Beiträge zur Rückenmarksphysiologie des Aales.

Von

Adolf Bickel.

Vielfach ist von den Physiologen der Mechanismus des Rückenmarks am Aal studirt worden. Unter anderen Autoren nenne ich Vulpian¹⁾, Edwards²⁾, Pflüger³⁾ und Steiner⁴⁾, die sich ganz besonders um die Erforschung der physiologischen Bedeutung der medulla spinalis beim Aale verdient gemacht haben. In der That bietet auch gerade dieses Thier dank seiner erstaunlichen Lebenszähigkeit dem Experimentator ein vorzügliches Object zu solchen Untersuchungen dar.

Im Folgenden sei es mir erlaubt, über einige neue oder weniger bekannte Beobachtungen zu berichten, die ich am decapitirten Aal oder an Thieren mit verschieden hoch durchschnittenem Rückenmark anstellen konnte.

Gruppe A.

Operation: Den Aalen wird das erste Achtel ihrer gesamten Körperlänge total abgeschnitten. (Die Stelle befindet sich ziemlich dicht hinter den Kopfflossen.)

Wie Steiner bereits nachwies, schwimmt der decapitirte Aal unmittelbar nach der Operation im Bassin herum. Diese Schwimmbewegungen der geköpften Thiere können fast ohne Unterbrechung Stunden lang vor sich gehen. Jedoch muss ich bemerken, dass ich dieses Phänomen nicht regelmässig bei meinen Versuchsthieren an-

1) Vulpian, *Leçons sur la physiologie du système nerveux*.

2) Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée*. Paris 1878—1879. Bd. XIII.

3) Eduard Pflüger, *Die sensorischen Functionen des Rückenmarks der Wirbelthiere*. Berlin 1853.

4) Steiner, *Die Functionen des Centralnervensystems und ihre Phylogenese*. II. Abth. Die Fische. Braunschweig 1888.

getroffen habe, obschon ich stets die von Steiner zur Ausführung des Experiments angegebenen Cautelen sorgfältigst beobachtete.

Diejenigen meiner Aale nun, welche nach der Decapitation die Schwimmbewegung aufwiesen, führten diese Bewegung an und für sich genau so aus, wie es der normale Fisch thut. Sie schlängelten sich nicht etwa lediglich am Boden hin, sondern sie stiegen im Wasser auf und nieder und durchfurchten es nach allen Richtungen hin.

Zwei Symptome aber unterscheiden den Fisch, welcher nur noch im Besitze des Rückenmarks ist, von dem unversehrten. Der decapitirte Aal ist erstens unfähig, die normale Lage im Wasser beim Schwimmen zu behaupten und er hat zweitens die Fähigkeit verloren, rückwärts zu schwimmen.

So kommt es, dass die operirten Thiere oft lange Zeit, auf dem Rücken liegend, das Bassin durchkreuzen, bis sie irgend ein Zufall in die richtige Lage wieder zurückführt. Ich weise nachdrücklich auf diese Beobachtung hin, weil von anderen Autoren behauptet worden ist, dass decapitirte Fische, welche die Schwimmbewegung zeigen, noch fähig wären, ihr Gleichgewicht normaler Weise zu bewahren.

Die Unfähigkeit des decapitirten Aales, rückwärts zu schwimmen, wird durch folgendes Experiment am besten illustriert.

Man bringt die Thiere in seichtes Wasser, in dem sie eben noch unbehindert ihre Schwimmbewegungen ausführen können, ohne über den Boden gleiten zu müssen. Sodann führt man das Elektrodenpaar eines in Thätigkeit befindlichen Inductionsapparates in einiger Entfernung vor dem Querschnitt des dahinschwimmenden Thieres ins Wasser ein. Durch die von der Flüssigkeit übermittelten Stromschleifen wird der anschwimmende Aal schon in der Ferne gereizt und geräth in heftige Erregung. Trotzdem behält er die einmal angenommene Schwimmrichtung bei und nähert sich dem Elektrodenpaar immer mehr und mehr. Endlich hat er die Drähte erreicht und presst sich mit dem durch die Decapitation geschaffenen Querschnitt fest gegen die Elektroden an, dabei auf das Allergewaltigste von den nun unmittelbar einwirkenden elektrischen Schlägen erschüttert.

Auf folgende Weise kann man dieses Experiment modificiren. Man hält ein Brett oder die flache Hand vor das anschwimmende Thier ins Wasser. Der Aal presst sich gegen die Flächen an und

man kann mit der Hand deutlich den Druck fühlen, den er ausübt. Trotz des Hindernisses stellt er weder seine Schwimmbewegungen ein, noch auch giebt er ihnen eine andere Richtung.

Häufig macht der geköpfte Aal auch Schlängelbewegungen auf der Stelle. Umschliesst man dann mit der Hand sachte das kraniale Ende des Thieres, so kann man die Bewegungen zum Sistiren bringen. Ein heftiger Druck mit der Hand löst dagegen Abwehr- und Fluchtbewegungen des Rückenmarksaales aus. Dieser Bewegungs-complex wird so eingeleitet, dass der Aal sich nach der einen oder anderen Seite zu krümmt und das Schwanzende zwischen seinen Körper und die ihn umschliessende Hand einzukeilen sucht. Die Kraft, welche das Thier dazu aufbietet, ist beträchtlich. Öffnet sich aber die Hand, welche nur leise das vordere Aalstück umfassen und so die Schwimmbewegungen des Thieres gehemmt hatte, wieder, so setzen auch momentan von Neuem die oben beschriebenen Schlängelbewegungen ein, ohne jedoch eine Locomotion des Thieres zu bewirken. — In den meisten Fällen, aber nicht immer habe ich dieses Hemmungsphänomen bei meinen Thieren beobachten können.

Kneift man mit einer Pincette die Rückenflosse des — sagen wir — in normaler Lage im Wasser dahinschwimmenden decapitirten Aales, so führt derselbe eine Drehung um die Längsaxe des Körpers bald nach der einen, bald nach der anderen Seite hinaus, so dass der Bauch nach oben gerichtet ist. Durch Reizung der Bauchflossen kann man das Thier leicht wieder zu einer neuen Drehung, die es in die normale Lage zurückführt, veranlassen.

Es ist bekannt (Pflüger), dass ein decapitirter Aal, der sich auf dem Lande befindet, bei seitlicher Annäherung einer Flamme sich vom Reize abkrümmt. Zerstört man aber nun einem solchen Versuchsthier das Rückenmark, so bleibt diese Reaction auf den Flammenreiz aus. Legt man jedoch dieses rückenmarkslöse Aalstück in ein Bassin mit Wasser und nähert von der Seite, wie wir es oben beschrieben haben, im Wasser die Elektroden eines in Action befindlichen Inductionsapparates, so gewahrt man gar bald, wie sich das Thiersegment von dem Reize abwendet, wie es eine Krümmung nach der dem Reize entgegengesetzten Seite hin ausführt. — Durch dieses Experiment wird treffend die verschiedene Werthigkeit des elektrischen und thermischen Reizes erläutert. Die Elektrizität wirkt direct auf die contractile Substanz der Muskelzelle; der thermische Reiz dagegen hat als reiner sensibler Hautreiz das Centralorgan

nöthig, damit dieses ihn zu einem Muskelreiz oder motorischen Impulse unwerthet.

Gruppe B.

Operation: Rückenmark am Ende des den Kopf einschliessenden ersten Achtels der ganzen Länge des Aales durchschnitten. — Die Wunde wird nach der Operation vernäht. Circa zwei Monate später ist Vernarbung eingetreten.

Beobachtungszeit: bis zu vier Monaten¹⁾.

Das Rückenmarks- oder Hinterthier verhält sich genau wie der decapitirte Aal. Es kann nach gründlicher Verheilung der Operationswunde zunächst einmal spontane Schlängelbewegungen ausführen, d. h. Bewegungen, die ohne direct nachweisbare äussere Veranlassung auftreten und auch sistiren. Ich habe darauf bereits an anderer Stelle kurz hingewiesen²⁾. — Diese Schlängelbewegungen brauchen sich aber nicht auf das kurze Kopfthier fortzusetzen; im Gegentheil, dieses letztere liegt zumeist ruhig da, nicht selten nach rechts oder links leicht gekrümmt. Sind die Schlängelbewegungen des Rückenmarksthieres energisch genug, so bewirken sie eine Locomotion. Der Rückenmarksaal schiebt das regungslos daliegende Kopfstück vor sich her. Allmählich aber kann auch dieses zu Bewegungen veranlasst werden, so dass man jetzt schwer nur das operirte Thier beim Schwimmen vom normalen zu unterscheiden vermag. Fixirt man dann aber das Kopfstück mit der Hand, so führt das Hinterthier seine Schwimmbewegungen ruhig weiter aus. — Umgekehrt vermögen aber auch in anderen Fällen primäre Bewegungen des Vorderthieres das Hinterthier zu Schlängel- und Schwimmbewegungen zu veranlassen. In diesem Falle werden wir natürlich von einer Spontaneität der Bewegungen des Rückenmarksaales nicht reden dürfen. Aber dieses Experiment ruft uns die bekannten Versuche Loeb's und Friedländer's am Regenwurm ins Gedächtniss zurück, zu denen es ein Analogon bildet.

Ferner sei mitgetheilt, dass der auf die oben beschriebene Weise operirte Aal bei der Locomotion sehr häufig auf den Rücken zu liegen kommt, so dass es dem kurzen Kopfthier schwer fällt, ja häufig

1) Ich bewahrte die Thiere in einem geräumigen Bassin, dessen Boden mit Schlamm bedeckt war, auf.

2) Pflüger's Archiv Bd. LXV S. 236.

ganz unmöglich ist, den langen, mit ihm nicht mehr in nervöser Verbindung stehenden Hinterkörper in die normale Lage zurückzudrehen. Ich habe Thiere beobachten können, die fast während der ganzen Beobachtungszeit auf dem Rücken lagen. Befanden sie sich im Ruhezustande, so nahm ihr Körper gewöhnlich eine schräge Lage ein, derart, dass der Unterkiefer eben über die Wasseroberfläche hinausragte, während das Schwanzende tiefer darunter stand. Führten diese Thiere Bewegungen aus, so wurde der Schiefstand des Körpers mehr oder minder ausgeglichen, aber die Rückenlage blieb unverändert.

— Zum Rückwärtsschwimmen kann man diese Aale und speciell die Rückenmarksthiere niemals veranlassen, durch welche Reize man sie auch dazu anzuregen sucht. Zwar entwindet ein solcher Aal sich der fest ihn umschliessenden Hand des Experimentators nach beiden Richtungen hin gleich gut, je nach der Stelle, wo man ihn gefasst hat; hat er aber seine Freiheit im Wasser wieder erlangt, so z. B. dadurch, dass er sich rückwärts aus der Hand herausarbeitete, so schwimmt er nun unmittelbar darauf vorwärts. Das normale Thier schwimmt in solchem Falle gewöhnlich eine kurze Strecke weiter activ rückwärts.

Das Hemmungsphänomen, von dem ich bei den decapitirten Aalen berichtete, wurde auch bei den zuletzt beschriebenen Thieren häufig beobachtet.

Auch auf dem Lande vermag das Rückenmarksthier, wie schon von Pflüger und Anderen angegeben wurde, sich fortzubewegen. Es schiebt auch hier das meist bewegungslose¹⁾ Kopfstück vor sich her.

Endlich muss ich noch darauf hinweisen, dass die Schlängelbewegungen des Rückenmarksthieres in manchen Fällen direct nach der Operation²⁾, in anderen aber erst geraume Zeit nach derselben zur Beobachtung kamen. — Dass die Operation in allen Fällen sorgfältig ausgeführt und das Mark thatsächlich durchschnitten war, bewies mir die spätere Section der Thiere.

1) Hier ist bewegungslos, wie immer in diesem Zusammenhange, in dem Sinne von „keine Locomotionsbewegung oder Schlängelbewegung ausführend“ gebraucht. Denn Athembewegungen etc. sind natürlich constant an dem Kopfstück zu beobachten.

2) Hier wird man von „Spontaneität“ kaum reden dürfen.

Gruppe C.

Operation: Rückenmark am Ende des ersten Viertels der Länge des ganzen Tieres durchschnitten.

Heilungsverlauf und Beobachtungsdauer wie Gruppe B.

Vermochten die unter der Gruppe B beschriebenen Thiere in Folge der geringen Länge des Kopfstückes nur durch active Bewegungen des Rückenmarksthieres eine Locomotion auszuführen, indem das letztere jenes vor sich herschob, so führten im Gegensatz hierzu die Aale der vorliegenden Gruppe C die Locomotion so aus, dass das Kopfthier sich activ bewegte und das Rückenmarksthier hinter sich herzog. — Wenn ein solches Thier sich zum Schwimmen anschickt, so führt das Kopfthier einige energische, kurz abgerissene Schlängelbewegungen aus, die sich dann allmähig, offenbar rein mechanisch, über das ganze Thier hin fortpflanzen. Ob nun dann das Rückenmarksthier, auf diese Weise erregt, selbst durch active Muskelthätigkeit zur weiteren Locomotion beiträgt, konnte ich nicht feststellen. Jedenfalls unterscheiden sich die Schwimmbewegungen dieser Thiere äusserlich in nichts von denen des normalen Aales.

Auch bei der vorliegenden Gruppe operirter Aale habe ich spontane Schlängelbewegungen des Rückenmarksthieres, wie man erwarten konnte, beobachtet. Allerdings waren sie, wie bei allen Aalen, denen das Mark noch mehr caudalwärts durchschnitten war, niemals energisch genug, um eine Locomotion des Thieres zu bewirken nach der Art, wie ich sie bei den unter der Gruppe B angeführten Aalen beschrieben habe. Der Grund hierfür ist darin zu suchen, dass der Widerstand, den das ruhig daliegende Kopfthier im Wasser den Locomotionsbestrebungen des Rückenmarksthieres entgensetzte, zu gross war, als dass er von dem letzteren hätte überwunden werden können.

Sucht man unsere Versuchsthier durch Vorhalten der Hand oder auf sonst eine Weise zu zwingen, rückwärts zu schwimmen — eine Erscheinung, die sich beim normalen Aale unschwer hervorrufen lässt —, so macht das z. B. der Hand sich nähernde Thier wohl einen Augenblick Halt, das Kopfstück führt Bewegungen aus, die, wenn sie sich über die ganze Länge des Thieres erstreckten, dieses nothwendig rückwärts entführen müssten; doch sie erstrecken sich nur auf das Kopfthier und vermögen nicht entsprechende Bewegungen beim Rückenmarksthier, etwa reflectorisch, hervorzurufen; denn wie

dieses letztere auch immer zu Locomotionsbewegungen angeregt werden mag, es werden stets nur solche bei ihm erzeugt, die es zu einer Locomotion nach vorn führen. Darum könnte das Kopfthier bei unserem Versuche also nur durch energische Rückwärtsbewegungen das Rückenmarksthier vor sich herzuschieben suchen. Doch bei den Aalen der Gruppe C ist das nicht möglich für das Vorderthier, weil das Gewicht des Rückenmarksaales zu gross und der Widerstand des Wassers zu bedeutend ist. Aus diesem Grunde verzichtet das Thier auf ein Rückwärts-Fliehen und sucht durch geschicktes Manövrieren durch Vorwärtsschwimmen seitlich dem sich entgegenstellenden Gegenstande in unserem Experiment auszuweichen.

Gewöhnlich behauptet das Thier die normale Bauchlage im Wasser; kommt es gelegentlich auf den Rücken zu liegen, so kostet es ihm Mühe, seine Lage zu corrigieren.

Gruppe D.

Operation: Rückenmark in der Mitte des Thieres durchschneiden.

Heilungsverlauf und Beobachtungsdauer wie Gruppe B.

Diese Aale zeigen im Wesentlichen die Characteristica der Thiere der vorhergehenden Gruppe. Jedoch vermag das Kopfthier mit weniger energischen Bewegungen die Locomotion des ganzen Thieres einzuleiten, und es gelingt diesen Thieren auch leichter, sich aus der Rückenlage in die Bauchlage zu drehen, als wir es bei den Aalen der Gruppe C gesehen haben.

Endlich vermögen die Thiere der Gruppe D derart rückwärts zu schwimmen, dass das Hinterthier bewegungslos vor dem die Bewegung ausführenden Kopfstück hergeschoben wird. Doch ist das Rückwärtsschwimmen auf diese Art noch mit Schwierigkeiten verknüpft.

Gruppe E.

Operation: Rückenmark am Ende des dritten Viertels der ganzen Länge des Thieres durchschneiden.

Heilungsverlauf und Beobachtungsdauer wie Gruppe B.

Diese Thiere können mit Leichtigkeit alle Bewegungen des normalen Aales ausführen. Beim Rückwärtsschwimmen des Kopf-

thieres wird auch hier, wie bei den Thieren der vorhergehenden Gruppe das Schwanzthier vor dem Kopfthier hergeschoben.

Spontane Schlängelbewegungen des ersteren habe ich gleichfalls beobachten können.

Gruppe F.

Aale mit verkürztem Rückenmark.

I. Aalen wurde das Rückenmark der caudalen Hälfte bis auf wenige Centimeter der Schwanzflosse mit einem feinen Drahte ausgebohrt.

Heilungsverlauf der Rückenwunde und Beobachtungsdauer wie bei Gruppe B.

Bei der Locomotion des Vorderthieres führt das Hinterthier gleichfalls passive Schlängelbewegungen mit aus, so dass ein derartig operirter Aal beim Schwimmen auf den ersten Blick von einem normalen kaum zu unterscheiden sein dürfte. Diese operirten Aale steigen im Bassin auf und nieder, ohne dass das rückenmarkslose Endstück dabei irgend welche Abnormitäten, sei es in der Bewegung, sei in der Lage zu der normalen Thierhälfte, aufwiese. Nur wenn der Aal, der eben an der Oberfläche des Wassers hinschwimmt, plötzlich mit der Bewegung aufhört, sinkt der rückenmarkslose Theil etwas in die Tiefe und bewirkt so eine Abknickung in der Mitte des Thieres. Verharrt der Aal längere Zeit am selben Orte ohne Locomotionsbewegung, so wird er allmählig von dem immer tiefer sinkenden rückenmarkslosen Teile mit auf den Boden des Bassins gezogen.

Dass die bei diesen Aalen gelegentlich der Locomotion auftretenden Schlängelbewegungen des Hinterthieres thatsächlich nur rein mechanische und passive waren, liess sich durch folgendes Experiment schön demonstrieren. Ich zerschnitt einen Aal in zwei Theile und bohrte das Rückenmark des Schwanzstückes aus. Sodann nähte ich die beiden Hälften wieder zusammen. In der ersten Zeit nach dieser Radicaloperation zeigte das Schwanzstück des Aales gleichfalls die — was die äussere Erscheinung anlangt — normalen Schlängelbewegungen bei der Locomotion des Vorderthieres. Am folgenden Tage war das erstere jedoch abgestorben und seine Musculatur rigide geworden. Das Kopftier lebte noch längere Zeit fort.

Angesichts dieser Erfahrungen drängte sich mir die Frage auf, ob der normale Aal beim einfachen Vorwärtsschwimmen die Musculatur seines ganzen Körpers jedesmal benutzt, oder ob er nicht vielmehr für gewöhnlich nur einen Theil, also etwa die Muskeln seines vordersten Abschnittes, innervirt, so dass die Bewegungen seines Hinterkörpers auch normaler Weise nur lediglich passive wären. — Entscheiden habe ich diese Frage nicht können.

II. Aalen wurde das mittlere Drittel des Rückenmarks ausgebohrt.

Die Operation machte ich so, dass ich den Wirbelkanal am Ende seines ersten und zweiten Drittels eröffnete. Dann führte ich einen Draht durch eine der Oeffnungen ein und liess ihn an der anderen heraustreten. Nach gründlicher Zerstörung des Markes, die durch mehrmaliges Hin- und Herschieben des Drahtes leicht bewirkt wurde, zog ich ihn heraus und vernähte die Wunden. Ich erhielt die Thiere Monate lang am Leben, so dass die Rückenwunden schliesslich total vernarbt waren. Eine Regeneration des Markes war, wie die Section und die bis zum Schluss der Beobachtungszeit bestehen gebliebene Functionsstörung bewiesen, nicht eingetreten.

Das caudale Ende des Thieres, welches noch im Besitz des unversehrten Markes war, zeigte alle Erscheinungen, welche ich oben für den Rückenmarksaal beschrieben habe: spontane Schlängelbewegungen¹⁾ etc.

Das Mittelstück war besonders durch seine grosse Schloffheit ausgezeichnet, ein Phänomen, das ich auch an dem rückenmarkslosen Endstück der unter Nr. I beschriebenen Thiere bemerken konnte. Ferner hatten die Aale der vorliegenden Gruppe (II) mit jenen andern (I) das gemeinsam, dass sie unter den gleichen Bedingungen, wie die letzteren, beim ruhigen Verhalten an der Oberfläche des Wassers allmähig zu Boden sanken.

Bei der Locomotion des Vorderthieres setzten sich auch bei den Thieren, bei denen das Rückenmark in der Mitte zerstört war, die Schlängelbewegungen über den ganzen Körper fort, so dass sich diese Aale hierin anscheinend in nichts von den normalen unterschieden.

Wohl aber sei bemerkt, dass man bei genauerem Zusehen doch Abnormitäten der Locomotion beobachten konnte bei diesen Thieren.

1) Vgl. Pflüger's Archiv Bd. LXV S. 236.

Wenn es z. B. gilt, irgend ein Hinderniss zu umschwimmen, so weiss der normale Aal in den meisten Fällen ein Anstossen sorgfältig zu vermeiden; an ein derartiges Reguliren der Bewegungen beim theilweise rückenmarkslosen Thiere kann natürlich nicht gedacht werden.

Auffallend bleibt jedoch immer an diesen Versuchen, dass beim Aal durch Rückenmarksquersectionen oder durch Exstipation ganzer Rückenmarksstücke die äussere Form der Ortsbewegung in so geringfügigem Maasse gestört wird.