V.

Aus dem Institut für Experimentalphysiologie und dem Laboratorium
der med. Klinik zu Strassburg i. E.

Ueber die Stellung des Grosshirns im Reflexmechanismus des centralen Nervensystems der Wirbelthiere.

Von

Dr. Max E. G. Schrader,

Assistent an der med. Klinik.

1. Die Leistung des Grosshirns nach Flourens.

Die Lehre von Flourens¹⁾ über die Bedeutung der einzelnen Theile des centralen Nervensystems für das animale Leben der Thiere bildet den hauptsächlichsten Ausgangspunkt für die im Folgenden mitgetheilten Beobachtungen; ihre Grundzüge mögen deshalb kurz vorausgeschickt werden.

Die vergleichende Untersuchung der Verrichtungen des Nervensystems führte Flourens für die Wirbelthiere zu vollständig gleichlautenden Resultaten. Es liegen demselben 3 Hauptleistungen ob:

1. „de percevoir et de vouloir“, d. i. die Intelligenz, mit dem Sitze im Grosshirn;
2. „de sentir: de recevoir et de transmettre les impressions“, d. i. die Sensibilität, mit ihrem Sitz im Mittelhirn, z. B. Corpora bigemina für das Auge bei den Tauben;
3. „d’exciter immédiatement la contraction musculaire: excitabilité“, mit ihrem Sitz im Nerv, der Medulla oblonga und der Medulla spinalis.

An einer Bewegung des Thieres theiligen sich: das Rückenmark und der Nerv durch directe Hervorrufung einer Muskelcontraction, die Medulla oblongata durch Vereinigung der verschiedenen Einzelcontractionen zu Gesamtbewegungen der Muskelgruppen. Das Kleinhirn weiter verbindet die letzteren zu geordneten Ortsbewegungen (Gang, Flug). Das Grosshirn endlich beschränkt sich darauf, die Bewegung zu „wollen“.

Für die Empfindung dient als Beispiel das Sehen. Die Retina ist „empfindlich“, der N. opticus „erregbar“. Die Corpora bi- oder quadrigemina empfangen den Reiz und übertragen ihn einmal auf die

motorischen Nerven der Iris (Pupillarspiel), zweitens auf das Grosshirn, hier allein entsteht die Gesichtsempfindung.

Das Wirbelthier verliert mit seinem Grosshirn alle Wahrnehmungen, alle Instincte, alle intellectuellen Fähigkeiten, vor Allem den Willen. Das Thier ohne Grosshirn ist blind, taub, vermag nicht zu riechen, zu schmecken, zu tasten. Es kann nicht wollen, sich nicht erinnern, nicht urtheilen. Dagegen besitzt es noch die Fähigkeit, Reize durch seine sensiblen Nerven aufzunehmen und in Bewegungen umzusetzen, jedoch nur in den Muskelgruppen, welche dem Sinnesorgan besonders zugeordnet sind. So macht noch Lichtreiz die Pupille sich contrahiren, vermag aber nicht auf die Körperbewegungen zu wirken. Dagegen setzt Hautreiz den Ortsbewegungsapparat in Thätigkeit.

Die Bewegungen der entgrosshirnten Thiere erfolgen nur auf Hautreize, ohne diese verharret das Thier in vollständiger Ruhe. Die durch Erregungen der Hautnerven ausgelösten Bewegungen entgrosshirnter Thiere sind in normalem Maasse coordinirt. Die complicirtesten Balancirbewegungen werden mit grösster Präcision ausgeführt. Erst der Verlust des Kleinhirns hebt diese Fähigkeit auf. Es bleibt dann nur die Erregbarkeit der Muskelgruppen von der Haut aus ohne geregelten locomotorischen Erfolg übrig. Diese hat ihren Sitz in der Medulla oblongata und dem Rückenmark.

Während so die Aufgaben der einzelnen Hauptabschnitte des centralen Nervensystems scharf gesondert sind, keine in die andere übergreift, sind andererseits die Hauptabschnitte in sich vollkommen gleichwerthig, jedes Theilchen derselben ist potentiell im Besitz der ganzen Function.

Dieser letztere Satz der Lehre von Flourens ist besonders auf das Grosshirn gemünzt. Bei schichtweiser Abtragung des Grosshirns sah Flourens erst bei einem ziemlich tief gelegenen Punkte, und dann mit einem Male, die ganze Function des Grosshirns schwinden. Er kommt so zu einer nahezu mathematisch punktförmigen Localisation der einheitlichen untrennbaren Grosshirnfunction des Bewusstseins — der Seele. Es entsprach dies einmal seinem „Noeud vital“ in der Medulla oblongata als Centralsitz des vegetativen Lebens und kam andererseits völlig überein mit einem allgemeinen Postulat des damaligen Denkens, der Annahme eines untheilbaren „einigen Bewusstseins.“

Flourens trug mit dieser Formel den Sieg davon über den Versuch Gall's, die Grosshirnfunctionen zu sondern und getrennt zu localisiren.

Während die Bestimmung der Grosshirnfunctionen von Flourens trotz gewichtigen Widerspruchs (Magendie, Cuvier, Longet)

bis vor Kurzem als gesicherter Besitz der Wissenschaft galt, hat seit Entdeckung der motorischen Reizpunkte an der Grosshirnoberfläche der Kampf der Meinungen über die Localisation der einzelnen Grosshirnfunctionen nicht aufgehört. Unverdächtig weisen verschiedene Thatsachen auf eine solche Grosshirnlocalisation hin: einmal die schon erwähnten motorischen Reizpunkte, ferner die Beziehungen bestimmter Hirntheile zu gewissen Sprachstörungen und Lähmungen, endlich lässt die Gehirnanatomie keinen Zweifel darüber, dass sich geschlossene, functionell verschiedene Nervenbahnen bis in die weisse Markmasse des Grosshirns verfolgen lassen. Ob der Grosshirnrinde aber locale Verschiedenwerthigkeit zukommt in dem Sinne, dass Exstirpation umschriebener Stellen bestimmte Functionen für die Dauer aufhebt, das steht noch dahin. Von einer Seite ist eine solche Localisation als ein Postulat des Denkens bezeichnet worden, zum Zeichen, wie sehr sich seit Flourens die Postulate des Denkens geändert haben müssen.

Die modernen Untersuchungen über die Localisation in der Grosshirnrinde setzen sämmtlich die Angaben von Flourens über die Functionen des gesamten Grosshirns als richtig voraus. Mit der Prüfung dieser Voraussetzung werden sich die folgenden Blätter beschäftigen; sie werden zeigen, dass die beiden Hauptsätze von Flourens: „Das entgrosshirnte Thier zeigt keine spontanen oder willkürlichen Bewegungen“, und zweitens: „Es erweist sich als beraubt aller höheren Sinnesempfindungen“, aufgegeben werden müssen.

Ich hoffe, dass die genauere Kenntniss des Verhaltens der Thiere ohne Grosshirn auch manchen Widerspruch, zu dem die Untersuchungen über die Grosshirnlocalisation geführt haben, aufheben wird.

2. Bewusstsein und Reflex.

Die Untersuchungen von Flourens und seinen nächsten Nachfolgern gingen darauf aus, das Organ des „Bewusstseins“, „der Seele“ zu finden, wo die Erregungen der Sinnesorgane als bewusste Wahrnehmungen registriert werden, und von dem aus der „Wille“ den Körper in Bewegung setzt. Im Gehirn allein konnte damals dieses Organ gesucht werden, da das Rückenmark als Leitungsorgan den peripheren Nerven zugesellt wurde. Für die dem Bewusstsein des Menschen vollständig entzogenen vegetativen Lebensäusserungen war das „automatische“ Centralorgan in der Medulla oblongata entdeckt, dazu trat nun in der Lehre von Flourens das Grosshirn als mit „Spontaneität“ ausgestattetes Organ des Bewusstseins. Eine neben-sächliche Rolle nur war den Reflexen zugewiesen. Ob zu diesen

directen Umsetzungen einer sensiblen Erregung in eine motorische ein Centralorgan überhaupt von Nöthen, erschien zweifelhaft.

Der bedeutende Fortschritt, welchen die Physiologie des centralen Nervensystems seit Flourens gemacht hat, besteht nun darin, dass sie den Reflexvorgang zum Ausgangspunkt ihrer Untersuchungen genommen und in ihm das allgemeine Schema der Function des Centralnervensystems aufgedeckt hat. Das Rückenmark als Centralorgan der Reflexe stürzte die Alleinherrschaft der Medulla oblongata und trat selbst in Concurrenz mit dem Grosshirn als Sitz der „Spontaneität“.

In dem Reflex verfolgen wir den gesetzmässigen, causalen Zusammenhang zwischen sensibler Erregung und motorischer Entladung.

Der Reflex ist den sogenannten vegetativen und den animalen Functionen gemeinsam, für beide das Schema. Er bezeichnet einen sicheren Weg der Innervationsvorgänge, erlaubt es, die den Ablauf derselben fördernden oder störenden Bedingungen zu erkennen; sein Centrum hat die Eigenschaft, sensible Erregungen in motorischen Impuls umzusetzen.

Wie das Centrum diese Aufgabe erfüllt, danach zu fragen, hat die Physiologie vor der Hand aufgehört. Ihre Kenntniss von dem Centrum beschränkt sich darauf, zu wissen, dass dies geschieht und unter welchen Bedingungen. Das Centralorgan als Reflexcentrum leistet also die Ueberleitung der sensiblen Erregung in die motorische Bahn und wird darin durch hemmende und störende Einflüsse, welche ihm direct von der Peripherie oder auf intracentralen Bahnen zukommen, bestimmt, ausserdem aber vermag es auch solche Erregungen für lange Zeit aufzubewahren, was man mit übertragenem Ausdruck „Gedächtniss“ genannt hat. In diesen Eigenschaften erkennt man die Grundlage der „Automatie und Spontaneität“ der älteren Physiologie wieder. Ihnen ist völlig Genüge geschehen, wenn man das Entstehen von Innervationsvorgängen bei dem Stoffwechsel der Nervenzellen neben ihrer Thätigkeit als Reflexcentrum zugiebt. Wenn wir alle Innervationsvorgänge nach dem Schema des Reflexes untersuchen, so führt uns dieser Weg nothwendig auch zu der Erkenntniss der Eigeninnervation des Centrums nach der einen Richtung, welche uns allein zugänglich ist. Wir werden alle diejenigen Innervationsvorgänge dem Centrum als solchem zuweisen, welche sich der Analyse nach dem Reflexschema entziehen.

Die Vorgänge des vegetativen Lebens hat der Reflexbegriff in überraschender Weise klargelegt. Darauf beruht das Vertrauen, mit dem wir dem Reflex auf dem Gebiet des animalen Lebens folgen, in der Hoffnung, dass er dort die Spontaneität ebenso auflösen wird

wie hier die Automatie. Die Aufgabe ist schwieriger, weil sich unser Bewusstsein überall hier in den Vordergrund stellt, und es von vornherein viel mehr Aussicht zu bieten scheint, diesem unsere Aufmerksamkeit zuzuwenden.

Ich unterlasse es, meine Stellung zu der Bewusstseinsfrage darzulegen. Die physiologische Deutung des sprachlichen Ausdrucks, der überall auf das Bewusstsein reflectirt, muss man auf alle Fälle mit in den Kauf nehmen. Ein Beispiel mag das erläutern und die Wahrung meines Standpunktes übernehmen. Wenn geschildert wird, wie entgrosshirnte Thiere sich im Raume bewegen, und wenn ich zu dem Schluss komme: „sie sehen“, so ist mit diesem Worte weit mehr gesagt, als behauptet werden kann. Wir meinen: es bewegt sich das Thier so, dass bei seinen Bewegungen nothwendig die Erregungen der Netzhaut bestimmend mitwirken. Ich meine aber nicht zu wissen, dass das Thier dabei eine ähnliche Empfindung habe, wie wir, wenn wir sehen, es kann vielmehr subjectiv völlig blind sein und ist es wahrscheinlich auch.

Für Flourens war eine solche Trennung undenkbar, für ihn war es Postulat: Ein Thier ohne Bewusstsein musste blind sein, musste willenslos, also bewegungslos sein; hätte ihm ein Experiment gezeigt, dass ein Thier ohne Grosshirn diese Eigenschaften nicht hatte, so hätte er geschlossen, dass es noch Bewusstsein besässe.

Ich glaube, den experimentellen Beweis hierfür geliefert zu haben, sehe mich aber nicht gezwungen, deshalb das Bewusstsein aus dem Grosshirn etwa in das übrige centrale Nervensystem zu verlegen und den alten Streit um die Rückenmarksseele wieder zu beginnen. Unsere Auffassung von dem Verhältniss zwischen Reflex und Bewusstsein vermag diesen Streit auch nicht zu lösen, aber sie entzieht ihm das Object. Damals lautete die Frage; Reflex oder Bewusstsein? Nach unserer Ansicht kann sie richtig nur lauten: Reflex mit oder ohne Bewusstsein? Daran schliesst sich allerdings die zweite Frage: Wo findet dieses Bewusstsein statt? So kehren wir auf unserem Wege wieder zurück zu dem Problem, von dem Flourens ausgeht, aber das Bewusstsein hat auf diesem Wege seinen metaphysischen Charakter verloren. Um bei unserem Beispiele zu bleiben: Die entgrosshirnte Taube sieht nachweislich; haben wir Grund anzunehmen, dass sie mit Bewusstsein sieht, d. h. so ihre Gesichtseindrücke verwerthet, dass wir ihr ein dem unsrigen ähnliches Bewusstsein zuerkennen müssen, so werden wir genöthigt sein, uns Jenen anzuschliessen, welche auch ausser dem Grosshirn Bewusstseinsvorgänge annehmen; ist der Beweis nicht zu bringen, so werden wir im Gross-

hirn das Bewusstwerden des Sehens suchen. Müssten wir aber auch diese Frage unentschieden lassen, so würde dadurch die physiologische Beobachtung und Deutung nicht geschädigt werden.

Unsere Aufgabe ist, die Innervationsvorgänge an dem Schema des Reflexes zu analysiren, beginnend von dem Einfachsten, um auf so gewonnenem sicheren Grunde fussend die Functionen des Grosshirns als Centralorgan zu studiren. Das „Bewusstsein“ tritt erst da für uns auf, wo es mit einiger Sicherheit nach menschlichem Vorbilde erkannt werden kann. Es ist nicht das Primäre, nicht der Ursprung des Reflexes, sondern ist gebunden an dessen höchste Formen.

Was das Grosshirn in dem grossen Reflexmechanismus des centralen Nervensystems leistet, muss sich zeigen, wenn man das Verhalten des Thieres ohne Grosshirn mit dem des normalen vergleicht. Entweder können durch die Abtragung des Vorderhirns Reflexe unwiederbringlich verloren gehen, dann ist das Centrum vernichtet, oder die zu- oder ableitenden Bahnen sind unterbrochen; oder es können die Reflexe erhalten sein, aber in ihrem Ablauf mehr oder weniger verändert erscheinen, dann ist ein Centrum oder dessen Verbindungsbahnen zerstört, welche auf intracentralem Wege die eigentlichen Reflexcentren beeinflussen.

3. Ueber das Verhalten entgrosshirnter Wirbelthiere.

Die oben entwickelte Aufgabe: an der Hand des Reflexschemas das centrale Nervensystem, insbesondere die Bedeutung des Grosshirns für dasselbe zu analysiren, zerfällt in 2 Theile: einmal sind die einzelnen Functionen in ihrer Abhängigkeit von dem Grosshirn zu erläutern, und zweitens sind die anatomischen Wege aufzuweisen, welche diese Abhängigkeit vermitteln. Wir werden zuerst erörtern, wie weit die erste Aufgabe zu lösen gelungen, und nur kurz eine anatomische Bemerkung vorausschicken, welche als morphologische Begründung der ganzen Reflextheorie gelten kann.

Soweit bis jetzt genauere anatomische Untersuchungen vorliegen, zeigt die ganze Reihe der Wirbelthiere eine sehr auffallende Uebereinstimmung im Bau des Rückenmarks, während ebenso sehr die grosse Verschiedenheit in der Entwicklung des Gehirns und vor Allem des Grosshirns in die Augen springt. *) Als physiologisches Correlat

*) Ohne Weiteres lässt sich dieses Organ von einem Epithelhäutchen bei niederen Fischen bis zum menschlichen Grosshirn in seiner stetigen und auffallend schnellen Entwicklung verfolgen. Charles Marsh³⁾ hat in der neuesten Zeit dieser Thatsache eine höchst interessante paläontologische Beobachtung an die Seite gestellt. Er fand, dass von der Kreidezeit her wesentlich das Grosshirn der ein-

zu diesen Thatsachen der vergleichenden Anatomie wäre zu erwarten eine im Wesentlichen gleichbleibende Function des Rückenmarks und eine an Umfang zunehmende Leistung des Gehirns, speciell des Grosshirns. Ferner würde man von vornherein erwarten dürfen, dass im Wesentlichen das, was ein niederer Fisch ohne Grosshirn leistet, auch jedes höher stehende Wirbelthier ohne dasselbe zu Wege bringen wird, und dass darüber hinaus erst die eigentliche Wirkungssphäre des Grosshirns liegen dürfte. Man würde also geneigt sein, bei einer Vergleichung der Leistung des Centralnervensystems der verschiedenen Wirbelthierklassen in der zunehmenden Mannigfaltigkeit in der Hauptsache den Ausdruck der Entwicklung des Grosshirns zu suchen, und würde erwarten, dass das physiologische Experiment, die Beobachtung entgrosshirnter Thiere, zu dem gleichen Resultat führen müsse. Bisher hat das Experiment diese Probe auf das Exempel nicht geliefert. Die Resultate von Flourens bis auf Munk haben vielmehr ergeben, dass dem entgrosshirnten höheren Wirbelthier durchaus nicht ein annähernd gleiches Maass von ungestörter Function bleibt, sondern dass vielmehr, je höher das Thier in der Reihe steht, um so umfangreicher der Ausfall an Functionen auch solcher Art ist, wie sie bei dem niederstehenden Thiere erhalten bleiben. Dieses Ergebniss führte zu der physiologischen Theorie von dem Wandern der Functionen vom Rückenmark in das Gehirn. Mit diesem Ergebniss der Grosshirnexstirpationen stimmt aber der anatomische Befund durchaus nicht überein; das Rückenmark erleidet in der aufsteigenden Thierreihe durchaus nicht eine entsprechende Vereinfachung seines Baues. Es widerspricht ihm vor Allem eine andere völlig einwurfsfreie Versuchsreihe, die der Durchschneidungen des Rückenmarks, welche unwiderlegbar zeigt, dass genau dieselbe Fülle von Functionen den entsprechenden isolirten Rückenmarkssegmenten in der Wirbelthierreihe eigen ist.

Zugleich aber geben diese Untersuchungen einen Fingerzeig für eine andere widerspruchsfreie Erklärung der bisherigen Beobachtungen an entgrosshirnten Thieren.

Durchschneidet man einem Frosch das Rückenmark, so lässt das abgetrennte Segment sofort alle seine Functionen erkennen, unmittelbar nach dem Schnitt beginnt das lebhafteste Reflexspiel. Bei der Taube ist es noch ebenso, dagegen folgt bei dem Säugethier auf die Durch-

zeln Wirbelthiergruppen gewachsen. Ferner, dass in derselben Gruppe das Gehirn eines für weitere Entwicklung ausgerüsteten Säugethiers grösser ist, als das Durchschnittsgehirn dieser Gruppe in der gleichen Periode und umgekehrt das Gehirn einer aussterbenden Rasse kleiner.

trennung zuerst ein Stadium der Lähmung in dem abgetrennten Stück, welches wochenlang anhalten kann. Lange Zeit wurde es für definitiv angesehen, so dass die Operation gleich gesetzt werden konnte mit der Durchschneidung eines peripheren Nerven und die Lehre begründete von dem Rückenmark als Hauptnerv des Körpers und von dem Sitz aller centralen Functionen im Gehirn. Erst die Untersuchungen von Goltz⁴⁾ haben der Erkenntniss Bahn gebrochen, dass jenes Stadium völliger Lähmung eine vorübergehende Hemmung darstellt der im Rückenmark des Säugethiers ganz so wie in dem der Amphibien und Vögel localisirten Functionen. Ein solches Lähmungsstadium ist bei den Säugethieren auch nach Grosshirnoperationen in weit höherem Maasse zu erwarten, und es könnte sehr wohl sein, dass die erheblichen Unterschiede in den zurückbleibenden Leistungen der entgrosshirnten Thiere der verschiedenen Wirbelthierklassen nicht der Ausdruck sind einer geringeren Leistungsfähigkeit des erhaltenen centralen Nervensystems, sondern die Folge einer stärkeren Schädigung, welche die gleichleistungsfähigen Centren durch die Verletzung des enger mit ihm verbundenen Grosshirns vielleicht nur vorübergehend erleiden. Dieser Gedanke liegt den Untersuchungen von Goltz über die Verrichtungen des Grosshirns der Hunde zu Grunde. Er stellt unabweisbar die Forderung, bei der Verwerthung der Beobachtungen von den erhaltenen Functionen auszugehen, die Grosshirnleistung vor Allem durch negative Beschränkung zu bestimmen; durch die Menge der Parallelversuche und die Dauer der Beobachtungen die Störungen möglichst zu beschränken, kurz darauf auszugehen, nicht die Leistung des Grosshirns, sondern die des Centralnervensystems ohne Grosshirn zuerst festzustellen. Was der Vergleich des operirten Thieres mit dem normalen an Verlust zeigt, bleibt immer eine Summe von Störungen, nämlich der Verlust der Grosshirnfunction plus störende Einflüsse der Folgen des operativen Eingriffs auf Leistungen des Restes des centralen Nervensystems. — Ein Beispiel: Flourens behauptet, dass seine entgrosshirnten Tauben deshalb blind sind, weil im Grosshirn das centrale Sehen stattfindet. Die Beobachtung, dass Tauben ohne Grosshirn sehen können, beweist, dass diese Deutung falsch ist, dass bei diesen Thieren das Sehcentrum nicht ausschliesslich dem Grosshirn angehört. Die Tauben von Flourens waren also blind, weil indirect auch das im Mittelhirn gelegene Sehcentrum gelitten hatte. Erst der Vergleich einer Taube, welche trotz Entfernung des Grosshirns sieht, mit einer normalen wird Aufschluss geben können über die Betheiligung des Grosshirns an dem Sehaet dieser Thiere.

Der lebhafte Streit, welcher über unser Problem seit 20 Jahren geführt wird, lässt die Wichtigkeit der angeführten Unterscheidung zwischen der Leistung des Grosshirns als Centralorgan bestimmter Functionen, welche mit seiner Vernichtung definitiv ausfallen müssen, und seiner Bedeutung für andere, anderswo gelegene Centren auf intracentralem Wege deutlich hervortreten. Goltz⁵⁾ suchte fast ausschliesslich die Leistung, welche mit Verlust des Grosshirns definitiv ausfällt, und weigerte sich vorher, in eine Analyse der mannigfachen Störungen einzutreten, welche der Grosshirnverletzung folgen, ohne einen Functionsausfall zu bedingen; sie wurden als Reiz- oder Hemmungswirkungen vor der Hand ausgeschieden. Seine Richtung könnte man die physiologische nennen. Die Pathologen, voran Hitzig⁶⁾, beschritten eine andere Bahn. Sie interessirt vor Allem die constant vom Grosshirn aus zu erzeugende Störung, weil sie von der menschlichen Pathologie ausgehen und vor Allem deren Bedürfnissen gerecht zu werden suchen. Sie überschreiten aber weit ihre Berechtigungssphäre, wenn sie ohne Weiteres das nervöse Centrum der Function dorthin verlegen, von wo aus sie dieselbe constant stören können. Die erste Richtung verlor das Interesse des Pathologen, weil sie von einer Verwerthung der Hitzig'schen Reizpunkte für die Lehre von der Grosshirnfunction absah; die zweite forderte die erfolgreiche Kritik des Physiologen heraus, weil sie aus den erwähnten Reizpunkten motorische oder psychomotorische Centren machte, wobei sie den Begriff eines Centrums im centralen Nervensystem opferte. In allen Differenzpunkten tritt diese Einseitigkeit des Standpunktes der Beobachter als Grund deutlich hervor.

Es ist deshalb mit Bestimmtheit zu erwarten, dass mit der Zeit die Deutung der Ergebnisse der experimentellen Untersuchung in vollen Einklang kommen wird mit den sicheren Resultaten der vergleichenden Anatomie, den berechtigten Forderungen der Pathologie und dann auch eine sichere Grundlage liefern wird für psychologische Betrachtungen.

a) Fische.

Schädel und Gehirn treten zuerst bei den Fischen auf. Während das Rückenmark, die Medulla oblongata, das Kleinhirn und das Mittelhirn diesen Theilen des centralen Nervensystems bei den höheren Wirbelthieren an äusserer Gestaltung und im inneren Bau sehr nahe kommen, fällt die geringe Entwicklung des Vorderhirns sofort in die Augen. Nur das Corpus striatum scheint bei den meisten mit Sicherheit nachweisbar zu sein; dagegen besteht der Manteltheil des Gross-

hirns nur aus einer zusammenhängenden Schicht von Epithelzellen, ohne ausgesprochenen nervösen Charakter.

Die anatomische Mannigfaltigkeit im Bau des Gehirns bei den verschiedenen Fischarten ladet sehr zu einer vergleichend physiologischen Untersuchung ein. Bis jetzt stehen uns aber eigene Beobachtungen noch nicht zu Gebote, wir können nur auf die Untersuchungen von Steiner⁷⁾ verweisen, aus welchen hier nur die Thatsache interessirt, dass Steiner einen wesentlichen Ausfall an Function nach Entfernung dieses unentwickelten Vorderhirns nicht beobachten konnte.

b) Amphibien.

Am Frosch, welcher ein sehr gut entwickeltes Vorderhirn besitzt, sind seit Flourens sehr oft Beobachtungen über die Folgen der Exstirpation desselben angestellt worden. 1883 hat Eckhard⁸⁾ in seiner Geschichte der Experimentalphysiologie des Frosehirsns diese Beobachtungen kritisch gesichtet. Er kommt zu dem Resultat, indem er sich im Wesentlichen an die Ausführungen von Goltz⁹⁾ anschliesst, dass sich der grosshirnlose Frosch in keinem Mittel spontan bewegt, dass er vollständig bewegungslos bleibt, wenn man ihn nicht reizt und an der freien Athmung nicht hindert. Wird er aber auf diese Weise zu Bewegungen gebracht, so verwerthet er bei denselben Gesichtseindrücke, Muskel- und Tastempfindungen — ob ein entgrosshirnter Frosch noch hört, bleibt zweifelhaft. — Die Empfindungen, welche mit dem Athmungsbedürfnisse verknüpft sind, besitzt er noch, verloren hat er dagegen alle Instincte (Flourens). Er frisst nicht von selbst: einmal weil er überhaupt nichts „von selbst“ thut, dann aber auch, weil er kein Nahrungsbedürfniss verspürt. Er hat auch den Fortpflanzungstrieb verloren, und endlich ist er stumm geworden; nur reflectorisch ist seine Stimme noch zu erregen (Goltz).

Es entspricht dieses Bild im Wesentlichen den Forderungen der Flourens'schen Lehre. Einige Jahre später vermochte ich¹⁰⁾ zu zeigen, dass dieses Bild jedoch nicht zutreffend ist für den reinen Verlust des Vorderhirns (Grosshirnrinde und Corpus striatum), sondern bezogen werden muss auf Thiere mit Entfernung, resp. Verletzung des Grosshirns plus der Thalami optici. Es zeigte sich, dass Frösche, bei welchen die letzteren erhalten waren, ein durchaus anderes Verhalten darboten, obwohl sie das ganze Grosshirn verloren hatten.

Es wurde beobachtet, dass solche Thiere „spontan“ auch den erschütterungssicheren Galvanometerpfeiler verlassen, dass sie zwischen Land- und Wasseraufenthalt wechseln; ganz wie normale Thiere, dass sie wie diese Winterquartiere beziehen und mit dem Beginn des

Frühlings dieselben wieder verlassen, dass sie endlich im Stande sind, selbständig Fliegen und Regenwürmer zu fangen und zu verzehren.

Damit war für den Frosch die Lehre von Flourens widerlegt, weder die sogenannten Willkürbewegungen, noch die Verwerthung der höheren Sinnesempfindungen, noch die Instincte haben ausschliesslich ihren Sitz im Grosshirn.

Ich zeigte ferner, dass die complicirten Handlungen, welche man bei dem normalen Thiere beobachtet: der Fressact, d. h. das selbständige Ergreifen und Verschlingen der Nahrung; die mannigfachen Ortsbewegungen; das eigenthümliche Verhalten bei der Begattung an das Rückenmark und die Medulla oblongata gebunden sind, und dass die eigentlichen Reflexe: der Schluckreflex, die spinalen locomotorischen Reflexe, der Umklammerungsreflex Bestandtheile dieser reflectorischen Handlungen sind, welche in bestimmten Abschnitten, und zwar immer im Ursprungsgebiet der betheiligten peripheren Nerven, in Rücken- und Kopfmark ihr Centrum haben.

Die von der Medulla oblongata an höher gelegenen Theile des centralen Nervensystems äussern nur insofern einen Einfluss auf diese Bewegungsvorgänge, als sie ihnen zu einer umfangreicheren Verwerthung sensibler Erregungen verhelfen, einmal dadurch, dass sie die Olfactorius- und Opticusbahn mit dem Centrum jener Handlungen in Verbindung setzen, dann aber auch dadurch, dass sie die Erregung der übrigen sensiblen Nervenbahnen (Acusticus und hintere Rückenmarkswurzeln) in einem höheren Centrum (Zwischenhirn, Thalamus) mit jenen vereinen und auf das Rücken- und Kopfmark zurückwirken lassen.

Hier soll uns jedoch jetzt nur die Aufgabe beschäftigen, den Einfluss festzustellen, welchen das Grosshirn für sich auf den Ablauf der animalen Lebensäusserungen des Versuchsthieres ausübt, d. h. worin sich der normale Frosch vom entgrosshirnten unterscheidet.

Ich bin ausser Stande, durch die einfache Beobachtung die entgrosshirnten Frösche, welche, völlig ausgeheilt, mit normalen zusammen im Froschteich des physiologischen Instituts leben, zu erkennen, ausser an der feinen linearen Narbe der Kopfhaut oder dem fühlbaren Defect im Schädeldach.

Die biologische Literatur stellt den geistigen Fähigkeiten des Frosches kein glänzendes Zeugniss aus. Es findet sich keine einzige Geistesgabe verzeichnet, welche uns zur Unterscheidung dienen könnte. Wir sind deshalb darauf angewiesen, die wichtigsten Lebensäusserungen vergleichend zu beobachten.

Ein Frosch ohne Grosshirn schwimmt, springt, läuft, klettert mit demselben Geschick wie ein normaler, orientirt sich im Raum durch

den Gesichtssinn in erstaunlicher Weise, wie zuerst Goltz genauer studirte und Blaschko, ein Schüler Munk's, in vollem Umfange bestätigte. Es könnte sich aber ein Unterschied zeigen, wenn beide Thiere darauf angewiesen sind, unter Schwierigkeiten ein bestimmtes Ziel zu erreichen. Dies ist in folgendem Versuch der Fall.

Normale und entgrosshinte Frösche befinden sich in einem Gefäss, dessen Deckel aus einer Glocke aus weitmaschigem Drahtgeflecht besteht, welche an ihrer Kuppe eine runde Oeffnung zeigt, reichlich gross, dass mehrere Frösche durch dieselbe entweichen können. Die so eingesperreten Thiere suchen ihrem Gefängniss zu entrinnen, die einen setzen sich auf den Boden des Gefässes zurecht, fassen den Rand der Oeffnung oben fest ins Auge und mit einem wohlgezielten Sprung erreichen sie den Rand oder springen über denselben hinaus. Andere beginnen an der Drahtwand in die Höhe zu klettern und versuchen immer wieder vergeblich sich durch die Maschen desselben hindurch zu drängen. In der Kuppe wird die Sache schwieriger, viele stürzen herab, um von Neuem die Arbeit zu beginnen, einige gelangen an die Oeffnung und entkommen. Bei diesem Versuch, welcher nebenbei die Kletterkunst sehr schön demonstriert, verhalten sich nun die entgrosshirnten Frösche genau wie die normalen. Beide erreichen zum Theil durch einen Sprung die Freiheit, beide erklettern sie zum anderen Theile. Welcher Weg eingeschlagen wird, hängt wesentlich davon ab, ob sich die obere Oeffnung oder die Drahtwand auf der Retina der Thiere abbildet. Die Form der Glocke bedingt es, dass dem kletternden Thiere der obere Ausgang nicht eher in das Gesichtsfeld kommt, als bis es denselben erreicht hat. Das Verhalten der Kletterer zeigt nun, dass sie der Form der Glocke folgen, aber nicht etwa in der Erinnerung oder in der Vorstellung die Lage des Ausgangs kennen und demselben zustreben. So oft auch dieser Versuch wiederholt wurde, die Statistik desselben ergab im Ganzen das Resultat: weder erreicht der einzelne Frosch mit Grosshirn schneller den Ausgang, noch gelangen in derselben Zeit mehr Frösche mit Grosshirn ins Freie als ohne dasselbe.

Aber vielleicht ist die Freiheit für den Frosch kein so grosses Gut, um es mit Aufbietung aller Kräfte zu erstreben. Ein stärkerer „Trieb“ weckt diese vielleicht erst. Nach der Intensität, mit der das Männchen das Weibchen bei der Begattung umklammert, sollte man erwarten, dass in der Brunstzeit die Geschlechter sehr energisch zu einander strebten. Es wurde deshalb um diese Zeit in 3 Frühjahrten der Versuch in entsprechender Weise modificirt. In der Froschwanne und den Teichen des Instituts wurden durch die erwähnten Draht-

glocken Männchen und Weibchen, welche eben in der Begattung begriffen waren, von einander getrennt, bald so, dass die Männchen unter der Glocke sassen, bald so, dass die Weibchen isolirt waren, bald beide eingesperrt wurden. Es wurden dann nach einem bestimmten Zeitraum die vereinigten Paare notirt und der Ort, wo sie sich befanden. Ausser der Brunstzeit wurden Parallelversuche angestellt. Der Austausch war zur Brunstzeit kein wesentlich lebhafterer, als ausser derselben. Es wanderten die Männchen zu den Weibchen und umgekehrt mit oder ohne Grosshirn, ohne deutlichen Unterschied; es vereinigten sich bunt durcheinander die Geschlechter, ohne dass das Fehlen des Grosshirns die Concurrenz erschwert hätte. Waren genug brünstige Weibchen vorhanden, so kam es nicht vor, dass ein Männchen ohne Grosshirn sich an einem anderen Männchen vergriffen hätte. Nur einmal wurde beobachtet, dass ein entgrosshirntes Männchen das Weibchen verkehrt, das Abdomen hinter den Hinterbeinen umarmt hatte, wie das in seltenen Fällen auch bei normalen Thieren vorkommt; auch das entgrosshirnte corrigirte wie die normalen nach einiger Zeit die fehlerhafte Stellung.

Diese Versuche führten demnach zu dem Resultat, dass durch den Verlust des Grosshirns der Frosch in seinem Fortpflanzungsgeschäft nicht nachweislich gestört wird, sie liefern aber auch zugleich den Schlüssel zu dem Verständniss dieser auffallenden Ergebnisse, indem sie zugleich zeigen, wie wenig mehr von centraler Nervenfunction der normale Frosch besitzen muss.

Mit diesen Beobachtungen sind die Versuche gut vereinbar, welche Goltz anstellte, um festzustellen, woran das normale Froschmännchen sein Weibchen erkennt. Er kam zu dem Ergebniss, dass nicht die höheren Sinnesorgane, sondern wesentlich der Tastsinn das Männchen leitet, die allgemeine Körperform des trächtigen Weibchens allein nöthig ist, um bei dem normalen Thier den Umklammerungsreflex nicht nur auszulösen, sondern auch für die Zeit der Begattung (gelegentlich wochenlang) zu erhalten. An anderer Stelle haben wir gezeigt, dass erst nach Durchschneidungen im Bereich des Zwischenhirns Tastsinnstörungen bei den Fröschen nachweisbar werden. Hier, im Zwischenhirn haben wir also auch den Ort zu suchen, wo der Umklammerungsreflex für den Begattungsact zweckmässig gestaltet wird. Wie Goltz gezeigt hat, gehört der Umklammerungsreflex dem Vorderbeinsegment an. Die centripetale Bahn sind die sensiblen Nerven der Vorderbeine und der Brust, die centrifugale die motorischen Armnerven. Der Reflex spielt aber im normalen Thier nur, wenn die Erregbarkeit des Centrums in der Brunstzeit hochgradig gesteigert ist; auch diese Steigerung der

Erregbarkeit ist wohl, wie Goltz vermuthete, reflectorischer Natur und geht von den Geschlechtsorganen aus. Man kann aber, wie Goltz schon gesehen, in der Copulation begriffene Männchen castriren, ohne dass sie das Weibchen verlassen.

Durchaus nicht immer hat, wie Tarchanoff⁽¹¹⁾ neuerdings angiebt, die Entleerung der Samenwege den Erfolg, dass dadurch die Copulation unterbrochen wird: wir sahen sie noch bis zu 4 Tagen fortbestehen, obwohl der ganze samenbildende und -leitende Apparat entfernt war. Die reflectorisch entstandene Steigerung der Erregbarkeit des Centrums kann also über Tage hinaus den Ausfall des Reizes überdauern. Frösche, welche vor der Brunstzeit castrirt waren, sahen wir nie eine dauernde Copulation eingehen.

Die nöthige Steigerung der Erregbarkeit des Centrums tritt sofort ein, wenn man die Medulla oblongata hinter der Kleinhirnleiste durchschneidet. Solche Thiere umarmen zu jeder Zeit Alles, was ihnen zwischen die Arme kommt. Es fehlt bei ihnen vollständig die zweckmässige Auswahl: das Erkennen des Weibchens. Der Reflex ist übermächtig, erfolgt auf jeden Reiz der centripetalen Bahn und ist nicht mehr abgestimmt, wenn ich so sagen darf, auf die Erregung durch den Körper des trächtigen Weibchens allein. Dieses leistet das Zwischenhirn. Die Bedeutung desselben für die Ausgestaltung des Reflexes zum Begattungsact wird nicht genügend bezeichnet, wenn man mit Albertoni⁽¹²⁾ in ihm und speciell in den Lobi optici das Hemmungscentrum des Reflexes sehen wollte.

Gewiss können hier auch hemmende Einflüsse entstehen, aber sie sind nicht das ausschlaggebende Moment der Wirksamkeit. Albertoni glaubt die Corpora bigemina als Hemmungscentren aus einem Reizversuch zu erkennen. Er behauptet, dass ein Nadelstich in diesen Hirntheil sofort die innigste Copulation aufhebt. Wir haben uns nicht davon überzeugen können, dass diese Angabe ausnahmslos zutrifft. Wie der Versuch von Tarchanoff, leidet auch dieser unter der Unberechenbarkeit des Erregungszustandes des Reflexcentrums. Man findet Paare, bei denen man sich mit Spallanzani⁽¹³⁾ überzeugen kann, dass jede Verstümmelung des Männchens, welche nicht den Reflexbogen selbst direct betrifft, machtlos ist, während andere in einem anderen Erregungszustand durch ganz leichte sensible Erregungen zu trennen sind. Die Exstirpationsversuche widersprechen ausserdem dieser Annahme von Albertoni. Das Verhalten der Männchen, welche alles Gehirn bis auf die Medulla oblongata, welche intact ist, verloren haben, widerlegt jene Annahme. Man müsste erwarten, dass bei einem solchen Thiere der Umklammerungsreflex

ohne Hemmung spiele, da das Hemmungscentrum fehlt. Dies ist aber durchaus nicht der Fall, sondern ein solches Thier steht im schärfsten Gegensatz zu den Froschmännchen, welchen die Medulla oblongata quer durchtrennt ist, die also ausser Vorder- und Mittelhirn auch noch das vordere Drittel des Nachhirns verloren haben; bei diesen spielt der Umklammerungsreflex erst ohne Hemmung, bei jenen scheint er fast zu fehlen. Wir haben geschlechtsreife Männchen nach jener Operation monatelang am Leben erhalten und sie in der Brunstzeit wochenlang mit trächtigen Weibchen zusammengesperret, ohne dass es zu einer dauernden Vereinigung gekommen wäre. Legt man einem solchen Thier ein Weibchen in die Arme, so verhält es sich gegen dasselbe wie ein normales brünstiges Männchen, das man auf ein anderes Männchen oder einen beliebigen passenden Gegenstand legt; nach einem kurzen reflectorischen Schluss der Arme wird die Umarmung wieder gelöst. Diese Beobachtung bezieht sich auf ein negatives Verhalten der Thiere und ist deshalb nur mit Vorsicht zu verwenden. Sollte sie aber sich als ausnahmslos herausstellen, so würde ihre Deutung nach dem, was wir schon wissen, nicht schwer fallen.

Der normale Ablauf des Begattungsactes ist dadurch gewährleistet, dass in der Brunstzeit die Erregbarkeit des Umklammerungscentrums einen ganz bestimmten Höhegrad erreicht, dergestalt, dass zwar jeder Körper, welcher dem brünstigen Männchen in die Arme geräth, den Reflex auslösen kann, dass aber nur die tactilen Erregungen, welche die Körperform des trächtigen Weibchens liefert, geeignet sind, die reflectorische Umarmung auf die Dauer zu erhalten. Hat das Weibchen gelaicht, so fällt einmal dieser Reiz fort, gleichzeitig sinkt durch die Entleerung des Samens der Erregungszustand des Centrums, und der Krampf löst sich. Die Entfernung des Grosshirns ändert nichts Wesentliches. Der Verlust des Mittelhirns beraubt das Thier der feinen Tastempfindungen. Das Centrum kann noch erregt werden, aber es fehlen die tactilen Reize, welche allein es dauernd innerviren bei gleichbleibender Erregbarkeit; deshalb kommt es bei einem Thiere, welches nur noch die Medulla oblongata und das Rückenmark besitzt, nicht zu der regelrechten Begattung. Die Durchschneidung der Medulla oblongata endlich steigert die Erregbarkeit des Centrums und entfesselt den Umklammerungskampf als einfachen spinalen Reflex; jetzt wird ohne Unterschied Alles umarmt, was in den Bereich der Arme kommt.

Eine befriedigende Deutung finden im Anschluss an diese Auffassung auch jene Beobachtungen von auffallenden Abweichungen

im Begattungsact, welche seit Langem dem Frosch als „geschlechtliche Verirrungen“ nachgesagt werden. Es handelt sich nicht um einen „perversen Geschlechtstrieb“, wenn einmal eine Schaar Frösche einen Karpfenteich entvölkert, weil die umarmten Fische durch Störung ihrer Athmung erstickt werden, oder wenn die *Rana temporaria* die *Esculenta*-Weibchen bevorzugt, oder wenn endlich ein Männchen seines Gleichen umarmt. Diese Beobachtungen sind vielmehr Beweise dafür, dass die Tasteindrücke in der That das Bestimmende sind, dass, wenn der Frosch sich eine Vorstellung von dem Gegenstand seiner Neigung machen sollte, diese höchst wahrscheinlich wesentlich auf Tastempfindungen basirt sein dürfte. Und zweitens, dass die Auswahl nach solchen Tastempfindungen schon in normalen Grenzen leicht gestört wird, wenn aus irgend welchen Gründen die trächtigen Weibchen fehlen und die Steigerung der Erregbarkeit des Centrums dieses auch schon auf nicht völlig adäquate Reize ansprechen lässt.

Der Fortbestand der Art ist nur dadurch gesichert, dass die verwandten Species verschiedene Brunstzeiten haben, nicht dadurch, dass die einzelnen Thiere die Fähigkeit besitzen, ihre eigene Species von der verwandten mit Sicherheit zu unterscheiden. Verspätet man die Brunstzeit der Landfrösche durch Aufbewahren derselben in kalten Räumen bis zum Beginn der Brunstzeit der Wasserfrösche, so machen meistens die männlichen Landfrösche keinen Unterschied in den Weibchen und umgekehrt.

Ist aber der Tastsinn der eigentliche Führer des Männchens, so kann es nicht Wunder nehmen, wenn in unseren Versuchen ein Anlocken des Männchens aus der Ferne, ein systematisches Aufsuchen von Seiten der Männchen nicht demonstriert werden konnte. Wenn man aus den Versuchen in der Gefangenschaft auf die Vorgänge des freien Lebens schliessen darf, so folgt daraus, dass der Zufall die Paare zusammenführt, wozu das gemeinsame Leben die Gelegenheit reichlich bietet.

Es wäre sehr interessant, bei anderen Amphibienarten, welche mehr als Einsiedler leben, diese Vorgänge genauer zu verfolgen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass bei diesen die höheren Sinnesorgane mehr zur Geltung kommen, als bei dem Frosch.

So scheint uns die Biologie des Fortpflanzungsactes mit den physiologischen Experimenten über denselben widerspruchlos übereinzukommen, im Besonderen kann die Thatsache nicht mehr Erstaunen erregen, dass der Verlust des Grosshirns den Ablauf der Begattung nicht stört. Eine Frage bleibt aber offen: Ist diese Lebensäusserung für das normale Thier verbunden mit Vorstellungen und

Gefühlen und sind diese etwa mit dem Grosshirn verloren gegangen? Wir werden auf diese Möglichkeit zurückkommen, wenn wir noch andere Vorgänge bis zu diesem Punkte analysirt haben.

Neben dem Fortpflanzungstrieb beherrscht das Leben der Thiere der „Selbsterhaltungstrieb“. Unter diesem wird zusammengefasst das Nahrungsbedürfniss, der Kampf gegen die Unbilden der äusseren Verhältnisse und gegen die Feinde. Es ist früher gezeigt worden, dass der Frosch ohne Grosshirn noch Fliegen und Regenwürmer selbständig zu fangen und zu verzehren weiss und dass er ein geschütztes Winterquartier aufzusuchen vermag; dem können wir jetzt hinzufügen, dass er, soweit dies zu beobachten möglich war, seinen Feinden nicht leichter zum Opfer fällt, als ein normales Thier.

Im Sommer 1889 und 1890 wurden Frösche mit und ohne Grosshirn in Gemeinschaft mit mehreren Nattern (zumeist Ringelnattern) gehalten; ein wesentlicher Unterschied trat dabei nicht zu Tage. Nur das sich bewegende Thier wird von der Natter verfolgt. Weder zeigten die normalen Frösche eine grössere Fähigkeit, den Feind zu erkennen, noch eine grössere Geschicklichkeit, ihm zu entkommen, oder die Absicht, sich vor ihm zu verbergen. Wenn man von einem solchen Versuch in der Gefangenschaft aus einen Schluss wagen darf, so scheint der Fortbestand der Art den Verfolgungen der Feinde gegenüber mehr durch die Masse der Production, als durch die Intelligenz der Individuen gesichert zu sein.

Erschütterungen, grössere sich bewegende Körper und wohl auch gewisse Geräusche veranlassen auch den entgrosshirnten Frosch zur lebhaften Fortbewegung in entgegengesetzter Richtung. Er ist durchaus nicht leichter, einen entgrosshirnten Frosch im Teich oder auch auf ebener Erde einzufangen, als einen normalen.

Für eine nähere Zergliederung eignet sich aus dieser Gruppe der Lebenserscheinungen besonders die Nahrungsaufnahme, weil sie am bequemsten der Beobachtung zugänglich ist. Als Kern finden wir auch hier wieder einen Reflex, dessen Centrum in der Medulla oblongata liegt, den „Fressreflex“, wie man ihn wohl bezeichnen könnte, welcher dem Schluckreflex in die Hände arbeitet.

Durchschneidet man hinter der Kleinhirnleiste die Medulla oblongata und entfernt das ganze vor dem Schnitt liegende Gehirn, so ist dieser Reflex entfesselt. Wir berühren leicht mit dem Finger die Nase des ruhig dasitzenden Thieres, sofort schnappt es nach demselben, ergreift ihn mit dem Maul und beiden Vorderfüssen und sucht nun eifrigst ihn hinab, oder besser sich auf ihn hinauf zu schlucken; nachdem das ziemlich weit gelungen, ändert sich meist

plötzlich die Tendenz und mit gleicher Heftigkeit, ebenfalls unter thatkräftiger Unterstützung der Vorderfüsse, wird der Finger wieder ausgestossen. Streifen wir mit einem langen Stück Pferdefleisch die Nase unseres Frosches, so ergreift er es mit dem Maul und bemüht sich lebhaft, es mit den Händen bald hineinzustopfen, bald wieder herauszuziehen. Nicht nur die Berührung des Kopfes, sondern auch der Vorderbeine, ja gelegentlich auch des übrigen Körpers, löst den Reflex aus, der Kopf wird dabei möglichst nach der Stelle des Reizes gewendet.

Hat das Thier nur das Vorderhirn verloren, ist es also noch im vollen Besitz des Mittel- und Nachhirns, so spielt dieser Reflex nur auf Opticuserregungen, nicht auf Eindrücke der Hautsensibilität, und zwar sind es nur sich bewegende Körper, welche den Reflex auslösen.

Ferner bedarf das Centrum einer hohen Erregbarkeit, um auf einen solchen Reiz anzusprechen, es besitzt dieselbe nur unter besonderen Bedingungen, nämlich im „Hungerzustand“ des Thieres, welcher eine Summe von Erregungen liefert, die zusammen, zum Theil wohl auf reflectorischem Wege, eine Steigerung der Erregbarkeit bedingen. Hierin gleicht der Frosch ohne Grosshirn vollkommen dem normalen. Bei beiden spielen ferner die sensiblen Erregungen der Mundschleimhaut und vielleicht auch der äusseren Haut an Kopf und Vorderbeinen eine Rolle, indem es von ihnen abhängt, ob der ergriffene Körper verschluckt oder wieder ausgespiesen wird; — über die Bedeutung des Geruches stehen mir keine Beobachtungen zur Verfügung.

Der normale Frosch schnappt nur nach sich bewegenden Körpern, ebenso der entgrosshirnte; es war nun von Interesse, zu untersuchen, ob vielleicht der normale Frosch ein feineres Unterscheidungsvermögen für die Bewegungen der Körper hat, als der verstümmelte. Es ist längst bekannt, dass sich die Frösche leicht fangen lassen, wenn man einen Angelhaken mit einem rothen Läppchen auswirft. Sie schnappen übrigens auch nach anders gefärbten Läppchen. Eine an einem Faden hängende todte Fliege wird ebensogut gefangen wie eine lebende, ein Streifen Fleisch, der künstlich bewegt wird, so gut wie ein Regenwurm.

Erst durch die sensiblen Erregungen der Mundschleimhaut wird eine Auswahl getroffen. Die Fliege, das Fleisch wird in der Mehrzahl der Fälle verschluckt, die Tuchläppchen, Schwammstückchen etc. wieder ausgeworfen. Diese Unterscheidung bringt auch der Frosch ohne Grosshirn zu Wege. In dieser Beziehung übertrifft der letztere sogar andere normale Amphibien.

Ich hatte Gelegenheit, in dem hiesigen zoologischen Institut einige Axolotl nach dieser Richtung zu untersuchen. Diese Thiere verschlucken Glasperlen, Holzstückchen, Tuchläppchen, welche man auf dem Wasser schwimmen lässt, unterschiedlos, ohne dass sie sich in einem besonderen Hungerzustand befinden. Erst nach Tagen werden die unverdaulichen Gegenstände durch einen Brechact wieder ausgestossen.

Das normale Thier wird durch die Gesichtswahrnehmung eines sich bewegendes Körpers veranlasst, auf denselben Jagd zu machen; wir wissen schon, dass der Reflex durch Eindrücke der Hautsensibilität ausgelöst werden kann, falls die Erregbarkeit des Centrums sehr angewachsen ist, wie dies der Fall ist nach der Durchschneidung der Medulla oblongata. Es fragt sich, ob ein normales blindes Thier den Verlust der Gesichtswahrnehmung ersetzen kann.

Eine grosse Zahl von Fröschen, denen die Augen enucleirt oder die Optici durchschnitten waren, starben nach Monaten Hungers, ohne jemals reichlich vorhandene Nahrung ergriffen zu haben. Endlich gelang es aber doch zu beobachten, dass auch blinde Thiere wenigstens Regenwürmer zu fangen vermögen. Dass dies auch in der Freiheit möglich ist und blinde Thiere auch hier fortkommen können, beweist ein Frosch, welcher in sehr gutem Ernährungszustande gefangen wurde, obwohl ihm beide Augen fehlten und die Augenhöhlen längst durch Narbengewebe geschlossen waren.

Demnach ist es erwiesen, dass das Auge ersetzt werden kann, wesentlich wohl durch den Tastsinn; dafür, dass Gehör und Geruch die Stelle der Augen übernehmen können, liegt mir keine beweisende Beobachtung vor. Dass bei diesem Ersatz der Gesichtsempfindungen das Grosshirn eine Rolle spielt, ist wahrscheinlich — wenigstens ist es mir nicht gelungen, einen Frosch, welcher ausser seinem Grosshirn noch die Augen verloren hatte, zum selbständigen Fressen zu bringen. Ebenso wenig konnte festgestellt werden, dass Thiere, welche Grosshirn und Mittelhirn und damit auch die Sehfähigkeit verloren hatten, selbständig fressen; sie zeigten auch nicht den einfachen Schnappreflex, wie die Thiere nach querer Durchtrennung der Medulla oblongata.

Wenn diese Beobachtungen wirklich Ausfallserscheinungen darstellen, so machen sie die vollständige Analogie deutlich, welche zwischen den Innervationsvorgängen bei der Begattung und der Nahrungsaufnahme besteht. Nur scheint das Grosshirn bei der letzteren eine bedeutsamere Rolle zu spielen. Darauf weist der Umstand hin, dass es, wenn überhaupt, so jedenfalls schwerer gelingt, einen blinden

Frosch ohne Grosshirn zur Nahrungsaufnahme zu bringen, als einen blinden, aber sonst normalen. Ferner ist es sehr wohl möglich, dass bei freier Concurrenz um die vorhandene Nahrung das Thier ohne Grosshirn unterliegt, da es den Anschein hat, als müsste der Hungerzustand bei dem letzteren schon einen höheren Grad erreicht haben, ehe der Schnappreflex in Thätigkeit tritt. So hätten wir in dieser Erschwerung der Nahrungsaufnahme durch die Exstirpation des Grosshirns die erste Andeutung jener schweren Störungen dieses wichtigen Lebensvorganges, wie wir sie bei höheren Thieren finden werden.

Kehren wir jetzt zu jener Frage zurück, welche schon oben berührt wurde. Lässt sich durch Beobachtung feststellen, dass die geschilderten nervösen Vorgänge von Bewusstsein begleitet sind, und zwar bei dem normalen Thier, dann etwa auch bei dem entgrosshirnten?

Es ist ohne Weiteres klar, dass nicht die Zweckmässigkeit einer Bewegung an sich ein Beweis für Bewusstsein ist, sondern wir nehmen dasselbe nur an, wo wir uns der Ueberzeugung nicht erwehren können, dass das handelnde Wesen sich selbst einen Zweck gesetzt hat. Für das Bewusstsein finden wir nur ein Kennzeichen ausser unserer Selbstbeobachtung, das ist die „Ausdrucksbewegung“. Der Name besagt, dass es sich um Bewegungsvorgänge handelt, welche für uns ausnahmslos mit einem Bewusstseinsvorgang, einem Gefühl oder Affect begleitet sind.

Wie steht es damit bei unserem Frosch?

Meine Beobachtungen und Versuche haben nach dieser Richtung nur negative Resultate ergeben, ich verzichte deshalb darauf, sie im Einzelnen mitzutheilen.

Weder für Bewusstseinsvorgänge des Gefühls-, noch der Vorstellungssphäre haben sich sichere Ausdrucksbewegungen bei dem normalen Versuchsthier auffinden lassen. Nur Andeutungen eines quantitativen Unterschieds in der Leistungsfähigkeit hat die Vergleichung normaler Thiere mit solchen, welche das Grosshirn verloren hatten, ergeben. Die intacten Thiere waren möglicherweise durch die Gefangenschaft dahin beeinflusst, dass bei der Beobachtung ihre Leistungsfähigkeit nicht zur vollen Geltung kam und also etwas zu niedrig angeschlagen wurde. Dem gewonnenen Resultate aber entspricht die niedrige morphologische Entwicklung des Grosshirns.

Im Wesentlichen lassen sich alle Lebensäusserungen des Frosches nach dem Schema des Reflexmechanismus ohne Zwang begreifen. Das Grosshirn hat noch keinen für unsere Beobachtung sicheren Einfluss gewonnen.

c) Reptilien.

Das Vorderhirn der Reptilien bietet gegenüber dem der Amphibien vor Allem eine weitere Differenzirung der Mantelsubstanz. Es tritt bei diesen Thieren zuerst eine unzweifelhafte Hirnrinde auf und die ersten markhaltigen Stabkranzfasern.¹⁴⁾

Die Mannigfaltigkeit dieser Thiergruppe in biologischer Beziehung verheisst für eine vergleichend physiologische Untersuchung werthvolle Resultate. Leider werden die Operationen an dem Gehirn dieser Thiere durch die ungemeine Sprödigkeit der Knochen, welche wie Glas splintern, erschwert.

Wegen der anatomischen Lagerung der einzelnen Hirntheile zu einander werden bei der Abtragung der Grosshirnhemisphären sehr leicht die Nn. optici mit durchschnitten.

Unsere Beobachtungen beschränken sich bis jetzt auf entgrosshirnte Nattern verschiedener Species, welche 4—6 Wochen die Abtragung des Grosshirns überlebten. Bei einigen der Thiere wurden die Optici bei der Operation mit durchschnitten, bei anderen fanden sich bei der Section secundäre Veränderungen in denselben, wahrscheinlich waren sie bei der Operation ebenfalls verletzt.

Ueber das Sehvermögen entgrosshirnter Nattern vermag ich deshalb nichts auszusagen, meine Thiere waren wegen der Läsionen der Sehnerven blind. Obwohl aber ausser dem Grosshirn das Sehvermögen verloren gegangen war, zeigten unsere Thiere eine fast normale Fülle von spontanen Bewegungen, sobald die erste Woche nach der Operation überstanden war. Bald tummelten sie sich im Wasser, bald lagen sie zusammengerollt wie ihre normalen Genossen auf einem sonnebeschienenen Fleckchen. Frösche ohne Grosshirn sind weit weniger zu spontanen Bewegungen aufgelegt. Dieser sehr augenfällige Unterschied dürfte darauf beruhen, dass die Nattern mit grosser Virtuosität ihre Zunge als Tastorgan benutzen. Das lebhafte Spiel der langen gespaltenen Zunge scheint das Augenlicht in vielen Beziehungen ersetzen zu können. Es hat durch den Verlust des Grosshirns nichts eingebüsst. Während der Zeit der Häutung, an welcher sich die obere Lage der Cornea theiligt, werden die Nattern alle wohl nahezu vollständig blind, dann sind sie auch unter physiologischen Verhältnissen genöthigt, ihren Tastsinn ausgiebig zu gebrauchen. Nicht ohne Bewunderung kann man beobachten, wie die Schlangen ohne Grosshirn auch unter den schwierigsten Verhältnissen ihre Tastempfindungen zu verwerthen wissen.

Zur Demonstration dieser Fähigkeit verwandten wir eine gut

geglättete (nicht polirte) Holzstange von der mittleren Dicke unserer Versuchsthiere, welche wie ein Bratspiess um ihre Längsaxe drehbar in einem Stativ angebracht ist, oder eine eben solche zwischen zwei Fäden freihängend als Trapez. Hängt man ein normales Thier irgend wie quer über diese Vorrichtungen, so lässt es sich aus jeder beliebigen Höhe meist sofort herunter fallen und sucht zu entkommen. Anders die entgrosshirnten. Hängen sie mit dem Schwanzende über die Stange, so erklettert das Kopfende, den eigenen Leib zur Führung und Stütze benutzend, sehr geschickt und sicher die Stange; sind sie mit dem Kopfende aufgehängt worden, so kriecht dieses auf der oberen Fläche der Stange weiter und zieht den herabhängenden Schwanz allmählich nach sich. Ganz oben angekommen, kriechen sie eine Weile auf der Stange hin und her, endlich rollen sie sich auf derselben ein. Dreht man nun die Stange um ihre Axe, oder lässt sie an ihren Fäden schwingen, so weiss das Schlangenconvolut mit grösster Sicherheit, ohne sich zu lösen, das Gleichgewicht zu halten. Wird die Bewegung zu schnell, so löst sich die Verschlingung und nun nimmt das Thier die verschiedensten Stellungen auf der bewegten Unterlage ein und kämpft so mit bestem Erfolge für die Aufrechterhaltung des Gleichgewichts. Nur durch plötzliche Veränderungen der Bewegungsform gelingt es, dasselbe zu Fall zu bringen.

Solche Beobachtungen zeigen einmal, wie erwähnt, den hohen Grad von Verwerthung der Tastempfindungen nebst der ungestörten Function aller auf die Erhaltung des Gleichgewichts und den Gebrauch der Musculatur bezüglicher Apparate, daneben aber auch einen tiefgreifenden Unterschied zu dem Verhalten der Thiere mit intactem Gehirn. Ein solches lässt sich auf den geschilderten Kampf um das Gleichgewicht überhaupt nicht ein, sondern flieht. Das Gleiche thut eine blinde, sonst unverletzte Ringelnatter. Beide Thiere lassen unzweifelhafte Ausdrucksbewegungen beobachten, welche uns zwingen, den Thieren Affecte zuzugestehen. Wir können uns der Annahme nicht entziehen, dass die Natter, welche bei unserem Anblick eiligst ihrem Bau zueilt, „fürchtet“, weil wir uns die eigenthümliche Form ihrer überstürzten Fortbewegung als Flucht deuten. Wir berühren unbemerkt eine ruhende Natter — unter eigenthümlichen zischenden Lauten fährt der Kopf, oft mit weit aufgerissenem Rachen, auf unseren Finger zu und sucht ihn zu packen. — Das Bild der Wuth!

Von solchen Ausdrucksbewegungen war nun bei unseren entgrosshirnten Schlangen nichts mehr zu bemerken. Deshalb, so scheint

es, fällt der oben geschilderte Versuch so schön aus. Er würde also zeigen, dass das Thier auf das Feinste seine Lagerung den gegebenen Verhältnissen anpasst im Experiment ganz so, wie etwa in der Freiheit auf irgend einem schwanken Baumzweige, weil weder der Experimentator, noch die ungewohnte Umgebung ihm Furcht erregt. „Zu fürchten“ war demnach eine Function seines Grosshirns.

Der Versuch erinnert lebhaft an die auffallende Sicherheit der Bewegung schlafwandelnder Menschen; auch ihnen fehlt die Furcht. Diese Parallele wird noch dadurch näher gelegt, dass die Ringelnatter mit intactem Gehirn zu einer bestimmten Zeit des Winterschlafes sich bei dem Versuch genau so verhält, wie oben von der Natter ohne Grosshirn angegeben.

Auf der Drehscheibe führen die entgrosshirnten Nattern sehr schön jene eigenthümlichen Kopfbewegungen aus, deren Abhängigkeit von der ungestörten Function der halbzirkelförmigen Kanäle, der Acustici und ihres Ursprungsgebietes in der Medulla oblongata für die Frösche an einer anderen Stelle nachgewiesen wurde. Es wurde dort ¹⁰⁾ gezeigt, dass Frösche ohne Grosshirn sich diesem Versuch oft durch einen Sprung von der Drehscheibe entziehen, dass dieser Reflex am besten zu erhalten ist, wenn ausser dem Grosshirn noch das Mittelhirn zum Theil entfernt ist, weil dann die Bewegung der Unterlage von allen Antwortsbewegungen am leichtesten jenen Reflex auslöst. Dies lässt für unsere Nattern den Verdacht aufkommen, dass bei ihnen in diesem Punkte nicht das reine Bild des Grosshirnverlustes vorliege, sondern noch Hemmungserscheinungen mitsprächen. Bei den Vögeln bestehen günstigere Verhältnisse für die Operationen und es lässt sich für sie genauer feststellen, welchen Einfluss der Ausfall der Grosshirnfunctionen auf die Ausdrucksbewegungen des Thieres hat. Vor der Hand müssen wir uns für die untersuchten Reptilien damit begnügen, festgestellt zu haben:

1. dass nach Verlust des Grosshirns spontane Bewegungen erhalten bleiben;
2. dass die Verwerthung der sensiblen Erregungen, welche durch die hinteren Rückenmarkswurzeln gebildet werden, bei den Bewegungen in normaler Weise vor sich geht — für die Erregungen des Opticus und Acusticus als Hörnerv fehlen uns Beobachtungen;
3. dass die Reptilien zuerst unzweifelhafte Ausdrucksbewegungen für Bewusstseinsvorgänge beobachten lassen und dass diese mit dem Grosshirn verloren zu gehen scheinen.

d) Vögel.

Mit dem Vogelgehirn beginnt das Vorderhirn schnell durch Masse und Gestaltung in den Vordergrund zu treten. Die grossen Hemisphären haben eine wohl entwickelte Rindenschicht, die Corpora striata bilden die Hauptmasse, die Mantelsubstanz tritt dagegen an Umfang zurück, während bei den Säugethieren dieses Verhältniss umgekehrt ist. Das Grosshirn besitzt mehrere markhaltige Fasersysteme und ist durch solche mit dem Zwischen- (Mittel-) Hirn verbunden. Die eigenthümliche Gestaltung des letzteren (die Lobi optici) ist den Vögeln mit den Amphibien und Reptilien gemeinsam und bildet einen wesentlichen Unterschied gegenüber dem Säugethiergehirn.

Die Taube ist das klassische Versuchsthier für die Exstirpation des Grosshirns seit Rolando und Flourens. Die Literatur über das Verhalten der entgrosshirnten Tauben habe ich an einer anderen Stelle ¹⁵⁾ zusammengestellt. Meine eigenen Beobachtungen führten mich zu Resultaten, welche im Widerspruch stehen mit den Angaben von Flourens und Munk ¹⁶⁾, dagegen im Wesentlichen übereinstimmen mit der Schilderung von Magendie, Longet und zuletzt von Stefani ¹⁷⁾. Neuerdings hat Fasola ¹⁸⁾ in einer umfangreichen Untersuchung, welche vorzüglich das Sehvermögen der Tauben ohne Grosshirn betrifft, unabhängig das gleiche Resultat erhalten. Nur in der Deutung der Befunde weichen die Autoren von einander ab.

Munk, welcher wie Flourens behauptete, dass der Verlust des Grosshirns die Tauben dauernd und vollständig blind mache, hat gegen die von mir mitgetheilten Sectionsprotokolle eingewandt, dass es nicht ausgeschlossen sei, dass mikroskopische Reste der Rinde aus dem Gebiet seiner Sehsphäre bei meinen entgrosshirnten Tauben zurückgeblieben seien. Dieser naheliegende Einwand wird aber dadurch widerlegt, dass ich die vollständige Entfernung des ganzen Grosshirns der Taube, was schon ohne Mikroskop mit aller Sicherheit constatirt werden kann, auch noch durch die mikroskopische Untersuchung von Schnittserien (welche aus anderen Gründen vorgenommen wurde) ganz sichergestellt habe. Nirgends habe ich Reste der Mantelsubstanz der Convexität der Grosshirnhemisphären entdecken können.

Die Beobachtung entgrosshirnter Tauben zeigt zuerst in der Thierreihe neben den zahlreichen wohlerhaltenen Functionen, welche bei den niederen Thieren das Interesse fesselten, deutlich nachweisbare

Ausfälle. Ein solches Thier ist der Spontaneität seiner Bewegungen nicht beraubt. Es ist im Besitz aller Bewegungsformen, aller seiner Sinne mit einziger Ausnahme des Geruchs. Dieser muss ausfallen, weil die nervöse Verbindung zwischen den peripheren Geruchsorganen und dem Centralorgan durch die Operation zerstört wird. Es sieht, es hört, es tastet, alle diese Sinneseindrücke wirken bestimmend auf die Bewegungen ein. Das Thier führt „Zielbewegungen“ aus, es fliegt von einem Gegenstand auf den anderen, über weite Räume mit erstaunlicher Sicherheit. Es unterscheidet zwischen Tag und Nacht, es schläft wie ein normales Thier. Es hungert, es dürstet, es beweist Geschlechtstrieb.

Ausser dem Geruchssinn ist also bei der Taube ohne Grosshirn weder eine motorische, noch sensible Function gelähmt. Die Folgen der Operation sind deshalb in einer Veränderung der Art jener animalen Verrichtungen des Centralnervensystems zu suchen. Achtet man bei dem Vergleich der Thiere mit und ohne Grosshirn auf diesen Punkt, so tritt der Verlust deutlich hervor. Alle Dinge der Aussenwelt sind für die Taube ohne Grosshirn raumerfüllende Körper, nach denen sie ihre Bewegungen einrichtet. Alle Reize werden prompt mit Bewegungserscheinungen beantwortet, welche der Intensität derselben angepasst sind. Das normale Thier leistet mehr. Es verleiht den Gegenständen der Aussenwelt eine sehr verschiedene Bedeutung, es unterscheidet Freunde und Feinde. Diese Unterscheidung wird für uns erkennbar durch charakteristische Ausdrucksbewegungen, welche wir auf Furcht und Zuneigung beziehen müssen und welche uns zwingen, bei dem normalen Thier ähnliche Vorstellungscomplexe anzunehmen, wie sie uns bewusst werden.

Das normale Thier beweist eine Persönlichkeit, für welche die Aussenwelt nach subjectiven Beziehungen geordnet ist. Das Thier ohne Grosshirn ist unpersönlich, ihm fehlt das „Bewusstsein“. Das war im Wesentlichen die Auffassung, zu der uns die Beobachtung von Tauben ohne Grosshirn geführt hat; wenn wir hier noch einmal auf diesen Gegenstand näher eingehen, so geschieht es, um den dem Grosshirn eigenthümlichen Einfluss auf die Lebensäusserungen der Taube näher zu bestimmen: einmal dadurch, dass wir den Localisationsbestrebungen Rechnung tragen und die Thiere mit nur theilweise zerstörtem Grosshirn beobachten, und zweitens die Störungen nach Grosshirnoperationen vergleichen mit dem Effect der Zerstörung anderer Hirntheile. Endlich wollen wir neben der Taube andere Vogelarten zum Vergleich heranziehen. Für die Klasse der Vögel sind solche vergleichende Untersuchungen unentbehrlich, weil inner-

halb derselben einmal sehr bedeutende biologische Unterschiede hervortreten (— Körner-, Fleischfresser, fliegende, laufende, kletternde Vögel etc.) und einzelne Organe eine sehr mannigfache Verwerthung gefunden haben, wie z. B. der Fuss, und zweitens die Entwicklung des Grosshirns selbst innerhalb der Klasse die grössten Fortschritte macht. Die vergleichende Anatomie gestattet heute nicht mehr wie zu Flourens Zeiten, von einem Repräsentanten ohne Weiteres auf die ganze Gruppe zu schliessen, da sie gelehrt hat, dass die Entwicklung des Thierreichs nicht in einer einfachen aufsteigenden Reihe erfolgt ist, sondern in Form eines sehr verzweigten Stammbaumes, dass ferner die Entwicklung einzelner Organe auf einzelnen Zweigen ganz unabhängig vor sich gehen und so auf ganz verschiedenen Stationen des grossen Thierstammbaumes zu sehr ähnlichen Formen gelangen kann. Die Abtrennung der Vögel von dem Wirbelthierstamm ist sehr früh erfolgt, die Entwicklung beider Klassen auf weite Strecken parallel. Man nannte solche auffallend übereinstimmenden Formen beider Parallelreihen früher Repräsentationen und stellte so Papageien und Affen, Raubvögel und Raubthiere zusammen. — Dieser Umstand kann für die vergleichende Physiologie des Grosshirns von grösstem Vortheil werden, falls sich ein solcher Parallelismus in der Grosshirnfunction zwischen verschiedenen Vögel- und Säugethiergruppen herausstellen sollte.

1. Das Sehen der Vögel ohne Grosshirn.

Der Gesichtssinn ist bei den Vögeln der bestentwickelte Sinn, für ihr Leben der wichtigste. Geruch, Geschmack treten ganz in den Hintergrund und die Ausbildung des Gehörs ist eine sehr geringe. Ein blinder Vogel zeigt deshalb zu allen Zeiten ein sehr charakteristisches Verhalten; an anderer Stelle habe ich dasselbe genauer geschildert. Die übrigen Sinne vermögen nicht den Ausfall des Gesichtes auch nur einigermaassen zu verdecken, während blinde Kaninchen, blinde Hunde und vor Allem blinde Katzen in einem so hohen Grade den Verlust durch die Thätigkeit der anderen Sinne ersetzen, dass es ganz besonderer Maassnahmen bedarf, um die Blindheit nachzuweisen. Deshalb eignen sich gerade die Vögel vor Allem zum Studium des centralen Sehapparates.

Eine Taube ohne Grosshirn ist nicht blind, das lehrt der oberflächliche Vergleich mit einer normalen, aber geblendeten Taube. Sie orientirt sich im Raum mit normaler Sicherheit durch Gesichtseindrücke, und diese müssen eine normale Schärfe besitzen, weil die Bewegungen auf das Genaueste nach denselben eingerichtet werden.

Wenn eine Taube aus 8—10 m Entfernung gerade auf einen thaler-grossen Knopf zufliegt, ohne jede überflüssige Bewegung ihr Ziel erreicht und auf demselben festen Fuss fasst, so muss sie jenen Knopf vollkommen scharf gesehen und seine Lage im Raum richtig erkannt haben. Es ist also nicht gestattet, an der Schärfe der Gesichtswahrnehmung zu zweifeln, das Sehvermögen der Taube ohne Grosshirn als „amorph“ zu bezeichnen, und anzunehmen, dass es erst im Grosshirn bestimmte Gestalt gewinnt, wie dies ein Vermittlungsversuch der italienischen Schule thut. Diese objectiv nachweisbare Schärfe der Gesichtseindrücke erlaubt noch keinen Schluss auf das subjective Empfinden des Thieres. Es kann sein, dass dieses gestaltlos ist, es kann aber auch sein, dass das Thier subjectiv blind ist. Wir sind zu der letzteren Annahme geneigt und meinen, dass selbst diese Ausdrucksweise noch nicht scharf den Zustand bezeichnet. Eine normale augenlose Taube scheint auch subjectiv blind zu sein, ihr Verhalten im Raum scheint das auszudrücken. Eine augenlose und ent-grosshirnte Taube zeigt ein dafür charakteristisches Verhalten nicht mehr, sie ist nur objectiv blind. Eine Taube, welche nur das Grosshirn verloren hat, sieht objectiv; es fehlt ihr aber wahrscheinlich jede subjective Vorstellung ihres Zustandes.

Zu dieser Auffassung drängt die nähere Beobachtung der Art, wie verschiedene Gesichtseindrücke auf das Thier ohne Grosshirn wirken. Am einfachsten tritt die veränderte Reaction des Thieres vielleicht zu Tage bei einer Antwortbewegung, welche sehr geläufig ist und gemeinbin schon zu den Reflexen gerechnet wird: es ist dies das Blinzeln mit den Augen und schnelle Zurückfahren mit dem Kopfe, welches alle höheren Wirbelthiere und auch sehr deutlich die Tauben zeigen, wenn sich dem Auge schnell ein Gegenstand nähert, ohne noch dasselbe zu berühren. Diese Antwortbewegung fehlt bei kleinen Kindern noch zu einer Zeit, wo schon unzweifelhaft scharfe Gesichtswahrnehmungen stattfinden, sie fehlt auch bei tief Blödsinnigen, z. B. bei vorgeschrittener *Dementia paralytica*. Der Vorgang wird zu den Reflexen gestellt, weil er „unbewusst“ abläuft und das Bewusstsein erst nachträglich die Leistung des Reflexes billigt. Meynert nimmt an, dass diese Innervationsbahn durch das Grosshirn (Cortex) „bewusst“ eingeübt werde und später ein sub-corticales Centrum den zum Reflex gewordenen Vorgang vermittele. Es wäre dies ein Beispiel von dem Wandern der centralen Verrichtungen im Gehirn. Die eigene Beobachtung lehrt, dass die Lösung des Reflexes von dem Bewusstsein keine vollständige ist, dass nur der Innervationsvorgang schneller abläuft, als der zugeordnete

Bewusstseinsvorgang; dieser kommt zu spät, um sich als Quelle der Bewegung, als Wille, darstellen zu können. Die Vorstellung der Gefahr, welche den Gesichtseindruck begleitet, kommt allein deutlich zum Bewusstsein. Fahren wir also einer normalen Taube schnell mit der Hand gegen das Auge, ohne es zu berühren, so schliesst sie schnell das Auge und fährt mit dem Kopf oder dem ganzen Körper zurück, und, ist sie nicht gefesselt, so flieht sie. Wir nehmen keinen Anstand, nach eigener Erfahrung zu sagen: Unsere Bedrohung des Auges erzeugt die Vorstellung der Gefahr, das Gefühl der Furcht; und deuten somit die Bewegung als „Ausdrucksbewegung“.

Die Taube ohne Grosshirn sieht auch die Bedrohung, sie weicht auch vor unserer Hand zurück, aber nicht anders, wie vor einem ruhenden Gegenstande, einem Hinderniss. Es fehlt der plötzliche Schluss des Auges, sonst ist es wohl dieselbe Bewegung, welche auch das normale Thier ausführt, aber weit ruhiger, ich möchte sagen — leidenschaftslos. Die Heftigkeit der Bewegung bei der normalen Taube erinnert uns an unser Verhalten, wenn wir fürchten. Die Furcht übertreibt die Gefahr. Aus dem reflectorischen Ausweichen vor einem Hinderniss macht das Grosshirn die Ausdrucksbewegung der Furcht. Dieselbe ist unwillkürlich, aber doch an das Grosshirn gebunden. Es spielt eine subjective Beziehung des Thieres zur Aussenwelt mit, deren Fehlen bei dem Thiere ohne Grosshirn durch die Veränderung der Antwortsbewegung verrathen wird.

Dem gleichen Defect begegnen wir auf Schritt und Tritt, wenn wir weiter das Verhalten der operirten Taube gegen die Dinge der Aussenwelt beobachten. Es macht keinen Unterschied, ob irgend ein lebloser Körper, ob der Kächer, mit dem die Taube vor der Operation gefangen wurde, ob ein Hund, eine Katze oder ein Raubvogel sich auf der Retina der Taube ohne Grosshirn abbildet, das Verhalten wird dadurch stets in der gleichen Weise abgeändert, es sind das Alles nur Hindernisse, welche entweder vermieden oder überklettert oder auch beim Fluge als Ruhepunkte erstrebt werden.

Eine solche Taube ist demnach nicht blind, aber im vollsten Maasse seelenblind (Munk) in der allgemein angenommenen Bedeutung des Wortes. Sie sieht scharf, aber erkennt nicht die Bedeutung der Gegenstände, welche dieselben für die normale Taube haben. Sie sieht reflectorisch. Goltz, welcher die analogen Beobachtungen am Hunde zuerst gemacht hat, nannte den Zustand „Gehirnsehwäche“. Diese Bezeichnung ist deshalb der von Munk eingeführten vorzuziehen, weil sie eine physiologische ist.

Das Sehvermögen entgrosshirnter Hühner, Saatkrähen, Eulen und Falken zeigt den gleichen Charakter wie bei den Tauben.

Zu der Thatsache, dass die Vögel ohne Grosshirn nicht blind sind, steht in auffallendem Widerspruch die ebenso sichere Beobachtung, dass die genannten Vögel nach Exstirpation nur einer Grosshirnhemisphäre für die Dauer auf dem gekreuzten Auge nicht nur die beschriebene Grosshirnsehschwäche zeigen, sondern vollkommen blind erscheinen. Sie rennen mit der betreffenden Seite gegen Hindernisse an. Nur der Pupillarreflex bleibt ungestört. Schon Lussana und Lemoigne fiel dieser Widerspruch auf. Derselbe geht noch weiter: exstirpiert man jetzt der Taube das Auge derselben Seite, auf der die Grosshirnhemisphäre entfernt wurde, so wird das vorher blinde Auge wieder sehend und zwar vollkommen, mit normalem Vermögen, die Körper nach ihrer Bedeutung zu unterscheiden. Dieses Experiment ist absolut constant in seinem Erfolg und sehr überraschend; Stefani und wir haben es neuerdings immer wieder bestätigen können. Den scheinbaren Widerspruch scheint folgende Deutung am einfachsten zu lösen. Die Sehreflexe spielen bei der entgrosshirnten Taube so lebhaft, weil die Reflexerregbarkeit des centralen Nervensystems durch den Fortfall des Grosshirns gesteigert ist. Man hat deshalb ganz allgemein von einer reflexhemmenden Wirkung des Grosshirns gesprochen. Diese allgemeine Steigerung der Reflexe tritt bei der Taube nur ein nach vollständiger Exstirpation des Grosshirns oder doppelseitigen Verletzungen desselben, nicht halbseitig nach einseitiger Operation. Damit die normalen Retina-Erregungen im intacten centralen Nervensystem auf das Mittelhirn erregend wirken, müssen sie eine Verstärkung erfahren. Dies geschieht im Grosshirn und ist vielleicht das physiologische Correlat für die Aufmerksamkeit. Fehlt der Taube die eine Grosshirnhemisphäre, so ist sie auf dem gekreuzten Auge blind, weil diese Verstärkung der Retina-Erregungen für dieses Auge fehlt, das Mittelhirn auf die nicht adäquaten Reize nicht anspricht. Die erhaltene Hemisphäre nebst dem zugehörigen Lobus opticus sind vollauf durch das ihnen zugeordnete Auge beschäftigt, wird dieses entfernt, so kann von dem erhaltenen Auge (vermittelt der Commissur zwischen beiden Lobi optici?) die normale Gehirnseite innerviert werden, die Grosshirnhemisphäre kann jetzt auch dem gleichseitigen Auge seine Aufmerksamkeit zuwenden.

Nach dieser Auffassung der in Rede stehenden Versuche ist jedes Auge mit der gekreuzten Grosshirnhemisphäre verbunden, der totalen Kreuzung der Sehnerven der Vögel entsprechend. Für eine

centrale Umkreuzung haben wir keinen physiologischen Beweis bringen können. Nach einseitiger Exstirpation des Grosshirns betraf die Blindheit bei allen Versuchsthieren (Tauben, Hühnern, Saatkrähen, Eulen, Falken) stets die ganze Retina und verschwand nach Enucleation des anderen Auges wieder, ohne ein nachweisbares Skotom zu hinterlassen.

Diese Wiederherstellung des Sehvermögens nimmt einige Tage in Anspruch. Sehr elegant fällt das Experiment bei Eulen oder Falken aus.

Eine Schleiereule wurde über ein Jahr nach der Entfernung der linken Grosshirnhemisphäre beobachtet. Das rechte Auge war während der ganzen Zeit vollkommen blind, die Pupillenreaction erhalten. Mit Streifen Pferdefleisch konnte man sich Tag für Tag überzeugen, dass die Gesichtsräume beider Augen durch eine Ebene getrennt sind, welche mit der Medianebene des Thieres zusammenfällt. Bei der Jagd auf Mäuse kommt diese scharfe Trennung ebenfalls sehr deutlich zur Beobachtung. Hat das verfolgte Thierchen plötzlich die Medianlinie des Gesichtsfeldes nach rechts überschritten, so ist es für den Verfolger verschwunden und die Verwunderung desselben sehr ergötzlich anzusehen. Nachdem dieser Zustand ein Jahr lang constant geblieben, wurde das linke Auge enucleirt. In den ersten 8 Tagen erschien das Thier zuerst blind, dann seelenblind, in der zweiten Woche wurde die Jagd auf die Mäuse mit dem gleichen Erfolge wie vorher ausgeführt. Eine Sehstörung war nicht mehr zu demonstrieren.

Genau so war der Erfolg der Beobachtungen an Falken und Saatkrähen: vollständige Hemianopsie nach Exstirpation einer Grosshirnhemisphäre, welche nach Verlust des anderen Auges spurlos verschwindet.

Dieses Ergebniss steht im Widerspruch mit den Angaben von Munk und auch Fasola, welche Beide für die Taube eine physiologische partielle Kreuzung der Sehfasern vermuthen. Sie stützen sich dabei wesentlich auf die Wiederkehr des Sehvermögens nach einseitiger Operation für das zugehörige Auge, wenn das andere enucleirt ist. Nach dem soeben Ausgeführten sind aber diese Beobachtungen nicht eindeutige, sondern mit der totalen Kreuzung der Sehbahnen, wie uns scheint, besser vereinbar, da nur diese ohne Zwang die unzweifelhafte vollständige Hemianopsie nach einseitiger Exstirpation des Grosshirns erklärt.

Munk ist, wesentlich auf ältere Beobachtungen von Blaschko gestützt, geneigt, auch für die Taube ein umschriebenes Rindenseh-

centrum an der Oberfläche des Hinterhauptslappens, welches von beiden Augen Retinatheile projecirt enthalte, anzunehmen.

Fasola hat sich von dem Sehvermögen entgrosshirnter Tauben ausgiebig überzeugt, nimmt aber an, dass erst im Grosshirn dieses gewissermaassen amorphe Sehen scharf bestimmt werde, und zwar in einem Sehcentrum der Rinde des Hinterhauptstheiles von nicht begrenzter Gestalt. Wir können uns mit diesem Vermittlungsversuch nicht einverstanden erklären. In Pflüger's Arch. Bd. XLIV. Taf. III, Fig. 3 und 4 ist das Gehirn einer Taube abgebildet, welche noch mit Verständniss sah, obwohl sie das ganze Grosshirn bis auf die frontalen Spitzen verloren hatte. Um genauer das erhaltene Sehvermögen zu bestimmen, wurden noch mehrere Thiere der gleichen Operation unterzogen und bis zu einem Jahre beobachtet. Hier nur ein Beispiel! Bei der Section genau der Befund, wie er an der angeführten Stelle abgebildet ist.

Taube, Nr. 56. Operation im Februar 1890; getödtet im Januar 1891. Am 2. Tage nach der Operation werden Hindernisse sicher vermieden, Bedrohungen der Augen nicht beachtet, ebenso wenig sind durch Raubvögel, Hunde, den Käsender Ausdrucksbewegungen der Furcht zu erzeugen; die Nahrung bleibt unbeachtet, die Taube muss gefüttert werden. Am 4. Tage geht sie in gerader Linie auf den Fressnapf zu und frisst spontan, wird nicht mehr gefüttert. Am 10. Tage ist sie sehr munter, sucht einzelne Erbsen vom Boden auf, findet einzelne Reiskörner auf weisser Unterlage mit absoluter Sicherheit. Sie duckt sich lebhaft bei Annäherung der menschlichen Hand, reagirt deutlich auf Bedrohung der Augen, wenn auch nicht so lebhaft wie normal. Die weitere Beobachtung des Thieres in einem geräumigen Stalle ergab neben dem wohlerhaltenen Sehvermögen ausgesprochene Störungen, wie bei vollständig entgrosshirnten Tauben. Mit dem übrigen Taubenvolk lebte unser Thier ohne Freundschaft und ohne Feindschaft; meist sass es allein auf irgend einer Stange, auch des Nachts, — paarte sich nicht. Trat man zur Zeit der Fütterung in den Taubenstall oder zeigte sich nur an der Gitterthür, so kam die Taube gewöhnlich geradlinig angefliegen und war sehr oft die erste auf dem Futterplatz. Sie kannte also den Menschen so gut wie ihre normalen Genossen, während sie aber vor der Operation sehr scheu gewesen, war sie jetzt vollkommen zahm. Vor der sie haschenden Hand duckte sie sich zusammen und flog einige Schritte, wie das gezähmte Tauben zu thun pflegen, liess sich dann aber ohne Widerstand fangen und kletterte ohne Scheu an dem Menschen herum, das Futter suchend, welches sie ihm aus der Hand frass.

Während die übrigen Tauben vor einigen Hühnern, welche mit ihnen zusammengehalten werden, grosse Furcht an den Tag legen und auf dem Futterplatz in grosser Hast und stets zur Flucht bereit die Körner aufpicken, um den Angriffen der neidischen Hühner zu entgehen, frisst diese ganz unbekümmert, und wird sie von den Hühnern angegriffen, so weicht sie aus, fliegt auch wohl davon, verräth aber auch dann keine

Furcht. Bis zum Juli 1890 blieb dieser Zustand unverändert, die Taube war um diese Zeit sehr wohl genährt und sehr munter. Da wurde sie von einem Papagei, welcher seinem Käfig zufällig entsprungen war, angegriffen und ihr die Spitze des Schnabels abgebissen. Mit dem verstümmelten Schnabel konnte sie jetzt nicht mehr allein fressen und wurde deshalb gefüttert. Liess man das Thier jetzt 24 Stunden hungern, so pickte es wohl nach dem hingestreuten Futter, aber ohne Erfolg.

Als die Schnabelwunde längst verheilt und vollständig verhornt war, lernte die Taube doch nicht wieder selbständig fressen, obwohl sie hier und da nach den Körnern pickte und auch gelegentlich eins oder das andere verschluckte, sondern liess sich, wie es scheint, freiwillig füttern. Sie war nicht im Stande, unter den etwas schwierigeren Verhältnissen das Fressen wieder zu erlernen. An den Menschen schloss sie sich jetzt noch enger an. Wenn sie einmal in einer entfernten Ecke des Stalles den Eintritt desselben nicht gleich bemerkte, so war sie durch Pfeifen oder Klappern mit den Erbsen sofort herbeizulocken, setzte sich auf den Wärter oder folgte ihm wie ein Hund durch das ganze Haus.

Es kann doch wohl kein Zweifel darüber bestehen, dass dieses Thier weder seelenblind, noch seelentaub war, obwohl es nur noch etwas von dem Frontalhirn besass, dass also eine Localisation der Grosshirnsehstörung in den Hinterhauptstheil des Grosshirns nicht zulässig ist.

2. Die Bedeutung der Lobi optici für das Sehen bei Tauben.

Der weitere Verlauf der Opticusfasern nach dem Eintritt des Tractus opticus in das Gehirn ist weder anatomisch, noch physiologisch bisher bei einem Wirbelthier mit Sicherheit bekannt.

Bellonci¹⁹⁾, wohl der neueste Autor auf diesem Gebiet, nimmt auf Grund seiner anatomischen Untersuchungen an, dass der Tractus opticus bei allen Wirbelthieren ausschliesslich in den Lobi optici, resp. den Corpora bigemina anteriora endige, dass auch alle Fasern, welche durch den Thalamus opticus, die graue Substanz des Ventrikelbodens verlaufen, doch endlich dorthin gelangen; nur einen Zusammenhang mit dem Thalamus opticus durch Seitenäste hält er bei einigen Formen für möglich.

Dem gegenüber steht die Ansicht anderer Autoren, welche die Tractusfasern ausser im vorderen Vierhügel auch im Thalamus opticus und selbst in der Medulla oblongata endigen lassen, so J. Stilling²⁰⁾ auf Grund von Zerfaserungspräparaten des menschlichen Gehirns. Für die Vögel hat Perlia²¹⁾ neuerdings nach Exstirpation eines Auges einen degenerirten Sehnervenfasernzug bis in die Medulla oblongata verfolgen können. Endlich hat C. v. Monakow²²⁾ auf Grund sehr eingehender Degenerationsversuche eine Darstellung des

ganzen centralen Sehapparates der Säugethiere gegeben, bei der das Corpus geniculatum externum und das Pulvinar neben dem vorderen Vierhügel die Centren darstellen, wo zuerst die Sehfasern durch zellige Elemente unterbrochen werden und die Verbindungsbahnen zum Grosshirn sich anschliessen.

Das Ergebniss der physiologischen Experimente war bisher kaum weniger widersprechend, wenn wir auch nur die Lobi optici der Vögel ins Auge fassen.

Flourens fand, dass die Zerstörung eines Lobus opticus bei der Taube das Auge vollständig blind mache und die Pupillarreaction auf demselben lähme, Verletzungen und unvollständige Zerstörungen derselben aber nur Blindheit des gekreuzten Auges ohne Störung in der Pupillarreaction bedingen. Longet bestätigt dies Ergebniss. Andere Autoren fanden nur die Blindheit nach Verletzung der Lobi optici wieder, vermissten aber die Wirkung auf die Pupillenreaction. Bechterew²³⁾ gab 1883 an, dass bei Tauben wie bei Säugern besondere centripetale Pupillarfaser im Nervus opticus verlaufen, vom Chiasma ab ungekreuzt den Opticusstamm verlassen, um am Boden des 3. Ventrikels zum gleichseitigen Oculomotoriuskern zu gehen. Dementsprechend soll bei der Taube Zerstörung eines Lobus opticus nur gekreuzte Blindheit machen, dagegen bei Mitzerstörung des darunter liegenden Gehirnstammes ausser gekreuzter Blindheit gleichseitige Pupillenerweiterung und Starre eintreten. Diese Versuche von Bechterew sind nicht eindeutig, seine ungekreuzte Pupillarbahn durchaus nicht genügend anatomisch gestützt, die Betheiligung des Oculomotoriuskerns an den Verletzungen nicht ausgeschlossen. Während sein Schema voraussetzt, dass der gleichseitige Oculomotoriuskern dem betreffenden Auge zugehört, hat Schulgin²⁴⁾ angegeben, dass die Oculomotoriusfasern dem gekreuzten Kerne entstammen. Für die Säugethiere hat Darkschewitsch²⁵⁾ anatomisch und physiologisch einen anderen Weg für die Pupillenfasern verfolgt.

Stefani fand schon 1881 nach Verletzung der Lobi optici der Taube nur Sehstörung, keine Veränderung der Pupillarreaction. 1887 hat er in seinem grösseren Werk¹⁷⁾ die verschiedenen Angaben der Autoren zusammengestellt. Neu und hier von besonderem Interesse ist die kurze Bemerkung, dass die Sehstörungen, welche er beobachtet habe, sehr ähnlich, wenn nicht völlig gleich seien den Sehstörungen nach Entfernung des Grosshirns.

Wie schon Flourens hervorhebt, ist die Blindheit und Pupillenstarre auf dem gekreuzten Auge nach vollständiger Abtragung eines

Lobus opticus bei der Taube die Folge der mit der Operation nothwendig verbundenen vollständigen queren Durchtrennung des Tractus opticus. Ist die Abtragung keine vollständige, so bleiben Opticusfasern erhalten; diese sollen für den Pupillarreflex genügen, aber unzureichend sein, um das eigentliche Sehen zu vermitteln: eine Erklärung, welche mit der Annahme besonderer Fasern im Opticus, die nur dem Pupillenspiel dienen, aber mit dem Sehen nichts zu thun haben, übereinstimmen würde. Es muss dann aber auffallen, dass bei den vielfachen sehr verschieden umfangreichen Verletzungen der Lobi optici immer vollständig die Sehfasern zerstört wurden, die Reflexbahn aber geschont blieb; dadurch würde man wie Bechterew zu der Annahme gedrängt, dass die letztere überhaupt im Lobus opticus selbst nicht getroffen werde. Enthält aber der Lobus opticus nur Sehfasern, so bleibt unverständlich, warum eine unvollständige Zerstörung desselben vollständige Blindheit zur Folge hat. Eher würde man vermuthen, dass schliesslich nur eine Sebstörung zurückbliebe, wenn man die Thiere genau und lange beobachtet. Stefani bestätigt diese Vermuthung. Es bleibt zu untersuchen, welcher Art diese Störung des Sehvermögens ist: ob es sich um eine qualitative Veränderung der Gesichtswahrnehmungen handelt, oder um Beschränkung des Sehens auf einen Bruchtheil der Retina oder der Opticusfasern. Um darüber entscheiden zu können, war zuerst das Verhalten einer Taube mit der zuletzt erwähnten Sebstörung genauer festzustellen. Es ist dies durch den Versuch Nr. 38 geschehen:

Am 15. Mai 1889 wurde einer grossen, schwarzen, ausgewachsenen Taube — Männchen — das rechte Auge enucleirt, die hintere Orbitalwand freigelegt. Hier schimmert deutlich durch den Knochen der rechte Tractus opticus hindurch. Mit einem feinen, passend gekrümmten, lancettförmigen Messer kann man denselben in seiner Mitte, indem man durch die dünne Knochenlamelle hindurchsticht, durchschneiden. In unserem Falle wurde ein schmaler hinterer Rand stehen gelassen. Jetzt verfügte die Taube nur noch über höchstens $\frac{1}{3}$ der Tractusfasern für das linke Auge.

Gleich nach der Operation änderte die linke Pupille fortgesetzt ihre Weite. Der Kopf zeigte horizontalen Nystagmus. Langsame Bewegung um die Höhenaxe nach links, schnelle zuckende Bewegung nach rechts bis in die Geradstellung. Das Thier hockte zusammengeduckt mit aufgeplustertem Gefieder auf einem Fleck.

17. Mai. Linke Pupille im Halbdunkel maximal erweitert, bei directem Lichteinfall verengt sie sich in normalem Grade. Der Nystagmus des Kopfes besteht fort und wird von einem horizontalen Nystagmus des linken Auges begleitet. Aufgescheucht geht die Taube ganz wie eine stockblinde mit einer ausgesprochenen Neigung sich links herumzudrehen. Zum selbständigen Auffliegen ist sie nicht zu bringen. In die Höhe geworfen flattert sie mit weit vorgestreckten gespreizten Füßen sofort zu

Boden, ganz wie eine blinde Taube. Sie frisst nicht von selbst, muss deshalb gefüttert werden.

17. Juni. Der Nystagmus von Kopf und Auge ist allmählich verschwunden, ebenso die Neigung zu Kreisbewegungen nach links. Die Pupillenreaction ist ganz normal, der Gang jetzt vollständig geradlinig; der Kopf wird ein wenig nach rechts gedreht getragen, noch immer vorgestreckt und gesenkt wie bei einer blinden Taube; der Gang ist ebenso vorsichtig tastend. Hindernisse werden nicht vermieden. Noch immer fliegt die Taube niemals spontan auf, in die Höhe geworfen flattert sie genau wie eine blinde zu Boden. Bisher hat sie nicht von selbst gefressen und wurde alle 2 Tage gefüttert. Heute wurde beobachtet, dass das Thier auf ein zufällig am Boden liegendes weisses Tuch geradenwegs zuging und in dasselbe hineinpickte. Das Tuch wurde mit einem Porzellanteller voll Wasser vertauscht; auch auf diesen geht die Taube aus etwa $\frac{1}{2}$ Meter Entfernung zu und säuft; wird der Teller weiter weggestellt, so findet sie ihn stets wieder, evident durch den Gesichtssinn. Auf dieselbe Weise wurde sie zum selbständigen Fressen gebracht. Auf den Boden gestreutes Futter blieb unbeachtet.

4. August 1889. Haltung, Gang, Flug genau wie bei einer blinden Taube. Durch Gesichtseindrücke, rasch genäherte Menschenhand, den Kächer, weisse wehende Tücher ist sie nicht zu einer Aeusserung der Furcht zu bringen, dagegen flieht sie mit deutlich ausgesprochener Angst bei der leisesten Berührung, ebenso auf plötzliche starke Gehörs Wahrnehmungen (in die Hände Klatschen). So aufgescheucht, flattert sie auch wohl einige Schritte geradlinig über den Boden hin, niemals aber fliegt sie zu einem der Gegenstände im Laboratorium, um dort festen Fuss zu fassen; stösst sie zufällig an einen solchen, so benimmt sie sich gerade so ungeschickt wie eine stockblinde Taube, der es auch sehr schwer fällt, dann einen Ruhepunkt zu finden; meist flattert die eine wie die andere an dem betreffenden Hinderniss herab zu Boden. Ebenso wie auch die blinde Taube hat sie wenig Neigung, sich freiwillig viel zu bewegen. Wenn man aber solche spontanen Wanderungen beobachtet, so scheint es doch oft, als ob das Thier, welches in Angst gegen alle Hindernisse anrennt, hin und wieder dieselben bei ruhiger Bewegung durch den Gesichtssinn wahrnimmt und vermeidet.

In auffallendem Gegensatz zu diesen Beobachtungen steht nun die normale Sicherheit, mit der die Taube jetzt auch einzelne verstreute Körner findet.

Dieser Zustand des Sehvermögens ist nun bis heute, 8. April 1891, unverändert geblieben, also bald 2 Jahre. Während dieser Zeit lebt das Thier in einem weitläufigen Stall mit vielen anderen Tauben zusammen.

Während es sein Futter mit normaler Sicherheit findet und in der Concurrenz um dasselbe wohl zu bestehen weiss — dafür zeugt der ausgezeichnete Ernährungszustand —, erscheint es bei seinen Bewegungen noch immer fast vollständig blind. Es lebt an den Fussboden gebannt, allein ohne mit dem übrigen Taubenvolk in Beziehung treten zu können. Im Frühjahr und Sommer zeigt der Tauber lebhaftes Brunst, folgt auch hier und da einige Schritte einer Taube unter lebhafter Gunstbewerbung, aber stets blieben Männchen mit zur Hälfte entferntem Grosshirn Sieger (ganz normale waren

nicht vorhanden). Noch heute ist es nicht sicher möglich, das Thier durch Gesichtseindrücke in Furcht zu versetzen; manchmal scheint es, als wenn von vorne und unten her auf Bedrohungen des Auges leidlich charakteristische Reaction von Furcht zu erhalten sei. Weder auf diesem Wege, noch sonst ist es gelungen, festzustellen, ob das Thier nur mit einem bestimmten Bruchtheil der Netzhaut und mit diesem normal sieht. Das normal deutliche Sehen des Futters am Boden und die eben erwähnte Furchtreaction auf Gesichtseindrücke von eben diesem Theile des Sehraumes her machen es wahrscheinlich, und auch die fast fehlende Orientirung im Raum würde wohl mit dieser Annahme vereinbar sein. Weitere Versuche und die anatomische Untersuchung der Präparate werden hier noch weitere Aufklärung schaffen.

Der geschilderte Versuch zeigt, dass die Beschränkung der Taube auf einen Bruchtheil aller Opticusfasern zur Folge hat eine vorübergehende Störung des Pupillarspiels, eine dauernde Aufhebung der Orientirung im Raum dagegen genügendes Sehvermögen übrig lässt, um in normaler Weise dem Futter nachzugehen.

Wir wenden uns nunmehr den Lobi optici zu.

Wenn auch die Ansichten der Anatomen über die Deutung der morphologischen Bestandtheile der Mittelhirnregion, welche die Lobi optici trägt, und dieser selbst noch sehr weit auseinandergehen, darin stimmen wohl Alle überein, dass die Decke der Lobi optici, wenn nicht alle, so doch einen wesentlichen Bruchtheil der Opticusfasern enthält, welche hier in der Rinde mit einem mehrschichtigen Apparat nervöser Zellen in Verbindung treten. Die Abtragung der Decke der Lobi optici wird also nothwendig einen grossen Theil der Opticusfaserausbreitung nebst den zugehörigen zelligen Elementen ausschalten.

Die Lobi optici der Taube springen halbkugelig an den Seiten des Gehirnstammes hervor und liegen in eigenen Gruben des Schädels. Diese sind von aussen leicht zu eröffnen. Wenn man zwischen Auge und Ohr eingeht und zuerst vorsichtig die Spongiosa abträgt, so schimmert bald mehr nach vorne der Lobus opticus durch, mehr nach hinten die halbzirkelförmigen Kanäle mit ihren Blutgefässen. Unter sorgfältiger Vermeidung dieser letzteren kann man leicht den Lobus opticus so weit freilegen, dass man ihn mit einem kleinen scharfen Löffel stückweise abtragen oder auch mit einer kleinen Drahtschlinge abschnüren und dann erst herauslöffeln kann. Die Operation kann vollkommen unblutig verlaufen.

Ist der Gehirnstamm selbst unverletzt geblieben und ebenso die halbzirkelförmigen Kanäle und ihre Gefässe, so hat die Operation keinerlei Bewegungsstörungen zur Folge. Die Verletzung des Gehirnstammes verräth sich durch Reitbahnbewegungen nach der entgegengesetzten Seite, welche übrigens mit der Zeit wieder voll-

ständig verschwinden können. Bei Verletzung der halbzirkelförmigen Kanäle treten die bekannten mannigfachen Bewegungsstörungen ein.

Da die Operation zum Theil im Dunkeln ausgeführt wird, ist bei derselben kein ganz genaues Bild von der Grösse der angerichteten Zerstörung zu gewinnen, erst die Autopsie liefert dasselbe. Die Operation wird von den Tauben ausgezeichnet ertragen. Wir haben sie Jahre lang dieselbe überleben sehen.

Nach der mehr oder weniger vollständigen Abtragung der Decke des einen Lobus opticus war in den meisten Fällen der Pupillarreflex auf beiden Augen unverändert, in einigen Fällen (3 von 20) war die Pupille des gekreuzten Auges in den ersten ein oder zwei Tagen nach der Operation maximal weit und starr, später blieb sie bei jedem Beleuchtungsgrad stets weiter, als die Pupille des anderen Auges, zeigte aber auf Wechsel der Beleuchtung sehr lebhaftere Veränderung. In diesen Fällen fehlte jedes Symptom einer Verletzung des Hirnstammes. Die eine der Tauben wurde vom März 1889 bis October 1890 beobachtet und zeigte stets das erwähnte Phänomen. Bei der Autopsie wurde makroskopisch ausser dem Defect in der Decke des Lobus opticus nichts gefunden — die mikroskopische Untersuchung steht noch aus. In keinem Falle erlitt die gleichseitige Pupille irgend welche Störung.

Alle einseitig operirten Thiere erschienen auf dem gekreuzten Auge blind, sie reagiren nicht auf Bedrohungen vor diesem Auge, rennen mit der betreffenden Seite gegen Hindernisse an etc. Hat man mehrere einseitig operirte Thiere in einem Käfig, in welchen nur von oben her Licht einfällt, so genügt ein Blick, um zu erkennen, auf welcher Seite jedes Thier operirt ist. Alle drehen sie nämlich den Kopf so, dass nur das sehende Auge für den Beobachter wahrnehmbar ist.

Eine Folge der Sehstörung ist die bei der Bewegung im freien Raum erkenntliche leichte Drehung des Kopfes derart, dass die Medianebene des Thieres das sehende Auge trifft. Sonst sind an den Thieren weder Motilitäts-, noch Sensibilitätsstörungen aufzufinden.

Ueber die Art der Sehstörung erhält man erst Aufschluss, wenn auch der zweite Lobus opticus in gleicher Weise zum Theil abgetragen ist. Erst dann tritt der Unterschied gegen die oben geschilderte Taube mit partieller Durchschneidung des Tractus opticus klar hervor.

Gleich nach der Operation schon erweisen sich die Thiere jetzt durchaus nicht als völlig blind. Die Haltung ist die der normalen Tauben, sie gehen im Zimmer munter unter sicherer Vermeidung

aller Hindernisse, nach wenigen Tagen beginnen sie sicher herumzufliegen. Dagegen gelingt es nicht, sie durch Gesichtseindrücke zu schrecken. Sie fürchten weder die Hand des Menschen, noch den Käsher, während sie auf Gefühls- und Gehörseindrücke lebhaft Furcht verrathen. Das Futter beachten sie nicht. Einige der Thiere verhungerten im dritten Monat nach der Operation auf einem Haufen Erbsen, nachdem sie vier- und fünfmal 24 Stunden nicht gefüttert waren. Steckt man diesen Thieren den Schnabel in das Wasser, so saufen sie; eine Erbse vorn in den Schnabel gebracht, wird geschickt verschluckt. Andere lernten Ende der dritten Woche nach der Operation wieder spontan fressen, in Gesellschaft normaler Tauben vermochten auch diese die Concurrenz nicht zu bestehen.

Leider habe ich bisher das Verhalten solcher Tauben zu einander und zu normalen in der Brunstzeit nicht beobachten können.

Diese Sehstörung ist also vollständig die gleiche, wie nach Exstirpation des Grosshirns, sie ist aber bei unseren Thieren isolirt, während die entgrosshirnte Taube, wie wir noch weiter unten sehen werden, die gleiche Schwäche für alle Sinnesorgane aufweist.

Will man eine Taube nur „seelenblind“ machen, so muss man ihr die Rinde der Lobi optici zerstören, nicht die der Hinterhauptslappen.

Die Deutung dieses Befunds liegt nahe. Wir müssen in der Rinde der Lobi optici diejenigen Theile der centralen Sehbahn zerstört haben, welche zum Grosshirn führen. Wenn ferner weder durch die Entfernung des Grosshirns, noch durch die Abtragung der Decke der Lobi optici das Sehen, soweit es im Raum orientirt, gestört wird, so müssen die Sehbahnen für diesen Vorgang (Reflex) erhalten sein. Vielleicht führen diese durch den Gehirnstamm (Medulla, Wurzel des Opticus?). Weiter auf diese Frage einzugehen wird erst möglich sein, wenn die mikroskopische Untersuchung der Präparate verwertbare Resultate ergeben hat.

3. Hören Vögel ohne Grosshirn?

Dieselben Autoren, welche für das Sehvermögen der Tauben ohne Grosshirn eingetreten sind, haben sich auch meist davon überzeugen können, dass der Verlust des Grosshirns auch das Hörvermögen nicht vollständig aufhebt, dass z. B. auf das Abschiessen einer Flinte die entgrosshirnte Taube sicher reagirt, auch wenn sie vor der Erschütterung durch den Schuss gesichert ist.

Das Gehör spielt bei den Vögeln im Vergleich zum Gesicht

eine sehr untergeordnete Rolle. Eine blinde Taube z. B. orientirt sich sehr schlecht, wenn man sie durch Pfeifen oder Klappern mit den Erbsen herbeilocken will. Es dauerte sehr lange, bis ein solches Thier es lernte, nach dem Gehör auf einige Meter Entfernung den Platz zu finden, wo die Erbsen gestreut wurden. Auch bei blinden Falken fand ich die Orientirung durch das Gehör nur wenig besser. Je weniger aber ein Sinn eine führende Rolle im Leben des Versuchsthieres spielt, um so schwerer ist es, Störungen desselben von gänzlichem Verlust mit Sicherheit zu unterscheiden. Die Beobachter haben gehofft, durch recht laute Schallwirkungen diese Schwierigkeit zu besiegen, mit wenig Erfolg. Schon die Beobachtung des normalen Thierlebens lehrt, dass solche intensive Reize häufig gar keine Reaction hervorrufen. Preyer sah z. B., dass in einem von Vögeln und Nagethieren bewohnten Stalle das plötzliche Aufleuchten einer elektrischen Lampe gar keinen Eindruck macht; ebenso kann man sehen, dass der Knall eines Gewehrs spurlos vorübergeht. Die Tauben picken weiter ihre Körner und die Kaninchen unterbrechen ihre Thätigkeit am Kohlkopf auch nicht einen Augenblick. Die Reaction, auf welche man rechnet und deren Ausbleiben frappirt, besteht in lebhaften Ausdrucksbewegungen der Furcht und des Schreckens, welche, wie schon oben ausgeführt und noch weiter nachgewiesen werden soll, auf Innervationsvorgängen im Grosshirn beruhen, deren subjective Seite uns als Vorstellungen und Affecte bekannt sind und welche die Bedeutung des Reizes für das Individuum bestimmen. Für unsere seit Menschengedenken gehegten Hausthiere sind diese Vorgänge ganz andere, wie beim Jagdthier; bei diesem andere, wie bei der gleichen Art in Gegenden, die nie der Mensch betrat; in der Gefangenschaft andere, als in der Freiheit. Ferner sind diese Vorgänge ungemein wechselnd, auch bei dem einzelnen Thier nach der „Stimmung“ des Grosshirns, in der es von dem betreffenden Reiz getroffen wird. Auch hierüber belehrt uns die Selbstbeobachtung, sie weist der Aufmerksamkeit eine grosse Rolle zu und weiss, dass unter Umständen das Grosshirn so beschäftigt sein kann, dass es weder hört noch sieht. Die leichte Hemmbarkeit dieser Vorgänge lehrt die Hypnose bei Thier und Menschen. Grosshirnverletzungen steigern dieselbe oft in sehr hohem Grade.

Wenn also das normale Thier nicht sicher auf einen Flintenschuss reagirt, so braucht ein Thier ohne Grosshirn noch nicht taub zu sein, wenn auch bei ihm die Reaction fehlt. Wie wir uns von dem Sehvermögen auf das Sicherste überzeugen können, wenn wir die Bewegungen im Raum beobachten, weil das Sehen der Hinder-

nisse eine stets geübte Function des Auges ist, so müssen wir uns auch nach Gehörsprüfungen umsehen, welche auf Schallempfindungen basirt sind, die dem Versuchsthier allezeit geläufig sind. Das ist bei unseren Tauben z. B. das Geräusch des gestreuten Futters.

Sassen die entgrosshirnten Tauben in der Nacht schon stundenlang ruhig in einem Winkel ihres Käfigs, so konnten sie sehr oft durch das Klappern der Erbsen zu Bewegungen veranlasst werden. Am schönsten zeigte das eine Henne ohne Grosshirn. Schliefe dieselbe mit unter den Flügeln verborgenem Kopfe und man liess einige Erbsen auf einen frei in der Luft gehaltenen Teller fallen, so fuhr sie meist sofort auf und ging wie suchend mit zur Erde geneigtem Kopfe umher. Dasselbe Thier reagirte nur selten auf das Abknallen eines Zündhütchens.

Bei Falken ist ebenfalls leicht zu demonstrieren, dass sie nach Verlust des Grosshirns noch durch das Geräusch einer Maus, welche sie nicht sehen können, aufmerksam gemacht werden.

Beobachtungen an blinden und entgrosshirnten Vögeln stehen mir noch nicht zu Gebote.

Eine weitere Schwierigkeit, welche mich hinderte, die Gehörstörung genauer zu beobachten, besteht darin, dass es mir nicht gelungen ist, vollständig taube Vögel herzustellen. Einem blinden Hahn wurden beiderseits die Trommelfelle zerstört und die Columella herausgenommen und dann durch eine plastische Operation der äussere Gehörgang verschlossen; trotzdem antwortete er noch, wenn irgendwo in der Nachbarschaft ein Hahn krächte.

Kurz, wir müssen uns genügen lassen, zu constatiren, dass Vögel ohne Grosshirn noch hören, und auf die Art der Störung, welche der Gehörssinn möglicherweise erlitten hat, nach Analogie mit der Sehschwäche dieser Thiere schliessen.

Um dieselben zu beobachten, müsste man ein Thier wählen, welches, wie z. B. die Katze, ganz hervorragend auf sein Gehör angewiesen ist.

4. Ueber die Gefühlsstörungen nach Verlust des Grosshirns.

Ein Vogel ohne Grosshirn ist an keiner Stelle seiner Körperoberfläche, welche bei dem normalen Thier empfindet, des Gefühls beraubt. Wie fein die Verwerthung der Empfindungen bei den Bewegungen dieser Thiere ist, habe ich früher ausführlich gezeigt. Hier soll nur davon gehandelt werden, dass sich trotzdem eine Störung der Empfindungen, speciell der Tastempfindungen, nachweisen lässt, welche als Ausfallserscheinung mit grösster Wahrchein-

lichkeit aufzufassen ist. Aufmerksam wurden wir auf dieselbe bei einer Eule, welcher die rechte Grosshirnhemisphäre entfernt worden war. Die linke Körperhälfte liess, sehr in die Augen fallend, Gefühlsstörungen demonstrieren, welche nur zum Theil mit der Zeit wieder verschwanden, zum anderen Theil bis über ein Jahr constant blieben. Berührt man mit einem Stock die rechte Körperhälfte des ruhig dasitzenden Thieres, so fährt sofort der Kopf herum und kräftig wird in den Stock gebissen. Links dagegen lässt sich das Thier jede Berührung gefallen, hier lässt es sich streicheln, erscheint vollkommen zahm; für die rechte Körperhälfte dagegen hat es seine ursprüngliche Wildheit ungeschmälert bewahrt. Sitzt die Eule auf einer Stange ihres Käfigs, so kann man den linken Fuss von derselben abheben, das Bein strecken und so frei herabhängen lassen, ohne dass das Thier die Stellung corrigirt. Erst nach mehreren Minuten wird der Fuss wieder angezogen. Rechts ist das unmöglich, bei der leisesten Berührung schon fährt der Kopf herunter und man hat Eile nöthig, um nicht gebissen zu werden. Dieses Experiment gelingt jedoch nur in der ersten Zeit nach der Operation, später nicht mehr; ebenso bei vollständig entgrosshirnten Thieren.

Es handelt sich dabei also wohl um eine intracentrale Hemmung.

Das Fehlen der Reaction aber auf leichte Berührungen, welche nicht mechanisch auf die andere Körperhälfte übertragen werden und diese gewissermaassen alarmiren, bleibt über Jahr und Tag bestehen. Wird nun auch die andere Grosshirnhälfte extirpirt, so ist die Eule, der Falke, jetzt vollkommen gezähmt, er lässt sich greifen, ohne sich zur Wehr zu setzen, wie sich die Taube ohne Grosshirn fangen lässt, ohne zu fliehen. Die Berührung bleibt aber jetzt nicht gänzlich unbeachtet, sondern löst Bewegungen aus, welche deutlich reflectorischen Charakter zeigen. In dieser Beziehung sind wieder die Versuche an Tauben lehrreicher. Bläst man einer normalen Taube einen feinen Luftstrom gegen den Kopf, so macht sie heftige Abwehrbewegungen, sie weicht mit dem Kopfe aus, schüttelt ihn, streckt in eigenthümlicher Weise den Hals aus und öffnet den Schnabel; bald beisst sie wirklich in den Luftstrom hinein, bald macht sie mehr Gähn-, bald mehr Brechbewegungen. Normale sehende Tauben entziehen sich schnell dem Reiz, deshalb fällt der Versuch bei blinden besser aus. Ist der Taube eine Grosshirnhemisphäre abgetragen, so spielen alle diese Bewegungen nur auf Anblasen der gleichen Seite, während die gekreuzte dagegen völlig unempfindlich scheint, kaum dass bei dem Anblasen des Auges die Nickhaut herübergezogen wird. Es besteht also hier für die Tastempfindung genau

das gleiche Verhältniss, wie für das Sehen. Die gekreuzte Hautfläche scheint unempfindlich für den Tastreiz, wie das Auge blind erscheint. Könnte man peripher die Tastempfindung der anderen Seite lähmen, wie man den anderen Opticus durchschneiden kann, vielleicht kehrte dann auch die Empfindung zurück, wie das Sehen.

Der Versuch ist noch nicht gemacht.

Ist das ganze Grosshirn der Taube entfernt, so ist das Gefühl für jenen feinen Reiz überall wieder vorhanden, wie das Sehen vorhanden ist, aber in anderer Weise erfolgt die Reaction. Die ganz entgrosshirnte Taube beantwortet jenen Reiz mit lebhaften Schüttelbewegungen des ganzen Kopfes, welche durchaus den Charakter eines Reflexes tragen, dem Schüttelreflex bei Hunden auf Hautreize gleichen. Es fehlt das Ausweichen des Kopfes, das Beissen nach dem Luftstrahl etc. Im Grosshirn also wird dieser Reflex umgestaltet zur Abwehrbewegung, wie der Sehreflex, das Ausweichen vor Hindernissen, dort zur Fluchtbewegung wird. Normal spricht hier wie dort das Reflexcentrum erst an, nachdem der Reiz im Grosshirn passend modificirt, oder das Centrum vom Grosshirn aus gestimmt ist.

Die Entfernung einer Grosshirnhälfte hebt diese Ausdrucksbewegung für die betreffende Seite auf. Der Verlust des ganzen Grosshirns entfesselt den Reflex für das Gefühl gerade so, wie für das Sehen.

Die Versuche für diesen Vorgang, im Grosshirn ein bestimmtes „Centrum“ aufzufinden, führten zu dem gleichen Resultat, wie für das Sehen. Trägt man bei einer Reihe von Thieren von hinten her symmetrisch Stücke von wachsender Grösse von den Hemisphären ab, so verliert mit der zunehmenden Verstümmelung die Reaction auf Anblasen den Charakter der Ausdrucksbewegung und der Reflex tritt deutlicher hervor. Bei jener Taube z. B., welche oben genauer in Bezug auf das Sehen geschildert ist, und bei der nur die vorderen Theile des Stirnhirns erhalten waren, erfolgte die Reaction fast wie bei einer gänzlich entgrosshirnten Taube. Beginnt man umgekehrt mit den Abtragungen vorne, so tritt die Aehnlichkeit mit den Thieren ohne Grosshirn schon früher ein, weil hier sehr bald auch die Bahnen zu den weit überhängenden Hinterhauptslappen mit durchtrennt werden.

5. Ueber die Bewegungsstörungen bei Vögeln ohne Grosshirn.

Während alle untersuchten Vogelarten Störungen in der sensiblen Sphäre erkennen liessen, welche wir als Ausfallserscheinungen ansprechen möchten, und welche bei allen ziemlich den gleichen Cha-

rakter tragen, ergibt die Beobachtung der Motilität nur Andeutungen von Störungen und zwar nur bei einer bestimmten Klasse der Versuchsthiere, während andere vollkommen frei erscheinen.

Tauben und Hühner liessen niemals bei den verschiedenen Formen der Fortbewegung irgend welche motorische Störungen erkennen, weder nach halbseitiger Exstirpation des Grosshirns, noch nach vollständiger Abtragung oder Entfernung beliebiger Stücke desselben. Immer blieb Flug und Gang gradlinig, der Gebrauch der Flügel und der Füsse normal. Hingegen zeigten Saatkrähen, Eulen und Falken besonders nach halbseitiger Exstirpation deutliche Störungen im Gebrauch der betroffenen (gekreuzten) hinteren Extremität, des Fusses, niemals aber auffallenderweise im Gebrauch der Flügel; der Flug blieb stets gradlinig und verrieth nie eine Schwäche des einen Flügels. Die Störung in der Bewegung des Beines nach Entfernung der entsprechenden Grosshirnhemisphäre war bei einer Eule so bedeutend, dass das Thier am ersten Tage nach der Operation kaum auf dem Fusse stehen konnte, später hinkend, das Bein nachschleifte, wie ein hemiplegischer Mensch, dennoch flog dasselbe ganz normal. Häufig wird der Fuss mit zur Faust eingeschlagenen Zehen aufgesetzt. Der Tonus der Musculatur ist stets vorhanden, scheint sogar oft entschieden gesteigert zu sein. Ein deutlicher Unterschied in der Reflexerregbarkeit konnte nicht nachgewiesen werden. Diese Lähmungserscheinungen verschwinden wieder in den ersten Wochen nach der Operation, länger hält sich ein Unterschied in der Verwendung der Füsse als Hand zum Ergeifen und Festhalten der Nahrung. Zuerst wird nur der gesunde Fuss dazu verwandt, der geschädigte ist dann oft zu schwach, um die Last des Körpers allein zu tragen, das Thier fällt hin; später wird dann zum Ergreifen der Beute, z. B. auf der Mäusejagd, nur der gesunde Fuss gebraucht, aber beim Zerbeißen und Verschlingen der Nahrung der andere zur Hülfe genommen. Endlich hört auch dieser Unterschied auf und jetzt ist überhaupt eine Störung an dem betreffenden Fusse nicht mehr nachweisbar. Bei Saatkrähen und Falken ist das Verhalten das gleiche. Niemals wurden derartige motorische Störungen bei Thieren beobachtet, welche nur Verletzungen im Bereiche der überhängenden Hinterhauptslappen erlitten hatten, einmal dagegen eine ebenfalls vorübergehende vollständige Paraplegie beider Beine bei einem jungen Falken, welcher eine symmetrische Verletzung im Frontalhirn erfahren hatte, hart über der Ausstrahlung der Pedunculi cerebri in das Grosshirn (vgl. Pflüger's Arch. Bd. XLIV. Taf. II, Fig. 2). Auch bei diesem Thierchen hatte der Flug keine Störung erfahren.

Ob diese Bewegungsstörungen in letzter Instanz auf Defecte der sensiblen Sphäre zurückzuführen sind oder im eigentlichen Sinne motorischer Natur, oder endlich aus beiden Elementen gemischt sind, vermögen die Versuche nicht zu entscheiden.

Leichter zugänglich ist die Frage, ob es sich dabei um Ausfallserscheinungen oder um Reiz-, resp. Hemmungswirkungen handelt. Der verhältnissmässig schnelle Ausgleich der Störungen könnte für die letztere Ansicht sprechen, ist aber nicht eindeutig, da die Erklärung möglich bleibt, dass die intacte Grosshirnhemisphäre die Function der entfernten mit übernommen habe. Die Beobachtung der gleichen Thiere nach vollständiger Exstirpation des Grosshirns kann hier die Entscheidung bringen. Von vornherein hat die Annahme, dass die Verwendung der Füsse als Hände auf der Jagd, ebenso wie die des Schnabels als Waffe, eine Grosshirnfunction sei, sehr viel Verlockendes. Der Versuch wird uns eines Anderen belehren, wenn wir der Frage näherzutreten suchen.

6. Warum fressen entgrosshirnte Vögel nicht von selbst?

Während die Fische und die Frösche auch ohne Grosshirn noch ihre Nahrung zu erjagen im Stande sind, haben Tauben ohne Grosshirn, so lange sie auch beobachtet sind (von Stefani eine 5 Jahre hindurch) bisher nie wieder spontan gefressen. Sie haben sogar die Fähigkeit verloren, eine Erbse, welche man ihnen vorne in den Schnabel legt, zu verschlucken und können nur dadurch gefüttert werden, dass man die Körner in den Rachen steckt und dort dem Schluckreflex überantwortet. Wie schon früher gezeigt wurde, ernähren sich die Tauben mit geringen Resten des Frontalhirns selbst, aber etwas vom Grosshirn muss erhalten sein. Tritt hier plötzlich eine so erhebliche Ausfallserscheinung auf? Der Zweifel an der Richtigkeit dieses Schlusses führte uns zu den Versuchen mit Raubvögeln. Der Frosch macht nur Jagd auf bewegte Körper, die Taube ist auf ruhende angewiesen. Es wäre möglich, dass Raubvögel, welche, wie der Frosch, auf bewegte Nahrung sich stürzen, auch nach Verlust des Grosshirns sich dem Frosch ähnlicher verhalten.

Bisher wurden drei vollständig entgrosshirnte Falken beobachtet. Die Operation wurde in 2 Sitzungen vorgenommen, zuerst die eine Hemisphäre entfernt, dann nach 3—6 Monaten die zweite.

Im Allgemeinen ist das Verhalten der Falken ohne Grosshirn dem der Tauben analog. Die zweizeitige Operation kürzt das Stadium der Hemmung bedeutend ab. Einer der Falken flog nach der zweiten Operation sofort vom Operationstisch davon im Laboratorium umher.

unter sicherer Vermeidung aller Hindernisse, sogar der Fensterscheiben, und fasste sicher Fuss selbst auf schwankenden, durch das Zimmer gespannten Drähten. Während die Tauben ohne Grosshirn nicht von selbst auffliegen, tummeln sich die Falken munter in der Luft umher. Sie sind auch normal weit bessere Flieger, als die Tauben.

Die Orientirung im Raum durch das Auge ist also vollkommen erhalten — ein blinder Falke ist ebenso wie eine blinde Taube unfähig, sich zurecht zu finden und lebt wie diese an den Boden gebannt. Gehörvermögen ist deutlich zu demonstrieren. Der Gang und die Fähigkeit zu klettern, sich an den schmalsten Vorsprüngen, an den Wänden, auf den schwankenden Zweigen eines Baumes festzuklammern und überall das Gleichgewicht zu behaupten, sind unverändert wie der Flug.

Wie die Tauben ohne Grosshirn sehen, hören, fühlen diese Falken, aber unterscheiden die Gegenstände der Aussenwelt nicht auf Grund dieser Empfindungen, wie die normalen Thiere. Der Unterschied ist hier noch auffallender; weil die Falken weit scheuer sind, als die lange domesticirten Tauben, deshalb fällt die absolute Gleichgültigkeit gegen den Menschen nach Verlust des Grosshirns um so deutlicher in die Augen. Auf den unbefangenen Zuschauer machten die Thiere stets den Eindruck vorzüglicher Züchtung.

Neue Beobachtungen gegenüber den Tauben liefern die Falken vor Allem in ihrem Verhalten gegen die Nahrung.

Tauben und Hühner ohne Grosshirn sehen unzweifelhaft den Futternapf, denn sie gehen ihm oft genug aus dem Wege. Sie machen aber keinen Versuch zu fressen, vielleicht weil sie das Futter nicht als solches erkennen. Der Versuch würde auch misslingen, da, wie schon erwähnt, auch die motorischen Leistungen fehlen, durch welche das in den Schnabel gebrachte Korn dem Schluckreflex übermittelt wird. Es gelang nicht, weder durch optische noch durch tactile Erregungen, ähnliche Reflexe auszulösen, wie beim Frosch. Anders die Falken. Bei ihnen scheint wieder ein Reflex nachweisbar zu sein, welcher dem Fressact zu Grunde liegt.

Unsere Versuchsthiere wurden im Daunenkleide, als sie erst wenig Tage dem Ei entkrochen waren, im Nest in das Institut geliefert. Zeigte man ihnen jetzt eine lebhaft zappelnde Maus, so führen sofort die Pfoten nach der Beute, krallten sich fest unter lebhaftem Geschrei, obwohl die Thierchen noch ganz ausser Stande waren, der Maus ein Leids zu thun; sie machten auch nicht einmal einen Versuch, die Beute zu verschlingen, sondern mussten noch ge-

stopft werden. Ein Stück Pferdefleisch, ein Tuchlappen, der Finger des Menschen wurden ebenso empfangen. Der bewegte Körper scheint also ziemlich ausnahmslos das Zugreifen zu veranlassen.

Die Thierchen wurden mit Pferdefleisch, später mit todtten Tauben gefüttert. Als sie ihr definitives Gefieder bekommen hatten, wurde zum ersten Mal wieder lebende Nahrung, weisse Mäuse, in ihren Stall gelassen. Jetzt war es sehr anziehend, zu beobachten, wie die Falken zuerst aus der Ferne die Gäste betrachteten, sich dann vorsichtig näherten, um die ruhig knappernden Mäuse herumgingen, sie von allen Seiten beschauend; einige zogen sich dann wieder auf eine Stange in der Nähe zurück, ein anderer fasste sich ein Herz und griff scheu mit der einen Pfote nach der Maus, berührte sie kaum und zog schnell den Fuss wieder zurück; die Maus sprang davon, der Falke floh weit ängstlicher als jene. Der Versuch wurde wiederholt, immer muthiger gingen die Falken vor, es dauerte aber doch 2—3 Tage, ehe die Mäuse gefangen und verspeist wurden. Jetzt war das Eis gebrochen, und die Jagd auf Mäuse, Sperlinge etc. wurde von nun an mit grosser Energie getübt. Offenbar wurde jetzt erst nach Entwicklung des Grosshirns wieder erlernt, was das Nestvögelehen reflectorisch getübt; dazu aber noch mehr, nämlich die Unterscheidung der zur Nahrung tauglichen Dinge von anderen sich bewegenden Körpern, das konnte der Nestling noch nicht, das verstand, wie wir gesehen, das ausgewachsene Amphibium ebenfalls nicht.

Nach dem Verlust des Grosshirns kehrten unsere Falken in dieser Richtung auf den Zustand des Nestlings zurück.

In der ersten Zeit nach der Abtragung der zweiten Hemisphäre bleiben sowohl Fleischstückchen, wie Mäuse unbeachtet. Die Thiere müssen gerade so gefüttert werden wie die Tauben, da sie ebenfalls nicht im Stande sind, Fleischstückchen, welche man vorne in den Schnabel gebracht hat, selbständig zu verschlingen. Hat man dagegen einen langen Streifen Pferdefleisch mit seinem einen Ende dem Schluckreflex überliefert, so werden mit dem Schnabel durchaus zweckentsprechende Bewegungen gemacht, um das weit heraushängende Fleischstück allmählich ganz hinabzubefördern. Mit den Mäusen bildete sich eine sehr eigenthümliche Symbiose heraus. Dieselben benutzten das Gefieder der Falken als warmes Nest, oft fand man drei bis fünf Mäuschen unter den Flügeln und weichen Brustfedern eines Falken versteckt, ohne dass dieser die geringsten Anstalten machte, die Gäste los zu werden. Ein blinder Falke liess sich nur die ersten 3 Tage nach der Enucleation der Augen in gleicher Weise von den Mäusen bewohnen, später hielt er sie sich vom Leibe. Bei

den Falken ohne Grosshirn hielt dies Zusammenleben an bis zu deren Tode, 8 Wochen nach der Operation.

In der zweiten Woche änderte sich das Verhältniss zu den Mäusen, aber auch zu den bewegten Körpern überhaupt. Waren die Falken hungrig, etwa 12 Stunden nicht gefüttert und wurde jetzt eine Maus in ihren Stall gebracht, so stürzten die Vögel auf dieselbe los und bald war sie ergriffen. Auf mehrere Meter Entfernung eilt jetzt unter lebhaftem Geschrei und weit ausgespannten Flügeln der Falke auf eine sich bewegende Maus zu und verfolgt sie unablässig, allen Seitensprüngen folgend, bis er sie ergriffen hat. Zum Ueberfluss sei bemerkt, dass ein blinder Falke dazu nicht im Stande ist. Einen solchen beobachte ich jetzt seit fast einem Jahr. Wird ihm Fleisch in den Käfig geworfen, so sucht er nur selten und meist ohne Erfolg mit zu Boden geneigtem Kopf, offenbar mit dem Geruchssinn, meist geht und springt er lebhaft umher, bis er auf das Fleisch tritt, dann ergreift er es mit den Klauen und frisst wie ein normales Thier. So benahm er sich auch, wenn sich eine Maus in seinem Käfig befand. —

Bis hierher verhielt sich das entgrosshirnte Thier vollkommen wie ein normales. Während aber das letztere die Beute durch einige Bisse tötet, zerquetscht und endlich verschlingt, leistet das Thier ohne Grosshirn alles Dies nicht, sondern, ist die Maus gefangen, so wird sie so lange festgehalten, als sie sich kräftig wehrt, es fährt auch wohl der Kopf ein oder das andere Mal herab, wie um zu beißen. Verhält sich die Maus aber ruhig oder ist sie todt — erdrückt —, so hüpfet der Falke weiter und lässt achtlos die Beute fallen. Niemals wurde sie bearbeitet und verschlungen wie bei dem normalen Thier. Der reflectorische Charakter des ganzen Vorgangs tritt somit klar zu Tage. Die optische Wahrnehmung der laufenden Maus setzt den ganzen Apparat der Verfolgung und des Fanges in Bewegung. Ist die Beute in den Klauen des Falken zur Ruhe gekommen, so ist der Reflex abgelaufen. Das ruhige, resp. todt Thier hat keine erregenden Wirkungen mehr, ebensowenig wie andere ruhende Körper, wie etwa das vorgeworfene Fleisch, welches vollkommen unberührt bleibt.

Vor der Entfernung des Grosshirns verfolgten die Falken die Mäuse, flüchteten vor der menschlichen Hand, lebten in vollstem Frieden mit einander. Nach dem Verlust des Grosshirns wird die menschliche Hand, die anderen Falken, kurz jeder sich bewegende Körper in gleicher Weise angegriffen wie die Maus. Jene Unterscheidung liefert das Grosshirn.

Die Beobachtung jener drei Falken ohne Grosshirn fand einen sehr charakteristischen Abschluss. Die letzten 3—4 Wochen ihres Lebens wurden sie mit einer grossen Anzahl weisser Mäuse zusammengehalten und nur in Zwischenräumen von 1, 2 und 3 Tagen mit frischem Pferdefleisch gefüttert. Die Mäuse benutzten das Gefieder der Falken fortgesetzt als warmes Nest; sobald sie dasselbe verliessen, wurden sie von ihren Wirthen auf das Eifrigste verfolgt, viele erjagt und todtgedrückt. Sehr bezeichnend war die fast täglich gemachte Beobachtung, dass eine eifrig verfolgte Maus durch eine schnelle Wendung seinem Feinde in den Rücken kam, ihm auf den Schwanz sprang und unter seinen Flügeln den sichersten Schutz fand. Eines Morgens nun fanden sich zwei der Falken todt vor. Als ihre Leichen genauer untersucht wurden, stellte sich heraus, dass bei beiden Kreuzbein und Wirbelsäule von den Mäusen vollständig skeletirt und zum Theil auch die Knochen zernagt waren. Bei dem noch lebenden Falken fanden sich dieselben Verletzungen in geringerer Ausdehnung vor, er wurde getödtet. Die Mäuse hatten also wie richtige Schmarotzer ihre Wirthe getödtet. Während der optische Reflex im freien Felde dem Falken den Sieg verlieh, unterlagen sie dem Zahn der Mäuse am eigenen Leibe.

Diese Beobachtung zeigt am deutlichsten die Leistungsfähigkeit des centralen Nervensystems dieser Raubvögel ohne Grosshirn und ihre Grenzen. Ruhendem Futter gegenüber verhalten sich also Falken und Tauben ohne Grosshirn vollkommen gleich, bewegtem Futter gegenüber dagegen gleichen die Falken den Fröschen, nur spielt der Reflex zwischen Auge und Füssen, es ist ein Greifreflex, bei dem Frosche ist es ein Schnappreflex. Die entgrosshirnten Vögel fressen nicht von selbst, weil sie das ruhende Futter nicht als solches erkennen, weil es keinen Reflex auslöst, welcher den zum Verschlingen nöthigen Muskelcomplex in Bewegung setzt.

Warum aber waren unsere Falken machtlos den Zähnen der Mäuse preisgegeben? Auch hier tritt die eigenthümliche Beschränkung in der Leistungsfähigkeit des centralen Nervensystems dieser Thiere ohne Grosshirn zu Tage. Obwohl die Körperoberfläche durchaus nicht der Empfindung beraubt ist, obwohl von ihr aus eine Menge Bewegungen ausgelöst werden, nicht nur der Hautmuskulatur (Bewegungen des Gefieders), sondern auch des ganzen Thieres, so waren dieselben doch nicht hinreichend, um die Mäuse zu vertreiben. Was hier bei den schmarotzenden Nagern so deutlich zu Tage trat, das gilt auch für die gewöhnlichen Epizoön unserer Versuchsthiere. Obwohl alle beobachteten Vögel nach Verlust des Grosshirns uner-

müdtlich in derselben Weise wie die normalen, eher sogar anhaltender, ihr Gefieder putzen, mit dem Schnabel durchsuchen und wohl keine Stelle desselben unbeachtet lassen, zum deutlichsten Beweise, dass von überall her Empfindungen angeregt werden, so nimmt doch bei ihnen das Ungeziefer mit der Zeit überhand. Es scheint, dass hier der Reflex allein ebensowenig zum Ziele führt, wie der Fangreflex zur Ernährung des Thieres ausreicht.

7. Ueber die Stimmäusserungen und andere Ausdrucksbewegungen. entgrosshirnter Vögel.

Frösche ohne Grosshirn quaken auf für uns kaum wahrnehmbare Erregungen der Hautnerven; auch für das normale Leben dieser Thiere scheinen Hautempfindungen die wesentlichsten Erreger der Stimme zu sein. Bei den Vögeln mit und ohne Grosshirn kann man ebenfalls von der Haut aus Stimmäusserungen erhalten. Die Hauptquelle aber ist bei ihnen in den Sexualorganen zu suchen.

Einzelne Vogelarten sind ausser der Brunstzeit fast stumm, andere lassen zwar nahezu ununterbrochen ihre Stimme hören, aber nur in der Zeit der Werbung ihren Gesang.

Von unseren Versuchsthieren gehören die Tauben zu der ersten Gruppe, die Falken stehen zwischen beiden, bei ihnen ist es nicht allein oder vorwiegend das Geschlechtsleben, welches die Töne hervorlockt, sondern auch bei mannigfachen anderen Gelegenheiten lassen sie ihre Stimme erschallen, so beim Kampf um die Nahrung, oder wenn sie durch die Gegenwart des Menschen oder eines anderen Feindes beunruhigt werden etc.

Oft entzieht sich der Grund ihres lebhaften Geschreies der Beobachtung. Zu anderen Zeiten sind sie dann wieder ganz still. Die psychologische Ausdeutung dieser mannigfachen Stimmäusserungen der Vögel drängt sich dem Menschen unabweisbar auf. Sie sind mit anderen Ausdrucksbewegungen innig verbunden, so dass z. B. ein werbender Tauber, ein kämpfender Hahn, eine Henne, welche ihre Küken bewacht, typische Bilder für Affecte darstellen, welche uns unmittelbar verständlich sind. Sie haben in Darwin einen ausgezeichneten Schilderer gefunden.

Die Beobachtung der Vögel ohne Grosshirn lässt nun, wie es scheint, durchgreifend diese Bewegungscomplexe in zwei Gruppen theilen. Die einen werden hervorgerufen durch innere Erregungsvorgänge, so die Allüren des Werbens bei dem Tauber in der Brunstzeit, die eigenthümlichen Bewegungen, mit denen die Henne sich anschickt, ein Ei zu legen oder zu brüten, die charakteristischen unruhigen,

suchenden Bewegungen der Tauben und Hühner, wenn sie hungrig sind, das Verhalten nach der Sättigung; vielleicht kann man hierher auch die Haltung des Vogels im Schlafen und im Zustande des Wachens rechnen. In allen diesen Beziehungen zeigen die Vögel ohne Grosshirn das gleiche Verhalten wie die normalen Thiere. Der entgrosshirnte Tauber treibt sich mit allen Bewegungen des Werbens, mit dem eifrigsten Gurren zur Zeit der Brunst umher, die Henne legt ihr Ei und schickt sich zum Brüten an, der Hunger treibt sie ruhelos umher, die Nacht versenkt sie in Schlaf u. s. w. Der Unterschied gegen das normale Thier besteht darin, dass diese Bewegungscomplexe verlaufen ohne Bezug auf die Dinge der Aussenwelt, welchen das *Pretium affectionis* fehlt: die Taube ist dem brünstigen Tauber ganz gleichgültig, das gelegte Ei bleibt von der Henne unbeachtet, die brütende Henne weiss das Nest mit den Eiern nicht zu finden, der hungrige Vogel nicht die Nahrung.

Die zweite Gruppe der Ausdrucksbewegungen fehlt den Vögeln ohne Grosshirn. Es sind das diejenigen, welche durch die besondere Bedeutung angeregt werden, die für das normale Thier die Wahrnehmungen durch die höheren Sinnesorgane gewinnen. Der Vogel ohne Grosshirn geht z. B. der menschlichen Hand, dem Käseher aus dem Wege, der normale flieht ihn, er „fürchtet gefangen zu werden“. Er vermeidet nicht nur den wahrgenommenen Körper, sondern etwas Vorgestelltes, „nicht Wahrgenommenes“, „eine Gefahr“. Setzen wir einen Falken ohne Grosshirn in einen Käfig, in dem sich eine kräftige Taube befindet, so stürzt diese auf ihn zu, bläst ihren Kropf auf, lässt eigenthümliche Laute hören und schlägt kräftig mit den Flügeln, abwechselnd bald mit dem einen, bald mit dem anderen nach dem Störenfried — nebenbei die einzige Gelegenheit, bei der die Taube die Flügel einzeln verwendet. Sie wehrt eine „Gefahr“ ab.

Die normale Taube eilt, wenn sie hungrig ist, zur Futterzeit auf den bekannten Futterplatz und „erwartet“ ihr Futter, die Taube ohne Grosshirn nicht.

Mit leichter Mühe liessen sich die Beispiele häufen, die angeführten werden genügen, den Unterschied zwischen den beiden Gruppen zu zeigen; sie werden aber auch erkennen lassen, dass trotz dieser Verschiedenheit in beiden der Ausfall der gleiche ist. Das, was Reflex in der „Ausdrucksbewegung“ ist, bleibt erhalten, verloren ist das, was diesen Bewegungsvorgang zur Ausdrucksbewegung macht, die Beziehung auf eine eigenthümliche Deutung der sensorischen Erregungen. In der ersten Gruppe ist der Bewegungsvor-

gang selbst auffallend unverändert geblieben, wohl deshalb, weil er die Antwort auf vegetative Erregungen darstellt, welche letztere durch den Verlust des Grosshirns wenig oder gar nicht beeinflusst werden. Erst in zweiter Linie, bei der Richtung des Bewegungsvorganges, spielen die Specialsinne eine Rolle, während in der zweiten Gruppe diese schon die centripetale Bahn abgeben. Hier macht sich die Deutung der sensorischen Erregungen am Anfang geltend, ihr Fehlen hebt den ganzen eigenthümlichen Bewegungsvorgang auf, dort kommt sie erst am Ende in Betracht, deshalb ist ein grosses Stück des Vorganges erhalten, aber als Reflex ebenso kenntlich, wie das Fangen der Mäuse durch den Falken ohne Grosshirn als solcher sich entpuppte.

In gleicher Weise tritt die veränderte Reaction auf die sensiblen Erregungen bei der Prüfung der einzelnen Sinne, wie in den verschiedenen Lebensäusserungen des Thieres hervor. Eine Folge erst dieser Veränderung der Empfindungssphäre sind die Abweichungen in der motorischen Leistungsfähigkeit.

Die Verluste des Vogels ohne Grosshirn liegen somit auf einem Gebiet centraler nervöser Leistungen, welches wir bei dem normalen Frosch noch gar nicht, oder nur so wenig entwickelt fanden, dass er sich dem experimentellen Nachweis entzog. Deshalb kann es nicht Wunder nehmen, wenn der entgrosshirnte Frosch keine gleichartigen Ausfallserscheinungen aufzuweisen hatte.

In der Unfähigkeit, selbständig zu fressen, allein dürfte bei den Vögeln ohne Grosshirn neben der sensorischen Störung eine primäre Störung der motorischen Innervation vorliegen.

Bei denjenigen Vögeln, welche ihre Füsse als „Hand“, als Greif- und Kletterorgan benutzen, war ferner eine vorübergehende Lähmung nach Verlust der zugehörigen Grosshirnhemisphäre zu beobachten, bei welcher es zweifelhaft blieb, ob sich zu einer Störung der Sensibilität ein Verlust motorischer Innervation gesellte. Dasselbe musste als intracentrale Hemmungswirkung gedeutet werden.

Eine functionelle Ungleichwerthigkeit der einzelnen Abschnitte des Vogelgrosshirns konnte nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden. Wo ein Unterschied in dem Erfolg einer Exstirpation in dem vorderen und in dem hinteren Theile der Hemisphären hervortrat, musste der Grund mit grosser Wahrscheinlichkeit darin gesucht werden, dass in dem Stirnhirn die Stammstrahlung des Grosshirnstieles direct mit getroffen wird, während der Hinterhauptstheil frei überhängt und hier nicht der Stamm, sondern nur die weitere Verzweigung des Pedunculus abgetragen wird.

Leben und Treiben eines Vogels nach Verlust einer Hemisphäre

zeigt keine Störungen, solche Thiere leben mit den normalen, paaren sich, brüten und ziehen ihre Jungen auf, wie normale.

Bei doppelseitiger symmetrischer Einschränkung des Grosshirns von hinten her nähert sich das Verhalten des Thieres allmählich dem bei völligem Verlust des Grosshirns.

e) Säugethiere.

Der erste Hund ohne Grosshirn, welcher von Goltz beobachtet worden ist, war überhaupt das erste Säugethier, welches diese Operation längere Zeit (51 Tage) überlebte. Das Verhalten dieses Thiers entsprach in allen wesentlichen Punkten den Beobachtungen an Vögeln in überraschender Weise. Der kurze Bericht von Goltz lautet:

„Schon wenige Stunden nach der letzten Operation vermochte der Hund nicht blos zu stehen und zu gehen, sondern er richtete sich sogar auf den Hinterfüssen empor und legte die Vorderpfoten auf den Rand des Kastens, in dem er sich befand. Er war zwar ausser Stande, selbständig zu fressen oder zu saufen, vermochte aber die ihm ins Maul gesteckte Nahrung gut zu zerkauen. Schlafen und Wachen wechselten bei ihm wie bei einem normalen Thier. Vor der Fütterung war er regelmässig sehr unruhig, gesättigt beruhigte er sich und schlief ein. Aus dem Schlafe konnte er durch blosse Berührung einer Stelle seiner Haut geweckt werden. Er öffnete dann die vorher geschlossenen Augen und streckte sich wie ein erwachendes normales Thier. Brachte man ihm irgend eine Gliedmasse in eine unbequeme Lage, so verbesserte er diese sofort durch eine entsprechende Gegenbewegung. Je nach Anlass konnte er winseln, knurren, bellen und heulen. Bei der Ausleerung von Koth und Harn nahm er genau dieselbe Stellung ein, wie ein normaler Hund. Auf Schalleindrücke antwortete das Thier mit keiner Bewegung. Aeusserungen des Geruchssinns und Gesichtssinns mussten schon deshalb fehlen, weil die betreffenden Nervenbahnen durchschnitten waren.“

Auch die Säugethiere verlieren nicht mit dem Grosshirn die Spontaneität der Bewegungen, nicht alle Instincte. Damit fällt auch für sie schon jetzt das Flourens'sche Schema. Höchst wahrscheinlich hatte aber der Hund von Goltz noch bei Weitem nicht alle Functionen wieder erlangt, zu denen das noch vorhandene centrale Nervensystem überhaupt befähigt ist. Sicherlich war er noch in vielen Stücken Hemmungen unterworfen. Es ist deshalb zu erwarten, dass die weiteren Beobachtungen noch die Ausfälle bedeutend einschränken werden.

Für jetzt können uns die früheren Untersuchungen von Goltz über das Verhalten der Hunde nach theilweiser Exstirpation des Grosshirns dienen, die Parallele mit unseren niederen Wirbelthieren ohne Grosshirn weiter zu führen.

Die Grosshirnsehschwäche, welche Goltz bei Hunden mit grossem doppelseitigen Grosshirnverluste entdeckt hat, entspricht so vollkommen der Sehstörung vollständig entgrosshirnter Vögel, dass die Vermuthung berechtigt erscheint, dass auch ein Hund ohne Grosshirn, aber mit erhaltenem optischen Leitungsapparat in ähnlicher Weise sehen wird. Vollständige Blindheit kann durch umfangreiche Zerstörung des Grosshirns auch für lange Zeiträume bei Hunden und Affen erzeugt werden (Hitzig, Munk), sie ist aber sicher nicht die nothwendige Folge des Verlustes beider Hinterhauptslappen (Goltz). Ein umschriebenes „Centrum“ für das Grosshirnsehen ist bisher weder für Hunde noch für Affen experimentell nachgewiesen, dass aber die Verletzungen der Hinterhauptslappen Sehstörungen von grösserer Intensität und längerer Dauer zur Folge haben, als Zerstörungen der vorderen Hirnpartien, wird von allen Forschern zugegeben. Danach scheint beim Hunde und Affen und nach pathologischen Beobachtungen auch beim Menschen mehr als bei den Vögeln eine gewisse Functionstrennung im Grosshirn hervorzutreten.

Neben den optischen Erregungen dürften die Gehör- und Hautempfindungen ebenfalls von den hinteren Partien des Grosshirns leicht zu stören sein.

Die vorderen Partien des Grosshirns, die Umgebung des Sulcus cruciatus beim Hunde, die Centralwindungen bei Affen und Menschen stehen dagegen in näherer Beziehung zu den Bewegungserscheinungen.

Goltz entdeckte bei Hunden, welche beiderseits die Stirnlappen verloren hatten, eine sehr eigenartige Fressstörung, welche in naher Beziehung steht zu dem Unvermögen vollständig entgrosshirnter Vögel, selbständig sich zu ernähren. Wir wollen deshalb einen Augenblick bei diesem Symptom verweilen. Es empfiehlt sich vielleicht, die ganze Erscheinungsreihe unter einem gemeinsamen Namen zusammenzufassen als „Aphagie“ und nach dem bekannten Schema der „Aphasie“ zu ordnen.

Ein Hund, welcher beiderseits das Frontalhirn eingebüsst hat, ist „motorisch aphagisch“, er erkennt die Nahrung, seine Zungen- und Kaumusculatur ist nicht gelähmt, und doch ist er ausser Stande, seinen Hunger zu stillen (Goltz). Ganz ebenso verhielt sich ein junger Falke mit doppelseitiger Verletzung des Stirntheils des Grosshirns, welchen wir beobachteten.

Ein Hund, welcher die Hinterhauptslappen eingebüsst hat, sieht den Fressnapf, erkennt aber mit dem Auge nicht die Nahrung; vermöchte er nicht den Geruch zur Hülfe zu nehmen, so würde er nicht fressen können — er ist sensorisch (optisch) aphagisch.

Die Taube, welche beiderseits die Decke der Lobi optici verloren hat, zeigt diese optische Aphagie auf das Schönste.

Nach Verlust des Grosshirns ist die Taube aphagisch nach beiden Richtungen. Am Grosshirn ist es bisher nicht gelungen, diese beiden Hauptformen von einander zu sondern. Auch der Falke ohne Grosshirn ist trotz seines Fangreflexes aphagisch.

Der Frosch liess keine derartige Störung erkennen, bei ihm ist der Fressact noch im Wesentlichen optischer Mittelhirnreflex.

Für Vögel und Säugethiere scheint die Unfähigkeit, selbständig zu fressen, Ausfallserscheinung zu sein bei Verlust des ganzen Grosshirns. Bei kleineren Verletzungen dürfte sie als Hemmungserscheinung auftreten, so bei dem oben erwähnten jungen Falken.

Wie die Sehstörung nach Verlust des Grosshirns nicht in einer Abnahme der Sehschärfe, der Klarheit und Präcision des Gesichtsbildes besteht, sondern im Ausfall einer bestimmten Verwerthung desselben, so beruht auch die motorische Aphagie nicht auf einer Schwäche (Parese) der Musculatur, sondern auf dem Verlust einer bestimmten Art ihrer Verwendung. Dadurch stellt sich diese Störung an die Seite der motorischen Aphasie des Menschen.

Die Stimmäusserungen der Thiere sind Antwortsbewegungen auf bestimmte sensible Erregungen, mögen dieselben, wie beim Frosch, vornehmlich den Hautempfindungen entstammen oder, wie beim Vogel und Säugethier, bald diesen, bald den höheren Sinnesorganen, bald den vegetativen Organempfindungen ihren Ursprung verdanken. Mit dem Verlust des Grosshirns fallen sie nicht fort, verlieren aber den Charakter als Ausdrucksbewegungen. Der Beobachter ist nicht mehr im Stande, bei dem entgrosshirnten Thier auf Bewusstseinsvorgänge mit Sicherheit aus diesen Stimmäusserungen zu schliessen.

Während wir den thierischen Lauten nur, oder vorwiegend Gefühlsäusserungen unterlegen, gewinnt beim Menschen die Stimme als „Sprache“ die Bedeutung der souveränen Ausdrucksbewegung für das „Denken“, die Intelligenz. Die Laute als Aeusserung von Gefühlen stehen dem Menschen in kaum grösserer Vielseitigkeit zur Verfügung, als verwandten Thierklassen. Im Besitz der Sprache überragt er sie alle. Sie ist das physiologische Correlat zu dem gewaltigen Fortschritt, welchen die Ausbildung des Grosshirns im Genus „homo“ macht.

Der Verlust des Grosshirns raubt dem Menschen sicher nicht jene emotiven Stimmäusserungen, dafür sprechen die Beobachtungen an acephalen Neugeborenen und an tief Blödsinnigen. Der Verlust des Grosshirns wird aber ebenso wie bei Thieren auch beim Menschen diese Stimmäusserungen auf das Niveau der Reflexe herabdrücken.

Die Sprache aber wird mit dem Grosshirn unwiderbringlich verloren gehen. Sie erinnert an diejenigen Ausdrucksbewegungen bei Vögeln, welche die Reaction sind nicht auf eine Sinneswahrnehmung direct, sondern erst auf eine besondere Verarbeitung derselben im Grosshirn, welche unseren „Vorstellungen“ analog ist. Wie bei ihnen, so führt auch bei der Sprache schon der erregende Schenkel des Reflexbogens durch das Grosshirn. Wir sehen also, gestützt auch auf die analogen Beobachtungen bei unseren Experimenten, in den Sprachstörungen der menschlichen Pathologie, in dem ganzen Symptomencomplex der Aphasie, Ausfall und Störung der Eigenfunction des Grosshirns, welche wir der eigenartigen sensorischen Störung, der Veränderung in der Verwerthung der Sinneseindrücke, auf motorischem Gebiet an die Seite stellen, wie das in der Pathologie schon vielfach geschehen und wohl keinen ernstlichen Widerspruch erfahren wird.

Nicht so einstimmig sind die Pathologen in der Deutung der Grosshirnlähmungen der Körpermusculatur, der typischen Hemiplegie. Die Lehre geht dahin, dass die Unterbrechung des Pyramidenfasersystems die Ursache der Lähmung sei. Es ist richtig, dass man bei jenen Hemiplegien absteigende Degenerationen in dem betreffenden Pyramidenfasersystem findet, aber es giebt Degenerationen dieses Fasersystems ohne Lähmungen.

Das Thierexperiment lieferte durch die Reizversuche von Fritsch und Hitzig das Analogon zu der Hirnrindenepilepsie des Menschen, die Exstirpation aber jener Reizpunkte führte nicht zur Lähmung des betroffenen Muskels. Die Exstirpation der ganzen erregbaren Zone beim Affen (Goltz) hatte zwar eine gewisse Vernachlässigung der betroffenen Extremitäten bei den gewöhnlichen Verrichtungen zur Folge, aber keine dauernde Lähmung. Die Entfernung einer ganzen Hemisphäre beim Hunde hatte so wenig Lähmung der gekreuzten Pfoten zur Folge, dass der Hund noch die Pfote auf Verlangen gab und sie als Hand beim Scharren benutzte, wie die normale (Goltz), und doch war der ganze Pyramidenstrang vollkommen degenerirt, enthielt keine einzige normale Faser (Langley und Grünbaum²⁷). Kurz, das Thierexperiment lieferte nichts der Grosshirnlähmung des Menschen Analoges, als jene Bewegungsstörungen bei Hunden und Affen nach Exstirpationen der motorischen Zone, welche wir zuerst bei den Eulen und Falken auftreten sahen. Es blieb zweifelhaft, wie viel sensorische und wie viel motorische Schädigung bei diesen flüchtigen Störungen vorliegt; sie wurden als Reiz- oder Hemmungswirkungen gedeutet. Bevor wir für

den Menschen in der Muskellähmung ein neues Ausfallssymptom anerkennen können, muss die Möglichkeit erwogen werden, ob diese Lähmungen nicht protrahirte Hemmungswirkungen sein können.

In den Fällen der menschlichen Pathologie handelt es sich nicht um einen einfachen Verlust der Grosshirnsubstanz, wie bei dem reinen physiologischen Experiment, sondern um krankhafte Veränderungen derselben. Es liegt auf der Hand, dass deshalb die Ausfallerscheinungen überwuchert sind von den chronischen Reizzuständen, für welche es auch der klinischen Beobachtung nicht an Symptomen fehlt. Wollen wir das Thierexperiment der Pathologie nähern, so müssen wir der Hitzig'schen acuten Reizung nicht die Exstirpation gegenüberstellen, sondern chronische krankhafte Processe zu erregen suchen. Vielleicht gelingt es auf diesem Wege, bei dem Thier das Analogon zur menschlichen Hemiplegie zu erzeugen. Ferner dürfte der Localisationsfrage, soweit sie pathologisches Interesse bietet, durch solche Versuche gedient sein, welche nicht darauf ausgehen, physiologische umschriebene Centren, Depots für Erinnerungsbilder u. s. w. zu finden, sondern die topische Diagnostik der Grosshirnkrankungen zu fördern.

AN H A N G.

Ueber experimentelle Entzündungsherde bei Hunden und Tauben.

In Gemeinschaft mit Herrn Dr. K ü m m e l habe ich im vergangenen Jahre begonnen, experimentell Gehirnentzündungen zu erzeugen. Als unsere Untersuchung schon im Gange war, hat Herr v. Malinowsky²⁸⁾ im Laboratorium des Herrn Prof. Goltz eine ähnliche Versuchsreihe angestellt, über welche eine vorläufige Mittheilung vorliegt. Es ist v. Malinowsky gelungen, durch Injection von pyogenen Mikroorganismen Gehirnabscesse zu erzeugen. Er hat eine ganze Reihe von Bakterien verwandt. Nur in einem Theil der Versuche bildeten sich Abscesse. Es ist aus der Mittheilung nicht ersichtlich, durch welche der Mikroorganismen und unter welchen Versuchsbedingungen die Eiterung eintrat. In dem näher berichteten Versuch machte der Abscess, welcher in der motorischen Region sass, Lähmungserscheinungen. Die Exstirpation des betreffenden Hirnthells liess dieselben wieder verschwinden.

Unsere Versuche, soweit sie hier in Betracht kommen, sind sämmtlich mit einem Mikroorganismus angestellt, welchen Dr. K ü m m e l aus dem Herzblut eines auf der med. Klinik an Noma der Wange verstorbenen jungen Mannes gezüchtet hat.

Es ist das ein *Diplobacillus*, welcher auf den gebräuchlichen Nährböden wächst, auch anaërob zu züchten ist, dabei mässig reichlich Gas entwickelt, für alle bisher untersuchten Thiere (Mäuse, Meerschwein, Kaninchen, Hund, Taube) in frischen Culturen in hohem Grade virulent ist und sich durch schlechte Färbbarkeit auszeichnet:

Wir gingen bei diesen Versuchen vorerst darauf aus, zu sehen, ob

1. Entzündungsherde im Grosshirn complete Lähmungen der gekreuzten Körperhälfte hervorrufen können;
2. ob die topographische Lage des Erkrankungsherdes typische Unterschiede in den Erscheinungen macht.

1. Die Trepankrone wird über dem lateralen Ende des rechten Sulcus cruciatus aufgesetzt.

Versuch 1. Braunschwarzer Dorfhund, 1 ccm mit dem *Bacillus* inficirten Agars wird mit der Pravaz'schen Spritze durch die Dura und Hirnrinde in die weisse Substanz injicirt. 16. December 1890. Aether-Morphiumnarkose. Als der Hund aus der Narkose erwacht ist, zeigt er keinerlei Störungen. Am folgenden Tage lässt die linke vordere Extremität eine starke Herabsetzung der Sensibilität erkennen. Dieselbe wird oft mit dem Rücken aufgesetzt, knickt leicht ein, lässt sich weit abduciren, ohne dass die Stellung bald corrigirt wird. Keine deutliche Sehstörung.

18. December. Links deutliche Lähmungserscheinungen. Der Hund hinkt mit den linken Extremitäten; während er gestern noch vom Tisch springen konnte, ohne zu fallen, stürzt er dabei heute mit grosser Gewalt auf die linke Seite. Danach treten isolirte Zuckungen im linken Hinterbein ein; Kaubewegungen und Schaum vor dem Maul. Die Krämpfe hören wieder auf, ohne sich verbreitet zu haben. Am Abend, ohne nachweisbare Veranlassung isolirte Krämpfe im linken Vorderbein. Fleisch nimmt der Hund nur von rechts her, beachtet auch Bedrohungen von der linken Seite nicht.

19. December. Fällt jetzt auch beim Gehen leicht auf die linke Seite und kann sich dann nur mühsam erheben — blind für die linke Gesichtshälfte, keine Krämpfe.

20. December. Todt. Autopsie: Dura und Pia normal. Abplattung und leichte gelbliche Verfärbung der Windungen um den Sulcus cruciatus. Rechts unter denselben in der weissen Substanz eine grosskirsch-grosse Höhle mit dünnflüssigem Eiter gefüllt. Aus dem Eiter wächst der *Nomabacillus* in Reincultur. Das Herzblut ist steril.

Versuch 2 21. December 1890. Dogge, 2 ccm steriles Agar in gleicher Weise injicirt ohne jede Erscheinungen.

20. Januar 1891. Durch die Narbe werden 2 ccm inficirten Agars injicirt. Gleich nach der Operation bis zum anderen Morgen vollkommen symptomfrei. Liegt in normaler Weise nach rechts eingerollt im Stall, angerufen will sich das Thier erheben, stürzt auf die linke Seite. Die linke Körperhälfte ist nahezu vollständig gelähmt. Rumpf nach rechts eingebogen. Nur mit Unterstützung kann das Thier stehen und in engen

Kreisen rechts herum gehen, wobei die linken Extremitäten stets ausgleiten, zusammenknicken, sehr oft mit dem Rücken aufgesetzt werden. Die linke Oberlippe hängt weit herab, die Nase ist stark nach rechts verzogen. Die Augenaxen sind nach rechts gerichtet, die Pupillen gleich, reagiren normal. Das Thier sieht nur von rechts her, versucht von dort Fleisch zu nehmen, wird aber durch Krämpfe daran verhindert.

Die ganze Musculatur der gelähmten Seite wird von anhaltenden klonischen Krämpfen bald gleichzeitig, bald abwechselnd durchtobt. Unbetheiligt bleiben Zunge und Augenmuskeln. Die rechte Körperhälfte nimmt niemals an den Krämpfen Theil. Das Thier ist bei Bewusstsein und giebt sich die grösste Mühe, auf Anruf aufzustehen und zu gehen. Bis zum Tode Abends 9 $\frac{1}{2}$ Uhr hält dieser Zustand an.

Section: Dura und Pia normal. Die motorische Zone zeigt breite, abgeflachte Windungen von normaler Farbe. Consistenz weicher. Der Frontalschnitt, parallel und etwas hinter dem Sulcus cruciatus geführt, halbirt einen nussgrossen, blauröthen, weichen Herd; um denselben dicht versprengte Blutpunkte in der weissen Hirnmasse. Seitenventrikel, grosse Ganglien u. s. w. nichts Besonderes.

Aus dem Erweichungsherd wächst der Nomabacillus in Reincultur. Herzblut bleibt steril.

2. Trepanation über der Mitte der Grosshirnhemisphäre links am vorderen Rande der Augenregion (Munk's Schema).

Versuch 3. Bei einem kleinen fuchsartigen Hund. Eine Capillare von Glas, mit Nomabacillen gefüllt wird durch Dura und Rinde in die weisse Substanz geschoben. Am 27. Februar 1881, gleich nach dem Erwachen aus der Narkose, keinerlei Störungen.

28. Februar. Der Hund ist traurig, will nicht ordentlich fressen, zeigt aber keinerlei Localerscheinungen.

1.—3. März. Das Thier ist wieder vollkommen munter, zeigt keinerlei Störungen, tanzt auf den Hinterbeinen u. s. w.

In der Nacht vom 2.—5. März wälzt er sich viel umher, ist krank, kann nicht recht auf den Beinen stehen. Keine Lähmung, keine Krämpfe. Getödtet.

Section: Dura und Pia normal; die linke Hemisphäre des Grosshirns erscheint im Ganzen grösser als die rechte, die Windungen um die Einstichstelle herum abgeplattet. Farbe und Consistenz der Rinde unverändert. Ein Frontalschnitt durch den Einstichkanal halbirt eine etwa wallnussgrosse Höhle in der weissen Substanz, gefüllt mit einer hämorrhagischen Flüssigkeit; dieselbe enthält rothe unveränderte Blutkörperchen, Schatten von solchen, grosse Körnchenkugeln, Myelinkugeln verschiedenster Grösse, freie Blutfarbstoffnadeln. Die Wandung der Höhle bildet eine braunrothe festere Schicht, welche sich scharf gegen die weisse Markmasse absetzt. — Die Ventrikel der grossen Ganglien und die übrigen Theile des Gehirns bieten normale Verhältnisse.

Aus dem Herd gehen Nomabacillen allein an. Herzblut steril.

3. Trepankrone über dem Hinterhauptslappen aufgesetzt, entsprechend der Munk'schen Stelle A.

Versuch 1. Grosser grauer Schäferhund. 15. Februar 1891. 1 ccm inficirten Agars in den linken Hinterhauptslappen injicirt. Aus der Nar-kose erwacht, zeigt der Hund keinerlei Störungen.

16. Februar 1891. Das Thier ist sehr munter. Keine motorischen Störungen, dagegen blind für die rechte Gesichtsfeldhälfte. Frisst nur von links her vorgehaltene und zugeworfene Fleischstücke. Bedrohungen nur vom links her beachtet. Pupillarspiel normal. Augenhintergrund ebenfalls.

17. Februar 1891. Verhalten ganz unverändert.

18. Februar 1891. Der Hund ist sehr unruhig, geht schwankend umher, ohne Lähmungserscheinungen, oder liegt auf dem Boden und kratzt unaufhörlich mit allen vier Extremitäten, bringt sich grosse Scheuerdefecte bei. Blind nur für das rechte Gesichtsfeld, Pupillen, Augenhintergrund normal. Mit nur kurzen Unterbrechungen heult und bellt der Hund, macht den Eindruck, als delirire er. Die Wunde wird geöffnet und 2 tiefe Einschnitte in das Gehirn gemacht; weder Eiter noch Serum kommt zu Tage. Der Zu-stand bleibt unverändert. Am Abend durch Eröffnen der Carotiden getödtet.

Section: Im Hinterhauptslappen links ein kirschgrosser braunrother Erweichungsherd, in der Mitte desselben steckt ein Blutgerinnsel, wel-ches in den Ventrikel hineinragt und denselben ganz ausfüllt. Das Epen-dym des Ventrikels ist trüb, spiegelt nicht, es lassen sich feine Fibrin-schleier abziehen. In den rechten Ventrikel geht durch das Foramen Monroi ein Fortsatz des Blutgerinnsel hinein. Der Ventrikel ist zum grossen Theil durch braunrothe Fibringerinnsel verklebt. Dura und Pia normal, ebenso auch die übrigen Ventrikel. Aus dem Serum des rechten Ventrikels wachsen nur Nomabacillen. Blut steril.

In diesem Versuch hatte die entzündliche Erweichung im Ge-biet des Hinterhauptlappens Blindheit für den gekreuzten Sehraum als einzige Störung zur Folge. Die Erscheinungen, welche vom 3. Tage ab beobachtet wurden, sind auf die Betheiligung des Epen-dyms der Seitenventrikel an dem entzündlichen Process zu beziehen. Das Blutgerinnsel stammte wohl von dem letzten Eingriff vom 18. Febr. her. Die 3 weiteren Versuche verliefen ganz ähnlich; in den ersten Tagen nichts als Sehstörung auf dem gekreuzten Gesichtsfeld, später plötzlich unter zunehmender allgemeiner Hinfälligkeit delirien-artige Zustände, oft eine ungemeine Hyperästhesie für alle sensiblen Erregungen. Bei der Section neben dem Herd in der Gehirnsubstanz seröse oder eitrige, stets stark fibrinhaltige Flüssigkeit in den Ventrikeln, mehr oder weniger bedeutende Erweiterung derselben, die sich in einem Falle auf sämtliche Ventrikel und den ganzen Centralkanal des Rückenmarks erstreckte. Das Ependym stets stark entzündet, dabei Dura und Pia unverändert.

In einem Falle kam das Bild dieses acuten entzündlichen Hydro-cephalus internus allein zur Entwicklung, ohne dass sich um den Stichkanal ein Erweichungsherd entwickelt hätte.

Grosse neufundländer Hündin. 21. December 1890. Injection von Agar, welches mit *Staphylococcus albus* infectirt war, in die motorische Zone der rechten Grosshirnhemisphäre. Die Wunde verheilt, keine Störungen.

21. Januar 1891. Trepanation über der linken sogenannten Sehsphäre. Starke venöse Blutung; als dieselbe steht, Injection von Agar mit *Nomabacillen*. Nach dem Erwachen aus der Narkose ist das Thier etwas hinfällig infolge der starken Blutung, zeigt aber keine nervösen Störungen.

22. Januar. Auf Anruf richtet sich das Thier mit Mühe auf, geht einige Schritte, fällt dann bald wieder um auf die linke Seite. Keine Störungen des Gesichts nachzuweisen, keine motorische Lähmung. Sieht in beiden Gesichtshälften gleich gut, hört sehr fein. Frisst mit sichtlichem Appetit, fängt Fleischstücke ganz geschickt auf.

Bis zum 27. Januar Zustand unverändert. Am linken Auge heute Conjunctivitis purulenta, welche unter Waschungen bis zum 3. Februar vollkommen wieder verschwindet. Das psychische Verhalten des Thieres beginnt jetzt sich zu ändern. Der Mensch wird angeknurrt, sobald er sich dem Thiere nähert, und misstrauisch mit den Augen verfolgt. Keine Sehstörung nachzuweisen. Besonders des Nachts bellt und schreit der sehr wohlherzogene Hund unausgesetzt.

4. Februar. Keine motorische oder sensible Lähmung nachzuweisen, keine Sehstörung. Beim Fressen und Saufen ist der Hund sehr ungeschickt. Geht und steht schwankend, aber ohne Unterschied im Gebrauch der beiden Körperhälften. Keine Krämpfe, psychisches Verhalten unverändert.

4. Februar Tod. Autopsie (Dr. Kümmel): Dura am Schädel fast völlig adhärent. Linke hintere Hälfte der Grosshirnhemisphäre leicht braungelb verfärbt, Windungen wenig abgeplattet, Pia unverändert. Der linke Seitenventrikel sehr stark erweitert, entleert eine grosse Menge stark trüber, braunrother Flüssigkeit, ohne üblen Geruch, dünnflüssiger Consistenz. Dieselbe enthält zahlreiche intacte rothe Blutkörperchen, Schatten solcher, reichlich weisse Blutkörper, zum Theil stark mit Fetttropfen beladen, freie Fetttropfen und Myelinkugeln und gerinnt bald. Die Wandungen des Ventrikels sind auffallend derb gegenüber der abnorm weichen Beschaffenheit des übrigen Grosshirns. Die Oberfläche ist unregelmässig granulär, von dunkelrother Farbe. Reichliche gelbe, feste, fibrinöse Massen haften der Oberfläche an und verschliessen das Vorderhorn und den Eingang in das Foramen Monroi. Das Relief des Ventrikelbodens ist nur theilweise zu erkennen, fast vollständig ausgeglichen. Rechte Hemisphäre von normaler Gestalt, Farbe und Consistenz; nur mit Mühe ist der Stichkanal der ersten Impfung als ein schmaler braunrother Strich in der weissen Substanz unter der motorischen Zone aufzufinden. Der Ventrikel ist nur wenig erweitert, enthält eine klare, aber blutig gefärbte Flüssigkeit. Die Wandungen sind spiegelglatt, zeigen nur einzelne punktförmige Hämorrhagien. Das Relief ist wohl erhalten. Die übrigen Hirnthteile bieten makroskopisch normale Verhältnisse.

In der Rinde des Hinterhauptlappens rechts ist der Stichkanal als

ein schmaler Strich blutig rother, etwas weicherer Substanz bis in den erweiterten Ventrikel zu verfolgen.

Das Herzblut erwies sich steril.

In diesem Falle fehlte eine grössere entzündliche Erweichung des Hinterhauptlappens und dem entsprechend zeigte der Hund keine Sehstörung, sondern rein das Bild des entzündlichen Hydrocephalus internus. Obwohl wesentlich nur der rechte Seitenventrikel erkrankt war, liess doch die Beobachtung keine Beschränkung der Symptome auf eine Seite erkennen. Nur eins fiel in dieser Beziehung auf. Alle Hunde mit solchem vorwiegend einseitigen Hydrocephalus waren trotz der starken psychischen Störung, welche an ein heftiges Delirium denken liess, bis zu ihrem Tode durch Anrufen zu erwecken und versuchten dann schwanzwedelnd dem Menschen zu folgen. Sich selbst überlassen, verfielen sie aber sofort wieder in den geschilderten Zustand.

Aus diesen Beobachtungen geht hervor:

1. Ein entzündlicher Herd in der motorischen Region des Grosshirns kann complete Lähmung der gekreuzten Körperhälfte beim Hund hervorrufen neben clonischen Krämpfen in derselben und ohne Störung des Bewusstseins. Dieselbe kann verbunden sein mit einer Sehstörung für die gekreuzte Hälfte des Gesichtsfeldes; während die Exstirpation dieses Gehirnthails weder Lähmung, noch Blindheit zur Folge hat. Die Exstirpation des Gehirnthails mit einem solchen entzündlichen Herd kann die Lähmung wieder zum Verschwinden bringen (v. Malinowsky).

2. Ein gleicher entzündlicher Herd in der interamedialen Region des Grosshirns kann sich entwickeln und das Thier tödten, ohne dass Lähmung oder Sehstörung zur Beobachtung kommen.

3. Ein gleicher entzündlicher Herd, welcher sich in dem Hinterhauptlappen eines Hundes entwickelt, macht gekreuzte Blindheit ohne motorische Störungen.

4. Eine intensive entzündliche Erkrankung eines Seitenventrikels braucht gar keine nervösen Localerscheinungen zu machen.

In der Pathologie des Hundegrosshirns tritt also eine „Localization“ in ganz analoger Weise hervor, wie beim Menschen. Die vorübergehenden Störungen bei den Exstirpationsversuchen wiesen auf diese Analogie schon hin. Es steht zu erwarten, dass die Grosshirnchirurgie bald auch für den Menschen die Ausfallserschei-

nungen nach dem einfachen Verlust an Grosshirn in analoger Weise beschränken wird, wie dies die Experimente am Hunde und Affen von Goltz erwarten lassen.

Die Grosshirnlähmung stellt sich somit dar als eine Hemmungswirkung auf die motorischen Centren des Rückenmarks. Die Bahn dieses hemmenden Einflusses dürfte der Pyramidenstrang sein.

Diese Auffassung wird gestützt durch die Beobachtung an einer Taube mit einem Gehirnbröckel, welche das Gegenstück zu den oben mitgetheilten Beobachtungen am Hunde darstellt.

Die Impfung des Taubengrosshirns mit dem *Nomabacillus* führte in der Mehrzahl der Fälle zu einer acuten diffusen Entzündung dieses Organs, welche in 12—24 mit dem Tode unter krampfartigen Bewegungen in den Flügeln, Füssen, dem Kopfe endete. Gleich nach der Impfung erscheint das Thier ganz unverändert, plötzlich treten jene Krämpfe ganz allgemein ein und führen in wenigen Minuten bis 1 Stunde zum Tode. Das Gehirn findet sich bei der Autopsie stark hyperämisch, blauroth, auch die weisse Substanz, die Ventrikel mit Fibrinmassen verklebt, an einigen Stellen gelbe, käsige Massen (Eiter). Aus dem Gehirn wächst der *Nomabacillus* rein wieder; das Herzblut kann steril sein; in einigen Fällen wuchs auch der *Nomabacillus* aus ihm.

Nur in einem unter etwa 12 Versuchen gelang es, einen beschränkten Entzündungsherd zu erhalten.

Diese Taube war am 7. März mit einer Capillare voll *Staphylococcus aureus* aus einem Carbunkel in die rechte Hemisphäre geimpft worden. Bis zum 8. März zeigten sich keinerlei Erscheinungen. An diesem Tage wurde in die linke Hemisphäre oberhalb der Ausstrahlung des *Pedunculus cerebri* eine Capillare mit *Nomabacillen* hineingeschoben. Bis zum 25. März blieb das Thier normal. An jenem Tage lässt sich Blindheit des rechten Auges und Abstumpfung der Sensibilität auf der rechten Körperhälfte feststellen (auf Anblasen reagirt nur die linke Seite). — Dagegen geht, fliegt, frisst die Taube normal. — Pupillenreaction beiderseits gleich und normal. Dieser Zustand bleibt unverändert bis Anfang April, jetzt frisst die Taube nicht mehr ordentlich, magert ab, obwohl sie gefüttert wird. Blindheit und Anästhesie rechts bestehen unverändert fort. Motilität ungestört. 2. April wird das sehende Auge enucleirt; jetzt liess sich deutlich wieder rechts Sehvermögen nachweisen. Das Thier magert zusehends ab, zeigt aber bis zum 12. April keinerlei Bewegungsstörungen. An diesem Tage kann die Taube vor Schwäche nicht mehr aufstehen, wird getödtet.

Die Section ergibt:

Die linke Grosshirnhemisphäre ist im Wesentlichen ersetzt durch einen grossen gelblichen, sehr harten Körper, welcher auf dem Schnitt deutliche Schichtung erkennen lässt. Die Rinde des Grosshirns ist zum

grössten Theil geschwunden, so dass jener Körper direct unter der Dura liegt; diese und der Knochen sind um den ehemaligen Einstichkanal fest verwachsen, die Knochensubstanz zeigt hier einen runden Defect von 3 mm im Durchmesser, mit scharfem Rand, an der Oberfläche umgeben von einem Wall weisslicher, opalescirender, neugebildeter Substanz. Der Schädeldefect ist durch eine Bindegewebsmembran (Dura?) verschlossen, welche etwas vorgestülpt ist und in deren Höhlung jene entzündliche Neubildung hineinragt. Vorne sitzt an dem Tumor der Rest des Stirntheils, welcher stark geschwollen erscheint und in die Orbita vorgedrängt ist.

Die rechte Hemisphäre ist stark zur Seite gedrängt, sonst normal; in dem Stichkanal der ersten Impfung ein käsiger Streif. Die übrigen Gehirntheile durchaus normal.

Aus der erkrankten Hemisphäre wuchsen auf der Platte nur grosse Mengen von Noma-culturen. Herzblut blieb steril.

In diesem Falle handelt es sich um Zerstörung der ganzen linken Grosshirnhemisphäre durch einen entzündlichen Process in 25 Tagen. Die Erscheinungen traten erst am 7. Tage auf und waren die gleichen wie bei einer Exstirpation dieser Hemisphäre. Während des ganzen Verlaufs der Krankheit wurden nicht einmal motorische Reizerscheinungen beobachtet.

Sollte in diesem Unterschied die anatomische Thatsache ihren physiologischen Ausdruck finden, dass die Tauben keine Bahn in ihrem centralen Nervensystem besitzen, welche analog der Pyramidenbahn vom Grosshirn zum Rückenmark herabsteigt?

Wir haben die Art, wie das Grosshirn in den allgemeinen Reflexmechanismus des centralen Nervensystems eingreift, bei verschiedenen Wirbelthieren zu verfolgen gesucht und haben trotz der mannigfaltigen Erscheinungsformen ihrer Lebensvorgänge überall das gleiche Princip wieder gefunden. Darauf beruht der Muth, aus diesen übereinstimmenden Ausfallserscheinungen ein Bild von der Leistung des Grosshirns zu construiren. Trotzdem mag zum Schluss daran erinnert sein, dass diese negative Bestimmung der Function durch Ausfallserscheinungen nicht entfernt die Sicherheit hat, wie die positive Bestimmung der Function des erhaltenen centralen Nervensystems durch die Resterscheinungen. Auch diese hoffen wir gefördert zu haben.

Literaturverzeichniss.

1. Flourens, P., Recherches experimentales sur les propriétés et les fonctions du système nerveux dans les animaux vertébrés. Paris 1824. 2. Aufl. 1842.
2. Magendie, M., Leçons sur les fonctions et les maladies du système nerveux. Paris 1839.
3. Longet, Anatomie und Physiologie des Nervensystems des Menschen und der Wirbelthiere. Deutsch von Hein. Leipzig 1847. (Cuvier vgl. Nr. 1.)

3. Marsh, Ch., *Dinocerata a Monographie of an extinct order of gigantic mammals*. Washington 1886.
4. Goltz, Fr. u. Freusberg, Ueber die Functionen des Lendenmarks des Hundes. *Pflüger's Archiv*. VIII. Bd. 1874.
5. Goltz, Fr., Ueber die Verrichtungen des Grosshirns. *Gesammelte Abhandlungen*. Bonn 1881 und *Pflüger's Archiv*. XXXIV. u. XLII. Bd. 1884 u. 1888.
6. Hitzig, E., *Untersuchungen über das Gehirn*. Berlin 1874.
7. Steiner, J., *Die Functionen des centralen Nervensystems und ihre Phylogeneese*. II. Abth. d. Fische. Braunschweig 1888.
8. Eckhard, C., *Beiträge zur Anatomie und Physiologie*. X. Bd. Giessen 1883.
9. Goltz, Fr., *Beiträge zur Lehre von den Functionen der Nervencentren des Frosches*. Berlin 1869.
10. Schrader, M. E. G., *Zur Physiologie des Froschgehirns*. *Pflüger's Archiv*. XLI. Bd. 1887.
11. Tarchanoff, S. R., *Zur Physiologie des Geschlechtsapparates des Frosches*. *Pflüger's Archiv*. XL. Bd. 1887.
12. Albertoni, P., *Ueber die Hemmungscentren der Kröte*. *Centralblatt für Physiologie*. 1888.
13. Spallanzani, *Versuche über die Erzeugung der Thiere und Pflanzen*. Aus d. *Französischen von Michaelis*. 1786.
14. Vgl. Edinger, L., *Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns I. Vorderhirn*. Frankfurt 1888.
15. Schrader, M. E. G., *Zur Physiologie des Vogelgehirns*. *Pflüger's Archiv*. XLIV. Bd. 1888.
16. Munk, H., *Ueber die Functionen der Grosshirnrinde*. 2. Aufl. Berlin 1890.
17. Stefani, A., *Il sistema nervoso centrale. Parte II^a. Dell' encephalo umano*. 1887.
18. Fasola, G., *Effetti di scervellazioni parziali e totali negli uccelli in ordine visione*. *Rivista sperimentale di Freniatria etc.* 1889. XV.
19. Bellonci, J., *Ueber die centrale Endigung des N. opticus bei den Vertebraten*. *Zeitschr. f. wiss. Zool*. XLVII. Bd. 1888.
20. Stilling, J., *Untersuchungen über den Bau der optischen Centralorgane*. I. Theil. *Chiasma und Tractus opticus*. Kassel 1882.
21. Perlia, *Vorläufige Mittheilung über ein neues Opticuscentrum beim Huhn*. *Fortschr. d. Med.* VII. Bd. 2. 1889.
22. v. Monakow, C., *Experimentelle und pathologisch-anatomische Untersuchungen über die optischen Centren und Bahnen*. *Archiv f. Psychiatr.* XX. Bd. 1889.
23. Bechterew, W., *Ueber den Verlauf der die Pupillen verengernden Nervenfasern im Gehirn*. *Pflüger's Archiv*. XXXI. Bd. 1883.
24. Schulgin, M. A., *Phylogenesis des Vogelgehirns*. Inaug.-Diss. Jena 1885.
25. Darkschewitsch, L., *Versuche über die Durchschneidung der hinteren Gehirncommissur beim Kaninchen*. *Pflüger's Archiv*. XXXVIII. Bd. 1886.
26. Goltz, Fr., *Der Hund ohne Grosshirn*. *Wandervers. südwestdeutsch. Neurologen und Irrenärzte zu Baden-Baden* 25.—26. Mai 1889. *Neurol. Centralbl.* VIII. Bd. 1889.
27. Langley und Grünbaum, *On the degeneration resulting from removing of the cerebral cortex and corpora striata in the dog*. *Journal of Physiology*. 1891.
28. v. Malinowski, *Ueber künstlich erzeugte Gehirnabscesse*. *Centralbl. f. d. med. Wiss.* 1891.