigung des Amphibienstammes gelten kann, können zwar die Verhältnisse bei den Kaulquappen für phylogenetisch primitivere gehalten werden: nach

unseren Untersuchungen also mag die verhältnissmässig hochentwickelte Coordinationsfähigkeit der distalen Rückenmarksegmente der Froschlarve den Hinweis auf die hypothetischen fischähnlichen Ahnen der heutigen Frösche abgeben und auf ähnliche Verhältnisse bei den heutigen Fischen erinnern. Aber auf der anderen Seite darf man nicht vergessen, dass so viele Einrichtungen im larvalen Leben unserer Frösche von bedeutenden cänogenetischen Neuerwerbungen zeugen, so, dass es nicht erlaubt ist, die ontogenetische Entwicklung der Formen und Functionen mit der hypostasirten phylogenetischen (ziemlich nebelhaften) in strenge Parallele zu setzen.

Literaturverzeichniss.

- 1) B. Friedländer, Ueber das Kriechen der Regenwürmer. Biol. Centralbl. Bd. 8. 1888. — Zur Beurtheilung und Erforschung der thierischen Bewegungen. Biol. Centralbl. Bd. 11. 1891. — Beiträge zur Physiologie des Centralnervensystems und des Bewegungsmechanismus der Regenwürmer. Pflüger's Arch. Bd. 58. 1894.
- 2) J. Loeb, Einleitung in die vergleichende Gehirnphysiologie und vergleichende Psychologie mit besonderer Berücksichtigung der wirbellosen Thiere. 1899. — Untersuchungen zur physiol. Morphologie der Thiere Bd. 1. 1891. Bd. 2. 1892.
- 3) J. Loeb, Beiträge zur Gehirnphysiologie der Würmer. Pflüger's Arch. Bd. 56. 1894.
- 4) J. Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Abth. III. Wirbellose Thiere. Braunschweig 1899.
- 5) S. S. Maxwell, Beiträge zur Gehirnphysiologie der Anneliden. Pflüger's Arch. Bd. 67. 1897.
- 6) A. Bethe, Vergleichende Untersuchungen über die Functionen des Centralnervensystems der Arthropoden. Pflüger's Arch. Bd. 68. 1897.
- 7) H. E. Hering, Ueber die nach Durchschneidung der hinteren Wurzeln auftretende Bewegungslosigkeit des Rückenmarkfrosches. Pflüger's Archiv Bd. 54. 1893.
- 8) A. Bickel, Beiträge zu der Lehre von den Bewegungen der Wirbelthiere. Pflüger's Arch. Bd. 65. 1897. — Ueber einige Erfahrungen aus der vergl. Physiologie des Centralnervensystems der Wirbelthiere. Pflüger's Arch. Bd. 83. 1901.
- 9) J. Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. Abth. II. Fische. Braunschweig 1888.
- 10) B. Danilewsky, Zur Physiologie des Centralnervensystems von Amphioxus. Pflüger's Arch. Bd. 52. 1892.

- 11) A. Bickel, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales. Pflüger's Arch. Bd. 68. 1897.
- 12) A. Bickel, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Fische. Engelmann's Arch. f. Physiol. 1900.
- 13) M. E. G. Schrader, Zur Physiologie des Froschgehirns. Pflüger's Arch. Bd. 41. 1887.
- 14) C. S. Sherrington, The spinal cord. Schäfer, Textbook of physiol. vol. 2. 1900.
- 15) A. Bickel, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Frosches. Engelmann's Arch. f. Physiol. 1900.
- 16) J. Gad, Ueber Centren und Leitungsbahnen im Rückenmarke des Frosches. Verhandl. der Berliner physiol. Gesellsch. Du Bois-Reymond's Arch. f. Physiol. 1884.
- 17) E. Gaupp, Anatomie des Frosches. Abth. II. Braunschweig 1899.
- 18) A. Bickel, Recherches sur les fonctions de la moelle épinière chez les tortues. 1897.
- 19) J. Steiner, Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese. IV. Abth. Reptilien, Rückenmarksreflexe etc. Braunschweig 1900.
- 20) Du Bois, Raphael, Société de biologie. Paris 1895.
- 21) J. Singer, Zur Kenntniss der motorischen Functionen des Lendenmarkes der Taube. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wissensch. Bd. 89 H. 3. 1881.
- 22) A. Freusberg, Ueber die Erregung und Hemmung der Thätigkeit der nervösen Centralorgane. Pflüger's Arch. Bd. 10. 1875.
- 23) F. Goltz, Ueber die Functionen des Lendenmarkes des Hundes. Pflüger's Arch. Bd. 8. 1874.
- 24) J. Rosenthal, Ueber Reflexe. Biol. Centralbl. 1885.
- 25) A. Bickel, Beiträge zur Rückenmarksphysiologie der Amphibien und Reptilien. Pflüger's Arch. Bd. 71. 1898.
- 26) L. Hermann, Weitere Untersuchungen über das Verhalten der Froschlärven im galvanischen Strome. Pflüger's Arch. Bd. 39. 1886.
- 27) A. Schaper, Experimentelle Studien an Amphibienlarven. I. Haben künstlich angelegte Defecte des Centralnervensystems oder die vollständige Elimination desselben einen nachweisbaren Einfluss auf die Entwicklung des Gesamtorganismus junger Froschlärven? Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 6. 1898.
- 28) J. Loeb, Hat das Centralnervensystem einen Einfluss auf die Vorgänge der Larvenmetamorphose? Archiv für Entwicklungsmechanik der Organismen Bd. 4. 1897.
- 29) W. Biedermann, Beiträge zur Kenntniss der Reflexfunction des Rückenmarkes. Pflüger's Archiv Bd. 80. 1900.
- 30) L. Merzbacher, Untersuchungen über die Regulation der Bewegungen der Wirbelthiere. I. Beobachtungen an Fröschen. Pflüger's Arch. Bd. 88. 1902.