

166.

Dr. Viktor Janda (Praha):

**O VLIUV NERVSTVA HLAVY NA POHYBY HMYZU.**

(Věnováno k 60. narozeninám p. univ. prof. Dra Jana Zavřela.)

Pokusy, týkající se otázky, jaký vliv má odstranění nervstva hlavy, případně celé hlavy na pohyby hmyzího těla, byly dosud konány jen na poměrně malém materiálu a spíše mimochodem při výzkumu výkonů ústředního nervstva a při zjišťování možnosti transplantace hlav. Moje studie mají být příspěvkem k důkladnějšímu soustavnému probádání výše uvedené otázky na větším počtu druhů i jedinců. Jimi měly být jednak získány nové poznatky v tomto oboru, jednak přezkoušeny a ověřeny dosavadní údaje. Pokusy, o nichž zde podávám zprávu, jsem konal v letech 1924—1937<sup>1)</sup> jednak na hmyzu, který se dá v zajetí dobře chovati, jednak na hmyzu čerstvě chyceném, velmi často i přímo v přírodě, hned po chycení, aby nebyla porušena reaktivnost delším zajetím a nebyl tím zkreslen obraz reakce. Splnění této podmínky jest velmi důležité u některých choulolistivějších druhů. Mimo rybenku (*Lepisma saccharina* L.) byly operace provedeny bez narkosy. Hlava byla odstraněna jemnými nůžkami, obvykle teprve po utažení ligatury za ní, aby byla ztráta haemolymfy co nejmenší. Pouze u druhů s velmi tenkými hlavovými stopkami, kde bylo krvácení tak nepatrné, že nepřicházelo v úvahu, byly hlavy odstraňovány bez ligatur. Kde bylo třeba, byly rány ještě uzavřeny parafinovými uzávěrkami. Poněvadž se, zvláště u některých druhů, dostavuje po operaci shock, který někdy trvá i delší dobu, byly pozorovány příslušné reakce teprve po nějaké době po odstranění hlavy a byly kontrolovány vícekrát i v delších přestávkách, někdy i po několik dnů. Obvykle bylo vyčkáno, až byly výsledky pokud možno jednoznačné. Hlavní zřetel jsem věnoval vlivu odstranění hlavy na pohyby kráčivé, pohyby křídel (let), reflexy čistící, stírací, obracecí, vymršťovací a na reflex stavění se mrtvým. V některých případech jsem hleděl vyšetřit i polohu oddílů nervové soustavy, ovládajících ony různé druhy pohybů. Většinou jsem konal pokusy s imagy, ale kde mi bylo možno, přibrál jsem pro srovnání i larvální stadia. Jednotlivé případy uvedu podle skupin hmyzu.

Z *Apterygot* jsem konal pokusy s 15 rybenkami (*Lepisma saccharina* L.). Bezhlavé rybenky pohybují sice po dotyku velmi čile nohama, ale nejsou schopny déle trvajících samovolných spořádaných (koordinovaných) kráčivých pohybů. Po dotyku zádě, nebo jejích přívěsků, vykonají sice několik dosti normálních kroků dopředu, ale když dráždění přestane, zůstanou opět klidně státi na svém místě tak dlouho, dokud nejsou opět podrážděny podobným způsobem. K pohybu dozadu však nebylo lze bezhlavé rybenky přimět ani tehdy, když byly přední části těla silně drážděny mechanicky nebo i horkou jehlou. Tlaku zpředu kladla bezhlavá zvířata silný odpor, při čemž se přidržovala křečovitě nohama. Po položení na hřbet ležela nehybně a pouze při dráždění ocasních štetů pohybovala silně nohama. Do normální polohy se samovolně nepřevrátila. Jest tedy odstraněním hlavy u rybenky znemožněna samovolná chůze

<sup>1)</sup> Předběžné sdělení o některých z těchto pokusů, jsem podal již ve schůzi č. zoologické společnosti v Praze dne 3./XII. 1930 a ve stručném výtahu je uveřejnil ve Věstníku č. zoologické společ. v Praze sv. 1. 1934 (viz seznam literatury č. 19 a), b). Od té doby jsem je doplnil ještě četnými dalšími nálezy.

dopředu i dozadu a potlačen reflex obracecí. Reflex přichycovací jest však naopak velmi zesílen.

Ze skupiny *Ephemeroptera* jsem vyšetřoval následky dekapitace u larev druhu *Cloeon dipterum* L. (10 ex.) a *Baëtis binoculatus* L. (8 ex.) a u 9 imag druhu *Potamanthus luteus* L. a 20 imag *Ephemerula vulgata* L. Všechna tato zvířata ztratila schopnost normální, samovolné chůze. Pohyby zádě však byly normální a také pohyby tracheálních přívěsků byly velmi čilé.

K pokusům jsem užil larev a imag více druhů, *Odonát*, a sice imag druhů: *Aeschna cyanea* Müll. (10 ex.), *Cordulia aenea* L. (4 ex.), *Gomphus flaviceps* Charp. (2 ex.), *Libellula flaveola* L. (6 ex.), *L. sanquinea* Müll. (7 ex.), *L. depressa* L. (7 ex.), *Calopteryx virgo* L. (6 ex.), *Lestes fusca* Linden (3 ex.), *L. sponsa* Hans. (4 ex.) a larev z rodu *Aeschna*, *Libellula* a *Agtrion* (celkem 20 ex.). U všech těchto druhů přestaly po odstranění hlavy samovolné kráčivé pohyby. Bezhlavá imaga však mohla po uchopení za zád vřít křídly, ano i lítati. Byla-li však zvířata sama sobě ponechána, bylo vzletnutí ze země nemožné. Zachycovací reflex byl velmi silný a reflex obracecí zřetelný. Bezhlavé larvy mohly po uzavření rány žít i mnoho dní a konaly na podráždění i jisté sporádané pohyby. Také Uexküll (39) uvádí, že lze Libelly po stětí sice přimět k drážděním k letu, ale ne k chůzi (srov. i Baldus (4) a Matula (25).

Ze svých pokusů s hmyzem rovnokřídlým (*Orthoptera*) uvádím tyto výsledky: Většina (32) bezhlavých škvorů (*Forficula auricularia* L.) nedovedla bez pobízení lézt i jen někteří jedinci (10) se o to pokoušeli. Dálo se to však velmi zvolna a nedokonale. Bezprostředně po odstranění hlavy však může ještě býti vykonáno několik normálních kroků. Je-li zvíře drážděno na zádi a nuceno k lezení dopředu, činí zadní nohy silné čistící pohyby (otírají se o konec zádě). Při dráždění přídy bezhlavých škvorů, ohýbá se zád k obraně směrem k přídě a uchopuje klíšťkami velmi pevně předmět, jímž bylo tělo drážděno. Poněvadž jeví podobné složité pohyby i zád, která byla odříznuta od ostatního těla, vidno, že tyto pohyby jsou zprostředkovány pouze nervstvem zádě. Podobně jako jiní autoři, na př. Yersin (38 a) a Steiner (36 a), pozoroval jsem také já, že bezhlavá samčí i samičí imaga švába obecného (*Blatta orientalis* L.) (25 ex.) mohou (když pomine shock vyvolaný operací) lézt dosti dobře, byť ani zdaleka tak rychle a obratně jako normální zvířata. Jeden takový bezhlavý jedinec na př. proběhl v 5 min. dráhu asi 240 cm. Při lezení byla přída skloněna dolů. Poněvadž u tohoto druhu byl s hlavou odstraněn nejen mozek, ale i podjícnová zauzlina, vidno, že zde nemá tato zauzlina pro uskutečnění normální chůze tak velkého významu jako u mnohých jiných hmyzů. Obrací reflex jest zachován. U rusa (*Phyllodromia germanica* L., 32 ex.) bylo lezení po odstranění hlavy mnohem horší než u švába. Jde zde spíše jen o postrkování těla opíráním se zadních noh o podložku, než o skutečnou chůzi. K pokusům s kudlankou nábožnou (*Mantis religiosa*<sup>2)</sup> L.) jsem použil 5 imag (většinou zelených) a 2 larev. Před odstřižením jsem hlavu odškrtil ligaturou. Zvířata přestala samovolně lézt i teprve, když byla pobízena k chůzi, učinila několik chabých a nejistých kroků, při čemž natahovala přední nohy dopředu, jakoby jimi ohmatávala podložku a hleděla se na ní zachytiti drápky. Když byly bezhlavé kudlanky dány na přesně poznamenané místo a tam ponechány samy sobě asi 2 dny, zůstaly buď na něm trvale stát, anebo popolezly jen málo. Jinak však

<sup>2)</sup> Živý materiál tohoto druhu jsem získal laskavostí p. prof. W. Spitzera z Nitry na Slovensku, začež mu vzdávám uctivý dík.

byla taková bezhlavá zvířata velmi čilá a pohybovala silně křídly i zádí a konala po podráždění na přídě předními chápavými nohama tytéž typické a rychlé pohyby jako normální zvíře, když chytá hmyz. Tyto pohyby trvaly i 5 dnů po odstřižení hlavy. Chytačí pohyby předních noh nejsou tedy řízeny hlavovým nervstvem. Po odstranění hlavy nenastala ani u zelených ani u žlutavých a hnědavých exemplářů žádná změna zbarvení těla, právě tak jako u ostatních mnou zkoumaných Orthopter, vyjma pakobylky indické (*Dixippus morosus* Br. et Redt), o níž se ještě zmíním. Bezhlavé kudlanky jsem udržel na živu až 15 dní. Že bezhlavé kudlanky mohou konati mnohé spořádané pohyby, uvádí i Gadeau de Kerville (14). J. Zbořil (40) pozoroval, že bezhlavá kudlanka žila až 6 dní a v prvních dnech i sem tam popolézala. — U pakobylky indické (*Dixippus morosus* Br. et Redt) nezpůsobí odstranění mozku (srovnej i moje dřívější zprávy a zprávy Schleipa (34) a Budbrocka (8)) žádných zvláštních poruch a zvířata, zbavená mozku, se liší od normálních jen tím, že skoro neustále běhají a nedají se tak snadno přivésti v klid. Bezhlavé exempláře (42 kusů) upadaly sice v periodické stavy kataleptické (t. zv. »ochranné postavení«, spojené s nehybností těla) jako normální zvířata, ale nekonal, samy sobě ponechány, žádných kroků dopředu. Je-li dráždění zádě příliš silné, zvedne zvíře pouze záď obloukovitě vzhůru, případně jí i mrská, ale nehne se z místa, anebo vykoná trhavý a neúčelný pohyb dozadu, t. j. ještě blíže k zdroji dráždění. Sluší uvést, že bezprostředně po odstranění nebo odškrcení hlavy mohou indické pakobylky vykonati několik zcela normálních kroků dozadu.<sup>3)</sup> Odstranění nebo odškrcení hlavy má u exemplářů s tmavým kožním pigmentem velký vliv na jejich periodickou barvoměnu.<sup>4)</sup> Tmavý pigment se totiž stáhne v hrudky a kůže zesvětlí. Byla-li hlava utažena pouze dočasně ligaturou, navrátí se opět původní barvoměna, když se tato ligatura uvolní. Zachycovací reflex jest po odstranění hlavy zesílen a reflex obracecí zachován. — Podle Bethého (6) vyvolá odstranění nadjícenové a podjícenové zauzliny u *Pachytilus cinerascens* zastavení koordinovaných kráčivých pohybů a bezhlavé zvíře vykoná jen po umělém dráždění 3—4 neúplné kroky. Po stlačení zádě může nastati i skok. Obracecí reflex zůstane zachován. Podobné následky jsem našel i u *Locusta viridissima* L. (6 ex.), *Saga serrata* Fabr. (1 ex.),<sup>5)</sup> *Tachycines asynamoros* Adel, (6 ex.), *Tettix subuletus* L. (3 ex.), *Tettix bipunctatus* L. (2 ex.), *Psophus stridulus* L. (8 ex.) a *Oedipoda coerulescens* L. (5 ex.). Bezhlavé kobylky a saranče vyzdvihují zadní nohy nápadně do výše. Nutíme-li je po uchopení špičky zádě k lezení dopředu, kráčí zvolna a nejistě jen nohama prvního a druhého páru, kdežto zadní nohy zůstanou stále ohnuty v kloubu femorotibiálním a není jich použito k chůzi. Při silném dráždění kladélka, může nastati i skok. U čtyř exemplářů cvrčka polního (*Liogrylus campestris* L.) se neobjevil po odstranění hlavy ani shock, ani zmenšení tonusu nožních svalů a bezhlaví cvrčkové zůstali i dlouho na živu. Bez vnějších popudů však krácejí jen velmi špatně a nejistě a po stisknutí tarsů vykonají skok. Podle Yersina (38 b.) jeví cvrček, jemuž byl vyňat mozek, jen malou spontánní hybnost. Po prostřižení jícenových spojek mezi podjícenovou zauzlinou a první zauzlinou hrudní, vykoná jen několik nepodaře-

<sup>3)</sup> U termita *Calotermes flavicollis* pozoroval Comes (10), že bezhlaví jedinci konali kráčivé pohyby jen dozadu, málokdy samovolně, vždy však na podráždění.

<sup>4)</sup> Podrobnější zprávy o tom viz v práci V. Janda, [19 c].

<sup>5)</sup> Tento vzácný exemplář jsem obdržel od p. prof. Dra Jar. Štorkána, jemuž zde srdečně děkuji.

ných kroků a často se při tom i převrátí. Bezhlaví samečkové se mohou pářit i s bezhlavými samičkami. — Z R h y n c h o t jsem konal nejvíce pokusů se splešťulí blátivou (*Nepa cinerea* L.) jednak s imagy (52 ex.), jednak s larvami (35 ex.). Imaga se hodí k pokusům mnohem lépe, poněvadž larvy jeví značné rozdíly v reaktivnosti a jsou mnohem citlivější k operativním zásahům. Je-li odstraněna jen hlava, nelze zjistiti žádných poruch ani v chůzi, ani v plování. Bezhlaví jedinci lezou a utíkají právě tak rychle jako normální zvířata, ano lezou ještě vytrvaleji než tato. Při tom překonávají i menší překážky, uchopují předníma chápavýma nohama menší předměty a pevně je drží, právě tak, jako chycenou kořist. Také je přitahují k bezhlavému tělu týmže charakteristickým způsobem jako normální zvířata, když chtějí svoji kořist vyssát. Bezhlavé splešťule mohou konati i velmi složité, účelné a spořádané pohyby, když na př. vylézají z hladkých skleněných misek se svislými stěnami. Porušili-li se při odstraňování hlavy i části břišního pásma, které leží v předohrudí, lezou a plovou taková zvířata obvykle jen velmi špatně a zpravidla teprve tehdy, když dráždíme jejich chodidla. Někdy také nelezou vůbec. Tónus nožních svalů jest velmi oslaben, takže trup poklesne k podložce. Nutno uvést, že u splešťule splývá podjícnová zauzlina s první zauzlinou hrudní (srov. O. Pflugfelder, (32), takže po pouhém odstranění hlavy zůstane ona zauzlina nedotčena.<sup>6)</sup> Přední část těla splešťule, složená jen z hlavy a z předohrudí (s prvním párem noh), běhá po oddělení od ostatního těla velmi rychle a přelézá i menší překážky. Také pouhé izolované předohrudí může lézt, byť i jen zvolna a uchopovati menší předměty. Mnohdy se však v tomto případě samovolný pohyb nedostaví. Středohrudí, spojené se zadohrudím (se 2. a 3. párem noh), vykoná, krátce po operaci, obvykle jen několik kroků, načež nastane trvalé ochrnutí noh. Také tělní fragmenty, které se skládají pouze ze středohrudí nebo ze zadohrudí, nejsou schopny delšího samovolného pohybu. Ochrnutí středních a zadních noh lze dosíci i hlubším zářezem na břišní straně mezi 1. a 2. párem noh. Z uvedených nálezů plyne v souhlasu s anatomickými poměry ústředního nervstva, že u splešťule jsou řízeny samovolné spořádané pohyby všech tří párů noh oddílem nervstva, který leží v předohrudí. Odstranění druhého páru noh nemá vlivu na normální plovací pohyby.<sup>7)</sup> Reflex obracecí zůstane zachován. Reflex stavění se mrtvým, který se objevuje u normálních splešťulí, vyňatých náhle z vody, jsem pozoroval po jistou dobu i u zvířat bezhlavých. Není tedy k jeho vybavení třeba přítomnosti hlavového nervstva. U vodoklopa (*Ranatra linearis* L.) byly následky odstranění hlavy velmi podobné poruchám, které jsem právě popsal u splešťule, což odpovídá podobné stavbě ústředního nervstva. Pokusy jsem zde konal jednak s larvami, které se právě vylíhly z vajíček (15 ex.), jednak s imagy (25 ex.). Mladé larvy jsou velmi citlivé a upadají po odstranění hlavy v dlouhotrvající stav nehybnosti (shock), v němž mnoho z nich setrvává až do smrti. Zato bezhlavá imaga lezou i plovou samovolně zcela normálně. Jejich pohyby se dějí skoro neustále bez delších přestávek. Reflexní dráždivost jest zvýšena a obracecí reflex zachován (srov. i Holmes (17)). Po náhlém vyjmutí z vody se objeví u normálního vodoklopa »obránný reflex« a zvíře se staví mrtvým. Průběh tohoto děje však není, jak jsem se mohl mnohokrát přesvědčit, vždy úplně stejný, nýbrž může se i u téhož jedince poněkud měnit. Zvíře

<sup>6)</sup> Že však nemusí vždy býti po podobné operaci a při podobných anatomických poměrech nervstva zachována schopnost spořádané chůze a plování, vidíme na př. u znakoplavky (*Notonecta glauca*), viz dále.

<sup>7)</sup> Srov. Buddenbrock u *Dixippus morosus*.



se stane úplně nehybným, zadní nohy se natáhnou dozadu a přiloží těsně k hrudi a zádi. Prostřední nohy odstávají od těla, jsou ohnuty v kloubu femorotibiálním a přikládají se těsně k sobě. Přední nohy jsou rovněž ohnuty a přitaženy k tělu. Distální části předních noh jsou sklapnuty. V tomto postavení činí zvíře dojem roztrápeného, vodou rozmacerovaného kousku dřívka nebo stébla. Schopnost zaujmouti toto »obrané postavení« zůstane sice zachována i po odstranění hlavy, ale stav klidu trvá pak kratší dobu, než za obvyklých poměrů. Na jeho délku působí (podle Holmes-a) i teplota a osvětlení. Po odříznutí předohrudí, nebo po proříznutí břišního pásma mezi 1. a 2. párem noh, nastane ochrnutí středních a zadních noh. — Znakoplavka (*Notonecta glauca* L., (20 ex.)) pozbuje po odstranění hlavy schopnosti vykonávat normální plovací pohyby. Leží-li takové bezhlavé zvíře na vodě, pohybuje sice (zvláště na podráždění) nohama, ale tyto pohyby nelze označiti jako plavání. Znakoplavka, zbavená hlavy, zůstane ležeti na vodě trvale i v nepřírozené pro ní poloze (t. j. hřbetem vzhůru) a nedovede se obrátiti do své obvyklé polohy (t. j. břišní stranou vzhůru). Převedeme-li však sami takové zvíře do jeho normální polohy, zachová ji pak stále. Dotek zadě jehlou vyvolá velmi čilé stírací pohyby zadních noh. Podobné příznaky po odstranění hlavy, jako u znakoplavky, jsem našel z vodních Rhynchot i u *Naucoris cimicoides* L. (6 ex.), *Hydrometra lacustris* L. (20 ex.), *Velia currens* Fabr. (15 ex.) a *Limnobates stagnorum* L. (4 ex.). *Hydrometra lacustris* může vykonati několik okamžiků po odstranění hlavy ještě několik velkých skoků po vodní hladině, ale již po několika vteřinách tato schopnost zanikne a zvíře zůstane téměř bez pohybu ležeti na stejném místě. Nohy se při tom pouze chvějí, nebo konají pomalé kývavé pohyby. Také u suchozemských druhů *Rhynchot*, které jsem dosud vyšetřoval, byla po odstranění hlavy schopnost normální chůze velmi porušena, až i potlačena. Byly to tyto druhy: *Pyrrhocoris apterus* L. (30 ex.), *Pentatoma prasina* L. (4 ex.), *Mesmerus marginatus* L. (1 ex.), *Corizus hyoscyami* L. (2 ex.), *Tetyra maura* Fabr. (1 ex.), *Calocoris ochromelas* Gmel. (6 ex.), *C. roseomaculatus* Dug. (2 ex.), *Strachia oleracea* L. (5 ex.) a *Harpactor iracundus* Scop. (3 ex.). — U *Coleopter*, které jsem dosud vyšetřoval, byly následné zjevy po vypojení hlavy velmi rozmanité. U většiny mnou zkoumaných druhů se dostavily značné poruchy při konání kráčivých a plovacích pohybů, ano i úplná ztráta jich. Z Carabidů jsem použil k pokusům těchto druhů: *Carabus cancellatus* Illig. (10 ex.), *C. violaceus* L. (9 ex.), *C. Scheidleri* Panz. (2 ex.), *C. Preysleri* Duf. (6 ex.) a *C. auratus* L. (5 ex.). Všichni sice pohybovali i po stětí velmi čile zadními nohama, ale k vlastním pravidelným kráčivým pohybům nikdy nedošlo. V nejlepším případě lze zde mluvit pouze o energickém posilování těla po podložce. Mnohé exempláře se tímto způsobem dosti vzdálily od původního místa. Jejich tarsy byly ohnuty vzhůru. S. Galant (15) uvádí o bezhlavém střevlíku (p. 335) toto: »Das geköpfte Tier (*Carabus auratus*) setzte fort mit den Beinen Gehbewegungen auszuführen, brachte es aber mit dem Gehen nicht weit und blieb fast an derselben Stelle der Handfläche... liegen, trotzdem die Bewegungen der Beine schnell waren. Die Bewegungen der Beine des geköpften Carabus an sich sind kürzer und frequenter gegenüber denjenigen des unverletzten Tieres.«<sup>8)</sup>

<sup>8)</sup> Baglioni ve svém souborném referátu o centr. nervstvu členovců (Wintersteinově Handbuch d. vergl. Physiol. str. 318) uvádí, že bezhlavý střevlík zlatý může choditi i lítati.

Podobné poměry jako u střevlíků, jsem neležel i u *Harpalus aeneus* Fabr. (8 ex.) a *Calosoma inquisitor* L. (2 ex.). Svižníci polní (*Cicindella campestris* L., (20 ex.)) se odráželi po odstranění hlavy velmi prudce zadními a středními nohama od podložky, kdežto přední nohy byly při tom široce rozprázněny a téměř bez pohybu. Nohy druhého a třetího páru konaly mimo to silné čistící pohyby, které se opakovaly v kratších přestávkách. Asi za půl hodiny po operaci se však u většiny pokusných zvířat chůze velmi zlepšila, takže bezhlavé exempláře lezly i bez pobízení dosti dobře a rychle dopředu. Nohy se však při tom stále ještě chvěly a klesaly občas následkem zmenšení napětí nožního svalstva. U potápníka vroubeného (*Dytiscus marginalis* Sturm (10 ex.) přestaly po vypojení hlavy normální pohyby kráčivé i plovací. Operovaná zvířata sice pohybovala nohama, ale zůstala jak na suchu, tak ve vodě téměř na stejném místě. V tomto ohledu souhlasí moje pozorování s nálezy Faivre-a (12). Po pouhém odstranění mozku se pohybuje potápník vroubený téměř nepřetržitě a uklidní se jen těžko. Podobně tomu bylo i u larev a imag druhu *Acilius sulcatus* L. (5 ex.) a u imag druhu *Colymbetes fuscus* L. (3 ex.). *Necrophorus vespillo* L. (4 ex.) se počne po odstranění hlavy (když pominul shock) odrážeti zadními nohama, při čemž se střední nohy pohybují jen málo a přední zůstávají téměř bez pohybu. Předohrudí jest při tom skloněno dolů. U *Silpha atrata* Fab. (5 ex.) se objevily po odstranění hlavy velmi těžké poruchy a bezhlavé exempláře přestaly vůbec lézt. *Staphylinus caesareus* Cederh. (4 ex.) není po stětí rovněž schopen chůze. Imaga obojího pohlaví roháče obecného (*Lucanus cervus* L., 2 ♂♂ a 2 ♀♀) otírala po ztrátě hlavy zadní nohy o krovky a zůstala po nějaké době po operaci státi na jednom místě. U samic jsem pozoroval, že mohly bezprostředně po odstranění hlavy ještě vykonati několik kroků dozadu. Byly-li položeny na hřbet, nedovedly se obrátiti. *Rhizotrogus solstitialis* L. (8 ex.) nejevil po odstrižení hlavy téměř žádného shocku a lezl dopředu i bez vnějších popudů poměrně rychle a dovedně, i po nerovné podložce. Přece však byly tyto pohyby pomalejší a nemotornější, než u normálních jedinců. Podobně tomu bylo i u *Anomala vitis* F. (4. ex). Obracecí reflex byl zde velmi zřetelný. Bezhlavé exempláře tohoto druhu, položené na hřbet, se obvykle již za krátko postavily pomocí zadních noh kolmo k podložce a převrátily se pak (přídou vpřed) opět do normální polohy. Z 39 exemplářů chrousta obecného (*Melolontha vulgaris* F.) byla u 35 po odstrižení hlavy chůze znemožněna a jen 4 se pokoušeli velmi nemotorně a zvolna lézt. Bezhlaví chrousti však zvedali na podráždění i samovolně krovky a rozprostírali křídla. Blunk' (7) uvádí, že bezhlaví chrousti mohou po vyhození do vzduchu i letěti na kratší vzdálenost. Bezhlavé chrousty jsem udržel na živu (po zalepení ran parafínem) až přes 25 dnů. Zlatohlávkové (*Cetonia aurata* L. (6 ex.)) přestali po odstranění hlav rovněž lézt. Bezhlaví samci kapucínka (*Oryctes nasicornis* L. (3 ex.)) konali v prvních dvou dnech po operaci velmi pomalé a nemotorné kroky jen po podráždění tarsů. Třetího dne se však dva z nich stali čilými a lezli samovolně a spořádaně téměř tak dobře, jako normální zvířata (ve 2 min. urazil na př. jeden z nich dráhu asi 120 cm). *Geotrupes stercorarius* L. (8 ex.) a *G. sylvaticus* (2 ex.) lezli po dekapitaci velmi špatně a zvolna a často se při tom převrátili na hřbet, na němž pak již obvykle zůstali ležeti. *Hydrophilus caraboides* L. (12 ex.) lezl po odstranění hlavy (a uzavření rány parafínem) sám bez pobízení dopředu i dozadu, zvedal při tom záď silně do výše, rozprostíral blánitá křídla a zase je zatahoval pod krovky. Jeho kráčivé pohyby byly i pak spořádané, ale pomalejší než u normálních jedinců. Ve vodě vykonávaly bez-

hlavé exempláře tohoto brouka mimo pohybů plovacích (které však nepřivedly zvíře valně kupředu) i pohyby čistící, které se opakovaly v krátkých přestávkách a dály se značně rychle. Konaly je zadní nohy, které se otíraly při tom jednak o krovky, jednak samy o sebe. Zachycovací reflex byl zesílen a reflex obracecí dosti zeslaben. Bezhlavá zvířata byla i po více hodinách ještě čilá. Také izolované předohrudí a středohrudí lezlo prvním, případně druhým párem noh (po uzavření ran parafínem) značně rychle. Pro uskutečnění těchto pohybů tedy stačí části nervstva v těchto tělních segmentech. Poměrně malé poruchy místního pohybu jsem našel i u *Hydrophilus piceus* L. (3 ex.), se kterým konal podobné pokusy i B e t h e (6). Údaje tohoto autora mohu v celku potvrditi. Také tento druh leze po odstranění hlavy, byť i pomaleji a nemotorněji než obvykle. Obracecí reflex jest zachován alespoň potud, že zvíře, jsouce obráceno naznak, koná pohyby, nutné k obnovení původní tělní polohy. Obvykle však jsou tyto pohyby bezvýsledné. U *Coccinella septempunctata* L. (12 ex.) bylo po dekapitaci lezení úplně znemožněno. *Dicerca alni* Fisch. (3 ex.) leze po odškrcení nebo odstřížení hlavy bez pobízení pomalu a trhavě dopředu a má chodidla ohnuta vzhůru. Ze hřbetní polohy se nedovede obrátiti a znovu postaviti na nohy. Zadní nohy vykonávají často čistící pohyby a otírají se o krovky. Kovaříci (*Agriotes lineatus* L. (6 ex.), *A. obscurus* L. (5 ex.) a *Lacon murinus* L. (7 ex.)), kteří byli zbaveni hlav, nekonali žádných spořádaných kráčivých pohybů a nedovedli se, jsouce položeni na hřbet, sami obrátiti, ani se vymrštit. Vymršťovací pohyby jsou tedy patrně vybaveny nervstvem v hlavě. Byl-li odstraněn (u *Lacon murinus*) pouze mozek, neměl tento zásah žádného podstatného vlivu na kráčivé pohyby, které asi i zde jsou řízeny podjícnovou zauzlinou. Zdá se, že tato zauzlina má důležitý význam i pro pohyby vymršťovací. U *Cantharis fusca* L. (15 ex.) a *C. rufa* L. (12 ex.) jest po odstranění hlavy chůze velmi silně porušena, anebo se kráčivé pohyby ani nedostaví. Krovky však bývají často, i bez vnějších popudů zvedány a blanitá křídla rozprostírána. Podobně tomu bylo i u *Tenebrio molitor* L. (40 ex.) a *Anobium paniceum* L. (5 ex.). Majka (*Meloe proscarabaeus* L., 4 ex.) neučinila po odstranění hlavy ani jediného kroku. Ztráta chůze nastala i u *Prionus coriarius* L. (2 ex.) a *Saperda populnea* L. (1 ex.). Z Chrysomelid jsem užil hlavně těchto druhů: *Chrysomela coerulans* Scrib. (15 ex.), *Ch. menthastri* Suffr. (10 ex.), *Ch. sanguinolenta* L. (2 ex.) a *Ch. cerealis* L. (4 ex.). Po oddělení hlavy od těla, skloní se tělo přídrou šikmo k podložce a jest buď slabě pošínováno pomocí noh, anebo zůstane státi na původním místě. U *Clytra quadripunctata* L. (4 ex.) nastala po dekapitaci téměř úplná nehybnost těla. Zarážení kráčivých pohybů po oddělení hlavy nastalo i u *Phyllobius pyri* L. (3 ex.) a *Hylobius abietis* L. (2 ex.). — U *Trichopter* jsem konal pokusy s larvami *Halesus digitatus* Schr. (10 ex.). Tyto larvy po odstranění hlavy sice nelezou, ale pohybují čile nohama a shrnují na sebe zrnka písku. — Z motýlů jsem nejvíce experimentoval se zavíječem včelovým (*Galleria mellonella* L., a proto se o něm zmíním nejdříve. Housenky tohoto motýla (42 ex.) lezly po odstranění mozku ještě dozadu poměrně dobře a spořádaně. Ke kráčivým pohybům dopředu však jsem je mohl přiměti i silným drážděním zadních segmentů jen ztěžka. Po odstranění hlavy se tyto poruchy stupňovaly ještě více a zvířata úplně přestala samovolně lézt dopředu. Podle K o p è c e (22) nemá sice odstranění mozku u housenek *Ocnieria dispar* L. v zápětí žádné větší ztráty kráčivých pohybů, ale tyto pohyby jsou pomalé a nejisté a zvíře je činí jakoby nerado. Po odstranění podjícnové zauzliny zmizely samovolné kráčivé pohyby

úplně. Vysunování a zatahování abdominálních nožek však zůstalo zachováno.<sup>9)</sup> U imag zavíječe včelového (*Galleria mellonella* L.) nastalo po odstranění mozku a optických zauzlin (zvláště u samců) značné oslabení kráčivých pohybů. Takoví jedinci lezli jen o málo lépe než jedinci bezhlaví. Následky odstranění celé hlavy se projevovaly u samčích imag tohoto motýla poněkud jinak, nežli u podobných samiček. Kráčivé pohyby bezhlavých samic (jichž jsem užil k pokusu 92) byly sice u porovnání s velmi rychlou chůzí normálních zvířat velmi pomalé, ale dály se nicméně samovolně a sporádaně, obvykle po jistých přestávkách, v nichž zvířata setrvala v klidu. Jen výjimečně urazila bezhlavá samičí imaga dráhu asi 5 cm za 1 min. Většinou byla jejich chůze ještě pomalejší. Kráčivé pohyby jsem mohl v některých případech sledovat i po mnoho hodin po operaci. V reakční schopnosti bezhlavých samic zavíječe včelového jsou značné rozdíly. Jejich pohyblivost jest značně závislá i na teplotě. Za nižších teplot reagují bezhlavá samičí imaga velmi špatně, anebo nejeví vůbec žádných zvláštních pohybů noh. Bezhlavé samice zavíječe včelového vysunují, když lezou, téměř nepřetržitě své kopulační ústroje, dotýkají se koncem zádě podložky, jakoby ji ohmatávaly a vsunují do štěrbin a prohlubin v ní konec svého těla. Mnohdy při tom snášejí i vejce. Normální samice nekonají, když sem tam pobíhají, žádných podobných pohybů. Tato okolnost nasvědčuje tomu, že hlavové nervstvo zde vykonává brzdivý vliv na reflexy, které podmiňují vyšínování kopulačních ústrojů. Bezhlaví samci zavíječe včelového se chovají, jak již řečeno, jinak než samice. Mezi 82 bezhlavými samci jsem nenalezl ani jednoho, který by konal déle trvající koordinované kráčivé pohyby. Taková zvířata zůstala zanedlouho po odejmutí hlavy státi na jednom místě a neudělala, sama sobě ponechána, již ani jednoho kroku, ačkoliv žila často velmi dlouho. Zajímavě však jest, že bezprostředně po odstranění hlavy vykonali někteří bezhlaví samečkové ještě několik zcela normálních kroků<sup>10)</sup> (na př. 6 kroků za 3 vteř.), načež teprve přešli v úplný klid a zůstali státi (nebyli-li nějak drážděni) na témže místě až do své smrti. Zachování kráčivých pohybů ještě krátkou dobu po oddělení hlavy od těla, činí dojem, jakoby ve zbylých částech trupového nervstva zůstalo ještě v činnosti jisté množství nespotřebované nervové energie, která k nim za normálních poměrů přichází z hlavového nervstva a podmiňuje normální chůzi a jakoby úplné vyčerpání této energie vyžadovalo jisté, byť i jen velmi krátké doby. (Srov. Uexküll, Jordan, Matula, Buddenbrock.) Reflexní dráždivost jest u bezhlavých imag zavíječe včelového značně zvýšena, takže reagují silně na př. na dotyk. Velmi jest zesílen i zachycovací reflex. Reflex obracecí jest zachován, kdežto čistícího reflexu jsem u tohoto druhu nepozoroval. Samčí i samičí imaga, zbavená hlav, mohou (jsou-li silněji drážděna na zádi) vykonati i dosti velký (asi 4 cm dlouhý) skok kupředu. Byla-li u bezhlavých samic odstraněna ještě i celá záď, takže zbyla jen hrud, byly kráčivé pohyby ještě více oslabeny, než po pouhém odloučení hlavy, nebo i úplně přestaly. Přesto však mohou i takovéto izolované hrudi samic na podráždění ještě poskočiti a časem i vykonati několik nedokonalých kroků. Většinou však zůstávají klidně státi na jednom místě. Poněvadž po od-

<sup>9)</sup> Bezhlavé housenky se mohou i svlékati a prodělati proměnu, až do stavu imaga. (Srov. Przibram, Conte A., Vaney C. Také spotřeba kyslíku zůstane u bezhlavých kukel *Tenebrio molitor* podle pozorování Jandových a Kociánových (20), bez podstatné změny.

<sup>10)</sup> Podobný zjev jsem zjistil i u *Hydrometra lacustris*, *Lucanus cervus*, *Tenebrio molitor* a *Forficula auricularia*.

stranění zádě ještě více poklesne schopnost samovolné chůze u bezhlavých samic, lze zato mítí, že i ze zádě přicházejí k hrudnímu nervstvu slabé popudy, které podporují kráčivé samovolné pohyby. Hlavní popudy, které umožňují normální chůzi zavíječe včelového, vycházejí ovšem z hlavy. Odstraní-li se, jinak normálním zvířatům, pouze záď (abdomen), nevyvolá tento zákrok žádných větších poruch chůze. Takové zbylé přední oddíly těla (hlava s hrudí) běhají pak právě tak rychle a dobře, jako celá zvířata. Ztráta slabých abdominálních pohybových popudů tedy nemá u samic za přítomnosti hlavy žádného nápadnějšího vlivu na chůzi a jest patrně vyrovnána činností hlavových ganglií. Abdominální popudy se u samic stávají zřetelnými teprve po zmizení pohybových popudů, vycházejících z hlavy. U samečů jsem však nemohl zjistiti podobných povzbudivých popudů, vycházejících ze zádě. Odstraní-li se, jinak normálním samicím zavíječe včelového, hřbetní polovina zádě, nemá tento zákrok žádného zvláštního vlivu na jejich kráčivé pohyby. Také u bezhlavých samic se neobjeví po této operaci žádné horší příznaky, než jaké lze pozorovati u bezhlavých samic s neporušenou záďí. Odřízne-li se však břišní polovina zádě, objeví se u bezhlavých samic tytéž poruchy v pohybech, jako po odstranění celé zádě. Housenky zavíječe Kühnova (*Ephestia Kuchniella*) lezou po odstranění hlavy dozadu. Bezhlavá imaga obojího pohlaví (21 ex.) nejeví zde žádných samovolných kráčivých pohybů a vykonají nejvýše jen skok, když je uchopíme za zadní okraj křídel. Po skoku pak zůstanou opět klidně seděti. Bezhlavé samice i samci jeví zvýšenou dráždivost na dotykové podněty a samice konají záďí skoro neustále podobné pohyby, jako při snášení vajec. Čisticí pohyby zadníma nohama jsem ani u tohoto druhu nepozoroval. Úplné zastavení samovolných spořádaných kráčivých pohybů po odstranění hlavy jsem zjistil ještě u těchto druhů: *Pieris brassicae* L. (20 ex.), *P. napi* L. (10 ex.) *Vanessa io* L. (12 ex.), *V. atalanta* L. (6 ex.), *V. cardui* L. (4 ex.), *Melitaea cinxia* L. (1 ex.), *Epinephele janira* L. (5 ex.), *E. hyperanthus* L. (2 ex.), *Melanargia galathea* L. (3 ex.), *Argynnis paphia* L. (3 ex.), *Ocneria dispar* L. (4 ex.), *O. monacha* (10 ex.), *Dasychira pudibunda* L. (1 ex.), *Plusia gamma* L. (5 ex.), *Agrotis pronuba* L. (1 ex.), *Zygaena filipendulae* L. (4 ex.), *Ino geryon* Hb. (1 ex.). Ztrátu chůze po odstranění hlavy jsem našel i u *Macroglossa stellatarum* L. (4 ex.), ač podle Comesa (10) prý tento druh po dekapitaci chodí. Pouze po podráždění špičky zádě poskakovaly v mých pokusech bezhlavé dlouhoboky velmi rychle a částečně při tom pohybovaly nohama. Při těchto pohybech se obvykle převrátily naznak a zůstaly v této poloze z roztaženými nohama nehybně ležeti. Samy sobě ponechány, však se z této polohy nedostaly do normální polohy. K letu jsem je nemohl přimět ani po vyhození do výše. U některých bezhlavých denních motýlů však jsem pozoroval, že po podráždění odletěli a dlouho a dobře litali. U Satyridů litala po kratší dobu i pouhá hrud. Podle Kopèce (citov. z Blunka) koná *Orgyia pudibunda* L. po odstranění hlavy kráčivé pohyby, mává křídly a přežije tři dny. U imag *Deilephila euphorbiae* L. (3 ex.) jsem pozoroval, že počala třetího dne po odstřižení hlavy léztí již po slabém podráždění a lezla pak bez pobízení značně rychle a spořádaně i po více minut. — Bezhlavé srpice, *Panorpa communis* L. (12 ex.) pohybovaly sice nohama velmi čile, ale nemohly normálně léztí. Otevírání a zavírání klíštěk na zádi bylo však zachováno v plném rozsahu. Ztrátu chůze po odstranění hlavy jsem zjistil také u Neuropter (*Sialis lutraria* L. (6 ex.)) a zlatoočky obecné (*Chrysopa vulgaris* Schn. (15 ex.)). Podle Comesa přestane samovolně léztí i bezhlavá larva mravkolva (*Myrme-*



*leon formicarius* M. L.) a pouze po zkomolení zádě jest vybaven pohyb dopředu.

Při svých studiích o výkonech ústředního nervstva včely (*Apis mellifica* L.) nalezl B e t h e (6), že většina jedinců tohoto druhu se nedovede po odstranění hlavy udržeti na nohou. Takové včely brzo opět upadaly i když byly postaveny na nohy, schoulily se a pohybovaly sice nohama, ale nemohly choditi. Nalezl však také některé exempláře, u nichž nebyla ztráta chůze tak veliká. Ty dovedly sice pomalu a neobratně choditi, ale pozbývaly dosti brzo této schopnosti (mnohdy již po čtvrt až půl hodině) a chovaly se pak podobně, jako ostatní špatně reagující bezhlaví jedinci. Bezhlavé včely mohly také, byly-li drážděny, vířiti křídly, aniž by vzlétly. Obracecí reflex byl zachován. Když byly bezhlavé včely drážděny na spodině zádě, sevřely předmět, jímž se dráždění dalo a pokoušely se do něho bodnouti. Sídlem bodacího reflexu jest poslední zauzlina zádě. Byl-li odříznut konec zádě se žihadlem, vysunovalo se toto i dále normálně. Naproti tomu uvádí O. H y k e š (18), že v jeho pokusech »lezla většina včel i po dekapitaci normálně, pohybovala křídly a snažila se na podráždění i o bodnutí žihadlem a i jinak jevila normální dráždivost, takže jejich chování se v celku shodovalo s chováním B e t h e o v ý c h včel po odstranění pouhého nadjícenového ganglia«. Já jsem konal pokusy s 95 exempláři »češek« a »vlašek« v různých ročních obdobích. Operace jsem prováděl velmi opatrně a kontroloval operovaný okrsek silně zvětšující lupou. K pokusům jsem bral jen včely čerstvě chycené. Operované včely jsem pozoroval až do jejich smrti a co možná často, takže byly vyloučeny případné pozorovací chyby a nepravidelnosti, vyvolané dlouho trvajícím shockem. Velká většina včel (69) zůstala po odstrižení hlavy ležeti na boku s tělem obloukovitě stočeným k břišní straně. Nohy vykonávaly při tom nepravdělné trhavé, třesavé nebo čistící pohyby, při čemž se nejčastěji třela chodidla jedné nohy a chodidla druhé nohy téhož páru. Takové včely se však mohly nohama odrážeti od podložky, na níž spočívaly a tak se po ní šinouti trhavými pohyby. Tyto odrážecí pohyby byly jen u některých včel prudké a rychlé, obvykle však byly dosti pomalé. Pravidelné normální chůze jsem nikdy nepozoroval. I včely, které reagovaly poměrně dobře (26 ex.), ležely většinou na boku a byvše postaveny na nohy, brzo se zase zvrátily. Při postavení na nohy některé včely zavířily křídly a zabzučely. Jedna bezhlavá včela urazila v 5 min. dráhu asi 4 dm. Ani po 24 hod. jsem nemohl zjistiti nějakého nápadnějšího zlepšení původního chování. Vzhledem k údajům H y k e š o v ý m nutno připustiti značné rozdíly v reaktivnosti včel. — Podobně jako včela obecná, se chovaly v mých pokusech i bezhlaví jedinci těchto druhů: *Andrena labialis* K. (5 ex.), *Halictus quadricinctus* Fabr. (3 ex.), *Bombus terrestris* L. (15 ex.), *B. lapidarius* L. (12 ex.), *Vespa germanica* Fabr. (20 ex.), *Sapyga quinquepunctata* F. (2 ex.), *Mutilla europaea* L. (2 ex.). — P a c k a r d (26 b., p. 244) uvádí, že *Polistes pallipes* stál den po dekapitaci na nohou, rozkládal a skládal svá křídla a žil ještě 41 hodin po operaci, pohyboval nohama a vysunoval kladélko, byl-li podrážděn. Čtyři imaga druhu *Ammophila sabulosa* Seop., jímž jsem odstříhl hlavy, byla i pak velmi čilá a silně projevovala bodavý reflex, při čemž otáčela zádí na všechny strany. O nějaké, jen poněkud obstojnější chůzi, však nebylo lze ani zde mluvit. Ztráta spořádané chůze po odstranění hlavy, se dostavila i u *Psamochares viaticus* F. (4 ex.) a *Athalia spinarum* F. (6 ex.). Poměrně dobře byly po odstranění hlavy zachovány kráčivé pohyby u *Lophyrus pini* L. (4 ex.). *Rhogogaster viridis* L. (3 ex.) počal lézt již krátce po odejmutí hlavy,

byť i ne tak dobře, jako normální zvířata. Bezhlavé samičky i samečkové druhu *Pimpla instigator* Fabr. (5 ♀♀ a 8 ♂♂) přestali po dekapitaci normálně chodit a samičky vykonaly pouze po tření kladélka několik kroků předními nohama. O druhu *Ichneumon otiosus* praví Packard (26 b., p. 244); »Ichneumon otiosus after the removal of its head remained very lively and cleaned its wings and legs, the power of coordination in its wings and legs remaining.« — Ve svých »Studien an Ameisenlöwen« (35) píše (p. 89) Stäger, že bezhlaví lesní mravenci chodí až i jednu hodinu po odstranění hlavy normálně a konají vystřikovací pohyby. Některým mravencům odřízl mimo hlavy i zadní oddíly těla, takže zůstala jen prostřední část těla s nohama. »Diese Rumpfe gingen 1/2—1 Stunde noch langsam trippelnd mit kurzen Schritten aufrecht umher. Manchmal fallen sie hin, sie erheben sich aber wieder bis endlich die Extremitäten krampfartig gekrümmt werden und ihren Dienst völlig versagen.« Konal jsem podobné pokusy s *Formica sanguinea* Latr. (31 ex.) přímo v lese. Moje výsledky se poněkud liší od údajů Stägerových. Po odstranění hlavy se pohybovaly dělnice tohoto mravence jen velmi pomalu, zvedaly silně do výše zadní a prostřední nohy a pohybovaly jimi dosti rychle vzhůru a dolů, jakoby jimi dupaly na zem. Napětí nožního svalstva bylo značně oslabeno. Zvláště přední nohy se ohýbaly obloukovitě v tarsálním kloubu vzhůru. Tarsy předních noh se často natahovaly a hleděly se drápky zachytit podkladu. Stalo-li se tak, pošinulo se zvíře (přitažením těchto noh k tělu) trhavým pohybem kupředu. Při tom si zvířata pomáhala i středními a zadními nohama, takže takovýto kombinovaný pohyb činil dojem pomalé chůze. Podobně se choval i střední oddíl těla (hrud a přední zúžená část zádě). Někdy však nebylo lze tento tělní oddíl přimět k chůzi ani stiskem chodidel. Bezhlaví mravenci, jimž byla ponechána celá zád, mohli se, když leželi naznak, obrátit. Rychlejší a dokonalejší »chůzi« jsem pozoroval jen u některých jedinců, ale i u těch byly tarsy předních noh silně prohnuty a svými konci vzhůru obráceny. Dráha, kterou urazili takoví lépe reagující jedinci za 5 min., byla asi 14—16 cm. Odřízne-li se (za ponechání hlavy) pouze zadní rozšířený oddíl zádě, běhá přední zbytek těla velmi rychle a tak dokonale, jako normální celé zvíře. Takový zkomolený přední tělní fragment spěchá ihned do mraveniště k ostatním mravencům, ano snáší do něho i předloženou mu potravu, nic nedbaje ztráty, kterou utrpěl. Když jsem vložil bezhlavé mravence do mateřského mraveniště, hojně si jich jejich soudruzi všímali a je ohledávali, ale, ač byli jiného vzhledu než normální zvířata, ničeho jim neudělali. Nikdy jsem nepozoroval, že by nezranění mravenci rány svých soudruhů olizovali, nýbrž šli, po krátkém ohledání jich, zase svojí cestou. Podobné poměry jsem našel i u *Tetramorium caespitum* Latr. (40 ex.).

Z dvoukřídlého hmyzu jsem použil k svým pokusům těchto druhů: *Musca domestica* L. (30 ex.), *Calliphora vomitoria* L. (20 ex.), *Sarcophaga carnaria* L. (15 ex.), *Stomoxys calcitrans* L. (25 ex.), *Eristalis tenax* L. (6 ex.), *Helophilus florens* (6 ex.), *Volucella bombylans* (2 ex.), *Haematopota pluvialis* L. (4 ex.), *Tabanus bovinus* L. (5 ex.), *Tipula oleracea* L. (5 ex.) a různých druhů rodu *Culex* a *Chironomus*. Skoro u všech těchto druhů byla chůze po odstranění hlavy znemožněna. Pouze u některých jedinců ováda (*Tabanus bovinus*) jsem pozoroval několik nedokonalých kroků. Bezhlavé mouchy zůstaly po odstranění hlavy státi skoro na témže místě a konaly nohama jen čistící pohyby. Tyto pohyby byly velmi časté, neboť odpadl brzdící vliv hlavového nervstva. Mohou býti konány všemi třemi páry noh, hlavně však je vykonávají zad-

ní nohy. Přední nohy se otírají o sebe svými tarsy, kdežto nohy druhého a třetího páru se mimo to otírají i o zád nebo o křídla. Zachycovací reflex byl po vypojení hlavy zesílen a obrací reflex byl dobře zachován. Také izolovaná hrud (s nohama), obrácená břišní stranou vzhůru, se ještě snaží přejít do své původní polohy. Commes (10) sděluje, že bezhlaví komáři dovedou lézt. Já jsem toho nikdy nepozoroval. Napětí jejich nožních svalů značně pokleslo.

#### S t í r a c í r e f l e x .

Jak již bylo řečeno, dostavuje se po odstranění hlavy u některých hmyzů zesílení t. zv. »čisticích reflexů«, které se projevují tím, že se otírají nohy (zvláště tarsy) o sebe nebo o křídla a zád, jakoby chtěly sebe, nebo přilehlé části těla zbavit nečistot. Od těchto reflexů nutno však přesně rozeznávat t. zv. »stírací reflexy«, které se jim někdy dosti podobají. Čisticí reflexy se obvykle dějí bez nějakého zevního popudu rychle za sebou a opakují se v určitých přestávkách. Stírací reflexy se objeví pouze, působí-li nějaký vnější popud a trvají jen krátce, jako bezprostřední reakce na onen popud. Tyto reflexy hmyzu upomínají velice na stejnojmenné reflexy obratlovců (na př. na »stírací reflexy« u bezhlavé žaby, nebo »škrábací reflexy« ssavců). Jde o velmi složité, spořádané a účelné pohyby, kterými má býti odstraněna příčina dráždění. Zabráníme-li jedné noze konati tyto reflexy, počne je konati noha druhá, ne drážděné strany těla. Těmto reflexům byla u bezhlavých hmyzů dosud věnována jen malá pozornost. S. Galant (15) je zjistil u střevlíka zlatého (*Carabus auratus* L.) a píše o nich ve svém stručném sdělení p. 335 toto: »... Nun stach ich einen Panzerflügel des geköpften Carabus mit einer Nadel und als Reaktion darauf kratzte das geköpfte Tier den gestochenen Flügel mit einer Extremität derselben Seite. Stechen des anderen Flügels, rief dieselbe Reaktion hervor, nur trat in Funktion eine Extremität dieser neu gestochenen Seite.« Toto pozorování mohu také já na témže druhu potvrditi. Mimo to jsem pozoroval tyto reflexy také u jiných druhů hmyzů. Některým hmyzům však schází ony reflexy úplně, a to jak ve stavu normálním, tak po odstranění hlavy. Tak nelze na př. zjistiti stíracího reflexu ani u normálních, ani u bezhlavých imag mouchy bzučivé (*Musca vomitoria*) přes to, že se u ní po dekapitaci velmi zesílí reflex čisticí. To rovněž dokazuje, že čisticí a stírací reflexy jsou děje zcela různé a na sobě nezávislé. Velmi silné stírací reflexy jsem našel na př. u bezhlavých švábů *Blatta orientalis* L., *Dixippus morosus* Br. Red. a *Notonecta glauca* L. Méně zřetelné jsou u imag vos a potměnků a velmi slabé u včel. U *Blatta orientalis* lze stírací reflex dobře vybavit u třetího páru noh. Dotkneme-li se postranních částí zádě švába na př. ohřátou jehlou, přitáhne se noha dotčené strany k tělu a počne se otírat o drážděné místo a jeho okolí, jehož dosáhne s velkou přesností. Tento pohyb nastane brzo potom, když popud počal působiti a jest, zvláště po silnějším dráždění, velmi rychlý (asi dvakrát za vteř.). Stírací pohyby se mohou někdy i několikrát opakovati, načež úplně přestanou a vybaví se zase teprve novým podrážděním. Prořízne-li se břišní nervové pásmo mezi druhým a třetím párem noh, ochabnou zadní nohy a zvíře, ať již jest jinak normální, nebo bezhlavé, nemůže jich již tak dobře užíti k chůzi. Stírací reflex však zůstane u těchto noh i nyní v plném rozsahu zachován. Zvláště dobře lze pozorovati tyto reflexy, když tělo poněkud nadzvedneme, takže pak tolik nezatěžuje ochablé zadní nohy. I po úplném příčném prostřihnutí těla před třetím párem noh, bylo ještě možno vyvolati na zbylém zadním tělním oddílu stírací pohyby. Stírací reflex

nebyl potlačen ani tehdy, když bylo břišní pásmo prostřiženo p ř e d a z a zadníma nohama, takže byla zauzlina, ležící u zadních noh, izolována od ostatního nervstva. Z toho plyne, že sídlem stíracího reflexu pro zadní nohy jest zde jim příslušná zauzlina, t. j. třetí hrudní ganglion. Stírací reflexy třetího páru noh jsem pozoroval jak u bezhlavých samic, tak i u bezhlavých samců švába. U středního páru noh se mi však nepodařilo vyvolati podobného zřetelného účinku. Dráždí-li se části těla, ležící v blízkosti druhého páru noh, dostaví se pouze pohyby, které upomínají na pohyby, jež konají normální zvířata, když si čistí hlavu. Tělo se při tom nápadně vzpřimuje. — Podobné pokusy jsem konal i na larvách a imagách pakobylky indické (*Dixippus morosus*). U bezhlavých jedinců tohoto druhu se dostavil po dráždění postranních částí zádě velmi zřetelný stírací reflex u zadních noh, ležících na drážděné straně těla. Zadní noha této strany se zvedla do výše a počala otíratí svoje chodidla o drážděné místo. Jak jsem zjistil, jest tento reflex vybaven popudy, vycházejícími ze zauzlin, které inervují zadní nohy. Proto nezmizí ani když jest břišní pásmo prostřihnuto před zadníma nohama i za nimi. Po prostřihnutí břišního pásma mezi druhým a třetím párem noh stanou se zadní nohy následkem přerušení spojení s podjícnovou zauzlinou téměř nehybnými a neschopnými chůze dopředu. Přes to však počnou vykonávati při dráždění postranních částí zádě (na př. kauterem) zřetelný stírací reflex charakteristickým způsobem. Dráždí-li se u bezhlavých pakobylek postranní části předohrudí, zvedne se přída a nohy druhého páru počnou vykonávati silné stírací pohyby. Tyto pohyby jsou konány buď oběma prostředními nohama současně nebo střídavě. U předních noh se mi dosud nepodařilo vyvolati stíracího reflexu, ani když jsem se dotýkal horkou jehlou rány, vzniklé po odstranění hlavy. — Při dotýkání postranních částí zádě u bezhlavých včel jsem pozoroval, že se zadní nohy zvedly vysoko vzhůru a zasáhly až k místu dotyku. Bylo však často těžko rozeznati vlastní stírací reflexy od reflexů čistících. U vosy (*Vespa germanica*) jest stírací reflex, dostavující se po odstranění hlavy, mnohem zřetelnější než u včely, zvláště když zvíře leží na boku a je drážděno na těch částech těla, které jsou při tom obráceny vzhůru a jejichž nohy jsou schopny volného pohybu. Tento reflex se zde objeví i tehdy, když se zvířeti ponechá pouze jediná zadní noha. Také u splešťule (*Nepa cinerea*), které byla odstraněna hlava a předohrudí, vykonávaly nohy zbytku těla zřetelné, byť i pomalé stírací pohyby. Zvláště dobře lze tyto pohyby viděti u zvířat, která ležela na povrchu vody, takže jejich nohy nebyly zatíženy vahou těla.

## R e s u m é :

**ÜBER DEN EINFLUSS DES KOPFNERVENSYSTEMS AUF DIE BEWEGUNGEN DER INSEKTEN.**

Zum sechzigsten Geburtstag d. Herrn Univ. Prof. Dr. J. Zavřel gewidmet.

Über die Folgen der Dekapitation bei verschiedenen Insekten sind unsere Kenntnisse noch sehr lückenhaft und beschränken sich nur auf verhältnismässig wenige Arten. In diesem Aufsatz werde ich über den Einfluss der Köpfung bzw. der Entfernung des Kopfnervensystems auf die Lokomotion der Insekten berichten. Zu meinen Versuchen habe ich nur gut reagierende Exemplare verwendet. Die Köpfung erfolgte mittels einer feinen Schere, meistens erst nach dem Abschnüren des Kopfes durch eine Ligatur.

Von den *Apterygoten* habe ich mit *Lepisma saccharina* L. experimentiert. Dieses Tier bewegt nach der Köpfung sehr lebhaft mit den Füßen, ist aber nicht imstande spontane koordinierte Schreitbewegungen auszuüben. Nur bei stärkerer Reizung des Abdominalendes macht *Lepisma* einige Schritte nach vorn, bleibt aber, sobald die Reizung aufhört, wieder ruhig stehen. Auch der Umdrehreflex ist unterdrückt. Die Larven von *Cloëon dipterum* L. (10 Ex.) und *Baetis binoculatus* L. (8 Ex.), sowie die Imagines von *Potamanthus luteus* L. (9 Ex.) und *Ephemera vulgata* L. (20 Ex.) hörten zwar nach der Dekapitation auf, spontan zu kriechen, aber die Bewegungen des Abdomens und der Trachealkiemens waren ganz normal und sehr lebhaft. Die Unterbrechung normaler Schreitbewegungen habe ich auch bei den dekapitierten Imagines von *Aeschna cyanea* Müll. (10 Ex.), *Cordulia aenea* L. (4 Ex.), *Gomphus flaviceps* Charp. (2 Ex.), *Libellula flaveola* L. (6 Ex.), *L. sanguinea* Müll. (7 Ex.), *L. depressa* L. (7 Ex.), *Callopteryx virgo* L. (6 Ex.), *Lestes fusca* Lind. (3 Ex.) und *L. sponsa* Hanson (4 Ex.), sowie bei den geköpften Larven von *Aeschna*, *Libellula* und *Agrion* festgestellt. Die geköpften Imagines können zwar noch mit den Flügeln schwirren, sind aber nicht imstande spontan aufzufliegen. Der Klammerreflex ist bei den kopfloren Odonaten sehr verstärkt und der Umdrehreflex ist deutlich. Den Verlust eines normalen Ganges zeigten nach der Dekapitation auch folgende Orthopteren: *Forficula auricularia* L. (42 Ex.), *Mantis religiosa* L. (7 Ex.), *Dixippus morosus* Br. et Redt (43 Ex.), *Locusta viridissima* L. (6 Ex.), *Saga serrata* Fabr. (1 Ex.), *Tachycines asynamorus* Adel. (6 Ex.), *Tettix subulatus* L. (3 Ex.), *T. bipunctatus* L. (2 Ex.), *Psophus stridulus* L. (8 Ex.) und *Oedipoda coerulescens* L. (5. Ex.). Zwingt man die oben erwähnten Locustiden und Acrididen (z. B. durch Erfassen des Abdomens) vorwärts zu kriechen, so heben sie die Hinterfüsse auffallend hoch empor und schreiten langsam und unsicher nur mit den Füßen des 1. und 2. Paares, oder sie machen einen Sprung. (Vergl. auch Bethé bei *Pachytilus cinerascens*.) Der Tonus der Beinmuskulatur wird oft mehr oder weniger herabgesetzt. Bei *Liogryllus campestris* L. (4 Ex.) zeigt zwar dieser Tonus keine merkliche Abschwächung, aber der Gang ist äusserst schlecht. Relativ gut, wenn auch bei weitem nicht so schnell und sicher wie normale Tiere, kriechen geköpfte Exemplare von *Blatta orientalis* L. (25 Ex.). (Vergleiche auch Yersin (38), Steiner (36). Bei *Phyllodromia germanica* L. (32 Ex.) ist die Lokomotion nach der Köpfung viel schlechter, als bei der Küchenschabe. Geköpft Individuen von *Forficula auricularia* (42 Ex.) können nur unmittelbar nach der Köpfung einige normale



Schritte ausführen. Dann hören sie aber auf zu kriechen. Mit dem Abdomen machen jedoch die geköpften Ohrwürmer noch sehr komplizierte und zweckmässige Abwehrbewegungen. Zwingt man dekapitierte Individuen (durch Reizung des Hinterendes) vorwärts zu kriechen, so führen sie mit den Hinterfüssen heftige Putzbewegungen aus. *Mantis religiosa* L. (7 Ex.) bleibt nach der Köpfung bis 15 Tage sehr lebhaft, kriecht aber spontan entweder überhaupt nicht, oder nur sehr langsam und schlecht. (Vergl. auch Gadeau de Kerville (14) und Zbořil (40)). Geköpfte Exemplare von *Dirippus morosus* Br. (42 Ex.) können zwar die kataleptische Ruhestellung einnehmen, sind aber nicht imstande nach vorn spontan zu kriechen. Nur nach stärkerer Reizung des Abdomens oder unmittelbar nach der Köpfung können die dekapitierten indischen Stabheuschrecken einige Schritte nach rückwärts ausführen. (Vergl. auch Schleip (34) und Buddenbrock (8)). Nach dem Abschneiden oder Abschnüren des Kopfes zieht sich das dunkle Hautpigment zusammen und der Rumpf nimmt eine viel hellere Färbung an. (Vergl. Janda (19 c).) Der Klammerreflex und der Umdrehreflex bleibt erhalten. — Bei enthaupteten Imagines<sup>1)</sup> von *Nepa cinerea* L. (52 Ex.) lassen sich keine Störungen der Kriech- und Schwimmbewegungen erkennen. Solche Tiere laufen und schwimmen ebenso schnell und geschickt, wie die normalen Individuen, ja noch mit einer grösseren Ausdauer als diese. Die geköpften Wasserskorpione überwinden bei dem Kriechen sehr leicht verschiedene Hindernisse, erfassen mit den Vorderfüssen kleinere Gegenstände und halten dieselben fest. Werden die in der ventralen Partie des Prothorax befindlichen nervösen Elemente entfernt, so kriechen und schwimmen die in dieser Weise operierten Tiere sehr schlecht und nur mit Mühe. Der Tonus der Beinmuskulatur ist sehr vermindert. Es muss hervorgehoben werden, dass bei *Nepa* (ähnlich wie bei *Notonecta*) das Unterschlundganglion mit dem ersten Thorakalganglion (im Prothorax) verschmilzt, sodass es nach dem vorsichtigen Abschneiden des Kopfes intakt bleibt. Auch Körperfragmente, welche nur aus dem Kopf und Prothorax bestehen, laufen (mit dem ersten Beinpaare) sehr schnell herum. Ja selbst der isolierte Prothorax kann noch, wenn auch nur sehr langsam, mit dem ersten Beinpaare kriechen und kleinere Gegenstände ergreifen. Der isolierte mesometathorakale Abschnitt kriecht nur kurz nach dem Abschneiden. Später stellt sich eine dauernde Lähmung der Füsse ein. Die spontanen koordinierten Schreit- und Schwimmbewegungen aller drei Beinpaare von *Nepa cinerea* werden durch den im Prothorax befindlichen Abschnitt des Nervensystems reguliert. Der Sichtotstellreflex, welcher sich z. B. nach dem Herausnehmen aus dem Wasser bei normalen Exemplaren von *Nepa* einstellt, wurde auch nach der Dekapitation einige Zeit beobachtet. Ähnliche Verhältnisse, wie bei *Nepa*, habe ich auch bei den Larven (15 Ex.) und Imagines (25 Ex.) von *Ranatra linearis* L. konstatiert. Die Imagines von *Ranatra* kriechen und schwimmen auch nach der Köpfung ganz normal. Die Reflexerregbarkeit ist erhöht und der Umdrehreflex erhalten. Der Sichtotstellreflex kommt zwar auch bei geköpften Exemplaren vor, dauert aber kürzere Zeit, als bei den normalen Individuen. Die sehr jungen Larven von *Ranatra* sind gegen Enthauptung sehr empfindlich und manche derselben verharren in unbeweglichem Zustande bis zu ihrem Tode. (Vergl. auch Holmes (17)). *Notonecta glauca* L. vermag

<sup>1)</sup> Die Larven von *Nepa cinerea* eignen sich nicht so gut zu diesen Versuchen, da sie viel empfindlicher gegen operative Eingriffe sind und bedeutende Unterschiede in der Reaktivität aufweisen.

nach der Köpfung nicht mehr zu schwimmen und ist (wenn man sie mit dem Rücken nach oben im Wasser umdreht) nicht imstande ihre normale Lage wieder einzunehmen. Berührung des Abdomens mit der Nadel ruft bei dekapitierten Exemplaren von *Notonecta* lebhaft Putzbewegungen der Hinterfüsse hervor. Einen vollständigen Verlust der spontanen Schwimmbewegungen beobachtete ich nach der Dekapitation auch bei *Naucoris cimicoides* L. (6 Ex.), *Hydrometra lacustris* L. (20 Ex.), *Velia currens* Fabr. (15 Ex.) und *Limnobates stagnorum* L. (4 Ex.). *Hydrometra lacustris* macht unmittelbar nach der Enthauptung einige grosse Sprünge auf dem Wasserspiegel, bleibt aber schon nach einigen Sekunden auf einer Stelle liegen und führt mit den Füßen nur zitternde oder pendelnde und langsame Bewegungen aus. Von den Landwanzen stellten sich nach der Dekapitation schwere Störungen der Lokomotion bei folgenden Arten ein: *Pyrrhocoris apterus* L. (30 Ex.), *Pentatoma prasina* L. (4 Ex.), *Mesmerus marginatus* L. (1 Ex.), *Corizus hyoscyami* L. (2 Ex.), *Tetyra maura* Fabr. (1 Ex.), *Calocoris ochromelas* Gmel. (6 Ex.), *C. roseomaculatus* Dug. (2 Ex.), *Strachia oleracea* L. (5 Ex.) und bei *Harpactor iracundus* Scop. (3 Ex.).

Bei der grössten Mehrzahl der von mir untersuchten *Coleopteren* hörten nach der Köpfung die spontanen koordinierten Schreit- bzw. Schwimmbewegungen auf oder aber sie waren nur sehr unvollkommen. Es handelte sich in solchen Fällen höchstens nur um mehr oder weniger energische Bewegungen der Füße (bes. des 3. Paares), welche zum blossen Abstossen des Körpers von der Unterlage führten. Der Putzreflex war meistens sehr verstärkt; die Elytren konnten emporgehoben und die Hautflügel ausgebreitet werden. Ziemlich schwere Ausfallerscheinungen fand ich bei folgenden Arten: *Carabus cancellatus* Illig. (10 Ex.), *C. violaceus* L. (9 Ex.), *C. Scheidleri* Panz. (2 Ex.), *C. Preyssleri* Duf. (6 Ex.), *C. auratus* L. (5 Ex.),<sup>2)</sup> *Harpalus aeneus* Fabr. (8 Ex.), *Calosoma inquisitor* L. (2 Ex.), *Dytiscus marginalis* Sturm (10 Ex.),<sup>3)</sup> *Acilius sulcatus* L. (5 Ex.), *Colymbetes fuscus* L. (3 Ex.), *Necrophorus vespillo* L. (4 Ex.), *Silpha atrata* Fabr. (5 Ex.), *Staphylinus caesareus* Cederk (4 Ex.), *Lucanus cervus* L. (2 ♂♂ und 2 ♀♀), *Melolontha vulgaris* F. (39 Ex.),<sup>4)</sup> *Cetonia aurata* L. (6 Ex.), *Coccinella septempunctata* L. (12 Ex.), *Agriotes lineatus* L. (6 Ex.), *A. obscurus* L. (5 Ex.), *Lacon murinus* L. (7 Ex.), *Cantharis fusca* L. (15 Ex.), *C. rufa* L. (12 Ex.), *Tenebrio molitor* L. (40 Ex.), *Anobium paniceum* L. (5 Ex.), *Meloe proscarabaeus* L. (4 Ex.), *Prionus coriaceus* L. (2 Ex.), *Saperda populnea* L. (1 Ex.), *Chrysomella coerulans* Scrib. (15 Ex.), *Ch. menthastris* Suffr. (10 Ex.), *Ch. sanguinolenta* L. (2 Ex.), *Ch. cerealis* L. (4 Ex.), *Clytra quadripunctata* L. (4 Ex.), *Phyllobius pyri* L. (3 Ex.), *Hylobius abietis* L. (2 Ex.). — *Cicindella campestris* L. (20 Ex.) fängt gewöhnlich erst einige Zeit (cca eine halbe Stunde) nach der Köpfung an ziemlich gut zu kriechen. Die Füße aber zittern dabei und sind ziemlich schlaff. *Rhizotrogus solstitialis* L. (8 Ex.) kroch nach der Dekapitation auch ohne äussere Impulse verhältnismässig schnell herum, wenn auch viel langsamer als unter normalen Umständen. Die Tarsen waren dabei nach oben gebogen. Ähnliches Verhalten fand ich auch bei *Anomala vi-*

<sup>2)</sup> Vergl. auch Galant (15).

<sup>3)</sup> Vergl. auch Faivre (12).

<sup>4)</sup> Geköpfte Maikäfer habe ich bis 25 Tage am Leben erhalten. Von den 39 geköpften Maikäfern hörten bei 35 Exemplaren normale Gangbewegungen völlig auf und nur 4 Exemplare versuchten sehr schlecht und langsam zu kriechen.

*tis* F. (4 Ex.). *Oryctes nasicornis* L. (3 Ex.) machte in den ersten zwei Tagen nach der Köpfung nur nach Reizung der Tarsen einige langsame Schritte, aber am dritten Tage ist er auf einmal sehr lebhaft geworden und kroch spontan fast so gut, wie ein normales Tier. In zwei Minuten legte ein geköpftes Exemplar eine Strecke von cca 120 cm zurück. Dieses Tier lebte 7 Tage. *Geotrupes stercorarius* L. (8 Ex.) und *G. sylvaticus* Panz. (2 Ex.) krochen nach der Köpfung sehr schlecht und fielen dabei oft auf den Rücken. *Hydrophilus caraboides* L. (12 Ex.) kroch nach der Köpfung spontan sowohl vorwärts als auch rückwärts und hob dabei den Hinterkörper auffallend in die Höhe. Die Kriechbewegungen waren koordiniert, aber langsamer als unter normalen Bedingungen. Die Hautflügel wurden oft ausgebreitet und wieder unter die Elytren eingezogen. Im Wasser übten geköpfte Exemplare dieses Käfers ausser den Schwimmbewegungen (welche jedoch das Tier nicht weit vorwärts brachten) auch ziemlich energische, in kurzen Intervallen sich wiederholende Putzbewegungen mit den Hinterfüssen aus. Der Klammerreflex war verstärkt. Auch der abgeschnittene Prothorax und Mesothorax krochen noch mit dem ersten und zweiten Beinpaare ziemlich schnell herum. Nach dem Durchschneiden der Schlundkommissuren kann das Tier noch schwimmen, vermag aber nicht zu tauchen. Relativ geringe Störungen der Lokomotion fand ich auch bei *Hydrophilus piceus* L. (3 Ex.). (Vergl. auch Beth e.) *Dicerca alni* Fisch. (3 Ex.) schreitet nach der Enthauptung langsam vorwärts. Die Tarsen sind dabei gebogen und die Hinterfüsse führen Putzbewegungen aus. Die Elateriden verlieren nach der Dekapitation nicht nur die Fähigkeit normal zu kriechen, sondern sie können sich, wenn sie auf dem Rücken liegen, nicht umdrehen. Sie sind auch nicht imstande spontan emporzuschellen. Die Sprungbewegungen der Elateriden sind also von dem im Kopfe befindlichen Nervensystem ausgelöst. Die Entfernung des blossen Gehirnes bei *Lacon murinus* L. hatte keinen merklichen Einfluss auf das Kriechen zur Folge gehabt. Die Impulse zu den Kriechbewegungen gehen also, wie es scheint, von dem Unterschlundganglion aus. — Von den *Trichopteren* untersuchte ich nur die Larven von *Halesus digitatus* Schr. (10 Ex.). Diese kriechen nach der Entfernung des Kopfes nicht mehr, bewegen aber lebhaft mit den Füssen und mit dem Abdomen und bedecken ihren Körper mit Sandkörnern. Bei den *Lepidopteren* fand ich vollständiges Einstellen spontaner Schreitbewegungen bei folgenden Arten: *Pieris brassicae* L. (20 Ex.), *P. napi* L. (10 Ex.), *Vanessa io* L. (12 Ex.), *V. atalanta* L. (6 Ex.), *V. cardui* L. (4 Ex.), *Melitaea cinxia* L. (1 Ex.), *Epinephele janira* L. (5 Ex.), *E. hyperanthus* (2 Ex.), *Melanargia galathea* L. (3 Ex.), *Argynnis paphia* L. (3 Ex.), *Ocnieria dispar* L. (4 Ex.), *O. monacha* L. (10 Ex.), *Dasychira pudibunda* L. (1 Ex.), *Plusia gamma* L. (5 Ex.), *Agrotis pronuba* L. (1 Ex.), *Zygaena filipendulae* L. (4 Ex.) und *Inogeryon* Hb. (1 Ex.). Decapitierte Exemplare von *Macroglossa stellatarum* L. (4 Ex.) können nach Reizung des Abdominalendes grosse Sprünge ausführen. Zum fliegen konnte ich sie aber nicht veranlassen, selbst wenn sie in die Luft geworfen wurden. Manche Tagfalter (z. B. Pieriden, Vanessiden, Satyriden) können aber auch nach der Köpfung gut und lange fliegen. Bei den Satyriden habe ich beobachtet, dass selbst der isolierte thorakale Körperabschnitt noch eine kurze Zeit fliegen kann. Bei geköpften Imagines von *Deilephila euphorbiae* L. (3 Ex.) habe ich am dritten Tage nach der Dekapitation beobachtet, dass sie schon nach schwachen Impulsen ziemlich schnell und koordiniert zu kriechen beginnen und mehrere Minuten lang diese Bewegungen fortsetzen.

Die weiblichen Imagines von *Galleria mellonella* L. können nach der Dekapitation noch langsam, spontan und nach kürzeren Ruhepausen kriechen, während die geköpften Männchen diese Fähigkeit vollkommen verlieren. Aber auch bei den geköpften Weibchen (93 Ex.) zeigten sich in der Reaktionsfähigkeit bedeutende Unterschiede. Die geköpften weiblichen Imagines betasteten fast ununterbrochen mit ihrem Abdominalende die Unterlage, stülpen die Kopulationsorgane aus und schieben dieselben in die Spalten des Substrates ein. Manchmal werden dabei auch Eier abgelegt. Dieser Umstand spricht dafür, dass die Kopfganglien einen hemmenden Einfluss auf diese reflexive Bewegungen ausüben. Der Klammerreflex ist verstärkt und der Umdrehreflex erhalten. Reizt man stärker das Abdominalende decapitierter Weibchen, so machen sie einen grossen Sprung nach vorn. Unter den 82 decapitierten Männchen von *Galleria mellonella* habe ich kein einziges Exemplar gefunden, welches imstande wäre längere Zeit zu kriechen. Die Männchen blieben schon kurz nach der Köpfung an einer Stelle stehen und machten spontan bis zu ihrem Tode keinen einzigen Schritt mehr, obwohl sie noch lange volle Lebenskraft zeigten und mehrere Tage lebten. Nur etwa in 2—3 Sekunden nach der Dekapitation machten einige geköpfte Männchen einige normale Schritte. Eine ähnliche Erscheinung habe ich auch bei *Hydrometra lacustris*, verschiedenen Landwanzen, *Torficula auricularia*, *Tenebrio molitor* und *Lucanus cervus*, beobachtet. Es scheint, als ob eine gewisse Menge der Nervenenergie (welche von den Kopfganglien zufliesst) in den übriggebliebenen Partien des zentralen Nervensystems aufgespeichert wäre, die zu ihrem Verbrauch eine gewisse Zeit erfordert und welche genügt die normalen Schreitbewegungen einige Momente nach der Köpfung noch aufrechtzuerhalten. (Vergl. Uexküll, Jordan, Matula, Buddenbrock.) Nach dem Abschneiden des Abdomens waren die spontanen Schreitbewegungen noch mehr abgeschwächt als nach einer blossen Dekapitation. Es scheint, dass sich vom Abdomen aus schwache stimulierende Impulse zum thorakalen Nervensystem fortpflanzen, welche die spontanen Schreitbewegungen unterstützen. Die isolierten vorderen Körperpartien (Kopf mit Thorax) laufen ganz normal herum. Bei *Ephestia Kuchniella* (21 Ex.) werden sowohl bei den Männchen als auch bei den Weibchen, nach der Dekapitation die spontanen Kriechbewegungen sistiert und die operierten Tiere machen nur nach stärkerer Reizung des Abdomens einen Sprung. — *Panorpa communis* L. (12 Ex.) hörte nach der Köpfung auf spontan zu kriechen, aber die Bewegungen des Abdomens, sowie das Öffnen und Schliessen der abdominalen Zangen, blieben in vollem Umfange erhalten. Auch bei *Sialis lutaria* L. (6 Ex.) und *Chrysopa vulgaris* Schn. (15 Ex.) erlischt nach der Dekapitation die Fähigkeit des spontanen Ganges. — Die meisten decapitierten Individuen von *Apis mellifica* (95 Ex.), mit welchen ich experimentierte, blieben auf einer Körperseite liegen und bewegten zitternd und unregelmässig mit den Beinen, oder führten mit ihnen Putzbewegungen aus. Ich fand aber auch besser reagierende Individuen (26 Ex.), welche sich mit ihren Beinen von der Unterlage abstossten und sich in dieser Weise langsam hin und herbewegten. Als einen richtigen Gang kann man aber diese Bewegungen nicht bezeichnen. Vergl. Bethe (6) und Hykeš (18)). Die geköpften Bienen können aber mit den Flügeln schwirren und zeigen den Umdrehreflex, Stechreflex und Klammerreflex. Ähnliches Verhalten wie die Bienen zeigten in meinen Versuchen auch die geköpften Exemplare von *Andrena labialis* K. (5 Ex.), *Halictus quadricinctus* Fabr. (3 Ex.), *Bombus terrestris* L. (15 Ex.),

*B. lapidarius* L. (12 Ex.), *Vespa germanica* Fabr. (20 Ex.), *Sapyga quinque-punctata* F. (2 Ex.), *Mutilla europaea* L. (2 Ex.), *Ammophila sabulosa* Scop. (4 Ex.), *Psammodromus viaticus* F. (4 Ex.) und *Athalia spinarum* F. (6 Ex.). Die geköpften Weibchen und Männchen von *Pimpla instigator* (5 ♀♀ und 8 ♂♂) machten einige Schritte mit den Vorderbeinen nur nach dem Reiben des Legestachels. Geringere Störungen zeigten sich nach der Decapitation bei *Lophyrus pini* L. (4 Ex.) und *Rhogogaster viridis* L. (3 Ex.). Die Arbeiter von *Formica sanguinea* Latr. (31 Ex.) und *Tetramorium caespitum* Latr. (40 Ex.) krochen nach der Decapitation nur sehr langsam. — Ferner habe ich mit folgenden Dipteren experimentiert: *Musca domestica* L. (30 Ex.), *Calliphora vomitoria* L. (20 Ex.), *Sarcophaga carnaria* L. (15 Ex.), *Stomoxys calcitrans* L. (25 Ex.), *Eristalis tenax* L. (6 Ex.), *Helophilus florens* L. (6 Ex.), *Volucella bombylans* L. (2 Ex.), *Haematopota pluvialis* L. (4 Ex.), *Tabanus bovinus* L. (5 Ex.), *Tipula oleracea* L. (5 Ex.) und mit verschiedenen Arten von *Culex* und *Chironomus*. Fast alle diese Dipteren hörten nach der Köpfung auf spontan zu kriechen und nur bei einigen Exemplaren von *Tabanus bovinus* zeigte sich eine schwache Tendenz zum Kriechen. Geköpfte Fliegen führten (besonders mit den Hinterbeinen) in kurzen Zeitpausen Putzbewegungen aus. Der Klammerreflex war verstärkt und der Umdrehreflex gut erhalten. Auch die isolierten und in die Rückenlage gebrachten Thorakalabschnitte versuchten die normale Lage wieder einzunehmen.

Von den schon früher erwähnten Putzreflexen, welche sich bei manchen Insekten nach der Dekapitation in verstärkter Form einstellen, muss man den sog. »Wischreflex« (»Kratzreflex« — Galant) unterscheiden. Der Putzreflex äussert sich dadurch, dass die Füße (besonders die Füße des dritten Paares) sich gegenseitig, oder um das Abdomen (bzw. die Flügel) reiben, als wollten sie die betreffenden Körperteile putzen. Diese Reflexe erfolgen bei den decapitierten Insekten gewöhnlich ohne äussere Impulse schnell hintereinander und wiederholen sich in bestimmten längeren oder kürzeren Zeitpausen. Die Zentren, welche diese Reflexe hemmen, liegen im Kopfe. Die Wischreflexe stellen sich nur als eine unmittelbare Reaktion auf einen äusseren Impuls ein und sind nur von kurzer Dauer. Diese Reflexe erinnern sehr an die Abwischreflexe der Evertibraten. Es handelt sich um sehr komplizierte koordinierte zweckmässige Bewegungen der Extremitäten, durch welche die Ursache der Reizung beseitigt werden soll. Diesen Reflexen wurde bei den Evertibraten bis jetzt nur wenig Beachtung gewidmet. (Vergl. Galant bei *Carabus auratus*.) Ich habe den Wischreflex ausser bei *Carabus auratus* auch bei anderen Insekten festgestellt. In besonders deutlicher Form tritt dieser Reflex bei *Blatta orientalis*, *Dixippus morosus* und *Notonecta glauca* auf. Weniger deutlich ist der Wischreflex bei *Vespa germanica* und *Tenebrio molitor* und ziemlich schwach ist er bei *Apis mellifica*. Es gibt aber auch Insekten, bei welchen ich den Wischreflex weder im normalen Zustande, noch nach der Dekapitation auslösen konnte, obwohl sie einen sehr ausgeprägten (und nach der Dekapitation noch verstärkten) Putzreflex zeigten (z. B. bei *Musca vomitoria*). Abgesehen von anderen Gründen, spricht dieser Umstand dafür, dass der Putz- und Wischreflex zwei ganz verschiedene Vorgänge darstellen. Bei den männlichen und weiblichen Exemplaren von *Blatta orientalis* und bei *Dixippus morosus* lässt sich der Wischreflex am deutlichsten bei dem dritten Beinpaare demonstrieren. Ich habe festgestellt, dass die Impulse, welche den Wischreflex des dritten Beinpaares von *Blatta orientalis* auslösen, von dem



dritten Thorakalganglion ausgehen. Bei dem mittleren Beinpaare stellten sich nach dem Reizen der benachbarten Körperpartien keine typischen Wischreflexe ein, sondern nur Beinbewegungen, die nur als eine Andeutung dieser Reflexe zu betrachten sind. Ähnliche Verhältnisse habe ich auch bei *Dixippus morosus* gefunden. Wie bei *Blatta orientalis*, so tritt auch bei *Dixippus* der Wischreflex auch nach dem Durchschneiden des Bauchmarkes vor und hinter dem letzten Fusspaare noch deutlich hervor, obwohl die in dieser Weise operierten Tiere, infolge der Unterbrechung der nervösen Verbindung des dritten Beinpaars mit dem Unterschlundganglion nicht mehr fähig sind, mit diesem Beinpaare normal zu kriechen. Zur Hervorrufung des Wischreflexes bei den Hinterfüßen genügen also auch hier nur die metathorakalen Partien des Bauchmarkes. Bei *Dixippus* können auch die Füße des zweiten Paares ziemlich starke Wischbewegungen gleichzeitig oder abwechselnd ausführen. Bei dem ersten Beinpaare ist es mir jedoch nicht gelungen deutliche Wischreflexe hervorzurufen.

#### Seznam literatury.

1. Alverdes F., Körperstellung und Lokomotion bei Insekten nach Eingriffen am Gehirn. Biol. Zentrbl. Bd. 45 1925.
2. Baglioni L., Physiologie des Nervensystems. Wintersteins' Handbuch d. vergl. Physiologie Bd. 4., Jena 1913.
3. Baldi E., Studi sulla fisiologia del sistema nervoso degli insetti Journ. of exper. zool. vol. 36. 1922.
4. Baldus K., Untersuchungen über Bau und Funktion des Gehirns der Larve und Imago von Libellen. Ztsch. f. wiss. zool. Bd. 121. 1924.
5. Baudelot E., Contribution à la physiologie du système nerveux des insectes. Rec. d. sc. nat. 1872.
6. Bethe A., Vergleichende Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems der Arthropoden. Pflügers' Arch. f. ges. Physiol. Bd. 68., 1897.
7. Blunk H. u. Speyer W., Kopftausch und Heilvermögen bei Insekten. Ztschr. f. wiss. zool. Bd. 123. 1924.
8. Buddenbrock W., a) Der Rythmus der Schreitbewegungen der Stabheuschrecke *Dixippus*. Biol. Zentralbl. Bd. 41. 1921.  
b) Grundriss der vergl. Physiologie, Berlin 1928.
9. Clementi A., Sull' attuazione della legge di Baglioni dei movimenti riflessi da stimoli nocivi nella *Forficula auricularia*. Ztschr. f. allgem. Physiol. (M. Verworn). Bd. 13. 1912.
10. Comes S., Effetti della decapitazione in *Calotermes flavicollis* et in altri Artropodi. Biol. Zentrbl. Bd. 32. 1912
11. Dünhoff J., Beiträge zur Physiologie II. Koordinationszentren bei der Biene. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1875.
12. Faivre E., a) Du cerveau des *Dytiscus* considéré dans ses rapports avec la locomotion. Ann. Sc. nat. 4. s. 1857. — Extr. Compt. rend. d. Ac. d. Sc. Paris, 14. 1857.  
b) Recherches expérimentales sur la distinction de la sensibilité et de l'excitabilité dans les différentes parties du système nerveux d'un insecte, le *Dytiscus marginalis*. Compt. rend. Ac. d. Sc. Paris. Vol. 56. 1863.  
c) Études expérimentales sur les mouvements rotatoires de manège chez un insecte (le *Dytiscus marginalis*) et le rôle dans leur production des centres nerveux encéphaliques. Ibid. Vol. 80. 1875.
13. Finkler W., Kopftransplantation an Insekten. Arch. f. mikr. anat. u. Entw. mech. Bd. 99. 1923.

14. Gadeau de Kerville H., a) Consequences de la decapitation de chenilles de *Vanessa utricae* L. et de *Sericaria mori* L. au moment de la nymphose. Bull. Soc. ent. France. Paris. 1925.  
 b) Résultats de la décapitation et greffe de la tête d'insectes adultes de différents ordres. Bull. Soc. entomol. France Nr. 3/4. 1926.  
 c) Resultat de l'accouplement de femelles décapitées avec des mâles normaux et ponte d'abdomens isolés chez le **Bombyx (Sericaria mori L.)**. Bull. soc. entom. France, Paris 1928.
15. Galant S., Ein Kratzreflex des geköpften *Carabus auratus*. Biol. Zentrbl. Bd. 40. 1926.
16. Hanström B., Vergleichende Anatomie des Nervensystems der wirbellosen Tiere, Berlin 1928.
17. Holmes S. J., Death feigning in Ranatra. Journ. comp. Neurol. and Psychol. vol. 16. 1906.
18. Hykeš O., K fyziologii ústředního nervstva včely. Biol. listy r. 1923.
19. Janda V., a) O chůzi, plování a jiných pohybech hmyzu za umělé změněných podmínek. Věstník č. zoolog. společ. v Praze. Sv. I. 1934. (Mémoires de la soc. zool. tchéque de Prague. T. 1. 1934.)  
 b) O letu hmyzu za umělé změněných podmínek. Tamtéž. 1934.  
 c) Příspěvky k poznání periodické barvoměny pakobylky indické (**Dixippus morosus** Br. et Redt. (Contribution à l'étude des changements périodiques de la coloration chez **Dixippus morosus** Br. et Redt.)). Věstník Král. Čes. společ. nauk v Praze, II. tř. roč. 1934. (Mémoires de la Société royale des lettres et des sc. de Bohême. Cl. d. sc. 1934.)  
 d) O barvoměně transplantované kůže a umělé spolu spojených fragmentů tělních u pakobylky indické (**Dixippus morosus**). Rozpr. čes. akad. v Praze, II. tř. roč. 46. 1936. (Sur les changements de coloration de l'épiderme transplanté et des fragments du corps artificiellement réunis de **Dixippus morosus**, Bulletin international de l'academie des sciences de Bohême. 1936.
20. Janda V. a Kocián V., Über den Sauerstoffverbrauch der Puppen von **Tenebrio molitor** L. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 52. 1933.
21. Jordan H., Die Leistungen des Gehirnganglions bei den krebsartigen Tieren. Pflüger's Arch. Bd. 131. 1910.
22. Kopèc St., a) Über die Funktionen des Nervensystems der Schmetterlinge während der successiven Stadien ihrer Metamorphose. Zool. Anz. Bd. 40. 1912.  
 b) Lokalisationsversuche am zentralen Nervensystem der Raupen u. Falter. Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 36. 1919.
23. Lengerken, Vertauschte Köpfe. »Die Zeit«, Berlin 1924.
24. Löhner L., Untersuchungen über den sog. Totstellreflex der Arthropoden. Ztschr. f. allg. Physiol. Bd. 16. 1914.
25. Matula J., Untersuchungen über die Funktionen des Zentralnervensystems bei Insekten. Pflüger's Arch. Bd. 138. 1911.
26. Packard S. A., a) Experiments on the vitality of insects »Psyche« Vol. 17, 1877.  
 b) Textbook of entomology 1903, p. 244.
27. Patijaud E., Vitalité du corps et de la tête de certains insectes après decapitation. Rev. hist. nat. appl. Paris, vol. 7. 1926.
28. Petřík J., K fyziologii ústředního nervstva a dýchání hmyzu. Biolog. listy, svaz. 3. 1914.
29. Plavilstshikov N., Kopftausch u. Instinktveränderung bei Insekten. Zool. Anz. Bd. 73. 1927.
30. Polimanti O., a) Contributi alla fisiologia della larva del baco da seta, **Bombyx mori**, Scansano 1906.  
 b) Contributions à la physiologie de la larve du vers à soie (**Bombyx mori**). Arch. ital. biol. Vol. 47. 1906.
31. Pompeian E., Automatism, période réfractaire et inhibition des centres nerveux des insectes. Compt. rend. d. soc. biol. Vol. 51. 1899.

32. Pflugfelder O., Vergleichend-anatomische, experimentelle u. embryologische Untersuchungen über das Nervensystem u. die Sinnesorgane der Rhynchoten. »Zoologica«, Bd. 34. 1936—1937.
  33. Przibram H., Experimentalzoologie. Bd. II. u. V. Leipzig-Wien 1909 u. 1914.
  34. Schleich W., Der Farbenwechsel von **Dixippus morosus** (Phasmide). Zool. Jahrb. Abt. f. allg. Zool. u. Physiol. Bd. 30. 1910
  35. Stäger R., Studien am Ameisenlöwen. Biol. Zentrbl. 1925.
  36. Steiner J., a) Die Funktionen des Zentralnervensystems der wirbellosen Tiere. Sitzb. d. Acad. d. Wiss. Berlin. Abt. 2. 1890.  
b) Die Funktionen des Zentralnervensystems und ihre Phylogenese. 3. Abt. Braunschweig. 1898.
  37. Szymanski J., Über Umdrehreflexe bei den Käfern. Pflüger's Arch. Bd. 171. 1918.
  38. Yersin A., a) Recherches sur les fonctions du système nerveux dans les animaux articulés. Bull. soc. vandoise sc. nat. Vol. 5. 1856.  
b) Mémoire sur la physiologie du système nerveux dans le Grillon champêtre. Compt. rend. Ac. d. Sc. Paris Vol. 54, 1862.
  39. Uexküll J., Studien über den Tonus V. Die Libellen. Ztschr. f. Biol. Bd. 32. N. F. 1908.
  40. Zbořil J., Entomologické zajímavosti Slovenska, Věda přírodní, roč. 14, č. 7. 1933.
-