(Aus dem physiologischen Institut der Universität Strassburg.)

Die Fortnahme des häutigen Labyrinths und ihre Folgen beim Flusssaal (*Anguilla vulgaris*).

Von

Wolfg. F. Ewald, stud. med.

Die Folgen operativer Verletzungen und Exstirpationen des häutigen Labyrinths sind an sehr verschiedenen Tierarten bereits auf das genaueste beobachtet und beschrieben worden. Eine Anzahl dieser Untersuchungen bezieht sich auf die Fische¹⁾; ich habe aber keine Versuche am Flusssaal in der Literatur gefunden, obgleich doch gerade dieser Fisch in der Reihe der untersuchten nicht fehlen sollte, da die Bewegungsart der Aale wesentlich von der der meisten übrigen Fische abweicht. Ausserdem eignet sich der Aal durch seine grosse Zählebigkeit und seine Fähigkeit, unbeschadet auf längere Zeit das Wasser verlassen zu können, ganz besonders zu Untersuchungen, die einen operativen Eingriff erforderlich machen.

Die Operationsmethoden waren folgende:

1. Mit der Bohrmaschine. Ich benutzte eine Zahnarzt-Bohrmaschine mit Pedalantrieb und kleinem, kegelförmigem Bohrer. Es wurde in die Schädeldecke, genau über dem Labyrinth, ein Loch von 1½ mm Durchmesser gebohrt. Durch dieses Loch führte ich eine feine Pinzette ein und zog mit einem Griff das Labyrinth heraus.

2. Wenn es darauf ankam, genau zu wissen, dass ausser dem Labyrinth kein Teil des Schädelinhalts verletzt war, operierte ich „offen“. Zu diesem Zwecke wurden durch zwei Längsschnitte mit scharfem Messer und einem Querschnitt mit einer kleinen, spitzen

1) Vgl. A. Fröhlich, Studien über Statocysten, in diesem Arch. 1904 Bd. 102 S. 415 und Bd. 103 S. 149, wo sich eine ausführliche Literaturangabe findet.

Zange die drei Seiten eines rechteckigen Stückes der sehr harten und festen Schädeldecke losgetrennt, so dass der auf diese Weise entstandene Knochenlappen nach hinten zurückgeklappt werden konnte. Dann liegt das Labyrinth sowie das Gehirn frei, und man kann nun jeden einzelnen Bogengang mit der Pinzette hochheben und mit der Schere durchschneiden. Nach diesem Verfahren operierte Tiere erholen sich aber weniger gut, und die Wunden heilen schwer. Trotzdem erhielt ich einen „offen“ operierten Aal 6 Wochen am Leben.

Die Labyrinth des Aales liegen in elliptischen Mulden der Schädelknochen zu beiden Seiten der Medulla oblongata und sind von oben, unten und aussen von starken Knochenwänden eingeschlossen; infolgedessen sind beide Operationsmethoden mit Schwierigkeiten verbunden. Eine Exstirpation der Otolithen ohne Verletzung des übrigen Labýrinths ist wegen ihrer tiefen Lage so gut wie unmöglich. Meine Resultate beziehen sich daher nur auf Zerstörung der Bogengänge. Dabei hat es sich als gleichgültig herausgestellt, ob einer der Kanäle oder mehrere durchtrennt wurden; die Störungen waren die gleichen. Die Tiere wurden vor und nach der Operation in einer runden Wanne aus Zinkblech von zirka 1½ m Durchmesser und 15 cm Höhe gehalten; das Bassin stand in einem der Arbeitssäle, hatte dauernden Zu- und Abfluss und enthielt einige Röhren, in denen sich die unverletzten und rekonvaleszenten Aale mit grosser Vorliebe aufhielten. Als es wärmer wurde, kamen die Tiere in ein Zementbassin, das im Institutsgarten lag und ebenfalls Schlupfwinkel sowie Zu- und Abfluss besass. Hier fühlten sich die Aale sichtlich wohl, und die nur einseitig operierten hielten viele Wochen darin aus. Die Reaktionen waren in beiden Behältern und auch in freien Gewässern (siehe weiter unten) stets die gleichen.

In der Lokomotion der Aale machten sich zahlreiche Abweichungen vom normalen Verhalten bemerkbar; ich will zunächst alle beobachteten Störungen aufführen, um nachher zu besprechen, wie sich die einseitig operierten Tiere von den doppelseitig operierten unterscheiden.

1. Drehungen um die Längsachse (Schraubendrehung). Sie wurden stets dann ausgeführt, wenn die Fische angestossen wurden und schnell zu entfliehen versuchten. Meistens traten sie auch bei freiwilligem, langsamen Vorwärtsschwimmen auf; mitunter beobachtete ich sogar ein Drehen auf dem Fleck.

2. Kurze Drehungen nach rechts oder links [Volten¹⁾, Manegebewegungen]. Die Volten wurden stets nur auf Reizung ausgeführt. Bei doppelseitig operierten Tieren traten sie verschiedentlich sehr heftig auf. Die Aale bewegten sich minutenlang im kleinen Kreise, so etwa wie ein Hund, der sich in den Schwanz beisst. Danach waren sie dann vollständig erschöpft.

3. Pendelbewegungen mit dem Kopfe. Diese Erscheinung zeigte sich nur bei wenigen Tieren. Sie bestand in fortwährenden Bewegungen des Vorderkörpers nach rechts und links. Manchmal wurden diese Bewegungen auch während des Schwimmens ausgeführt, und es ergab sich dadurch eine Fortbewegung in Schlangenlinien; auch Achtertouren wurden geschwommen.

4. Bei den operierten Tieren zeigte sich stets eine Neigung, den Kopf in die Höhe zu biegen; sie schwammen oft, indem sie die Schnauzenspitze aus dem Wasser herausstreckten. Ich habe die Erscheinung aber auch einmal an einem anderweitig erkrankten Aal beobachtet und kann sie daher nicht mit Sicherheit als eine direkte Folge der Labyrinthverletzung ansprechen. Bei einigen Aalen blieb diese Bewegungsanomalie bestehen und trat bei Reizung immer wieder auf. Von diesen Tieren wurden dann die Volten nicht nach der Seite, sondern nach schräg-oben ausgeführt.

5. Herüberneigen nach der operierten Seite. Diese Störung war regelmässig an den einseitig operierten Tieren zu beobachten. Man konnte geradezu aus der Seite, nach der die Neigung stattfand, auf den ersten Blick die operierte Seite erkennen. Meist fand diese Neigung aber nur statt, wenn das Tier, die operierte Seite nach innen gewendet, schnell um den Behälter schwamm; bei nicht-operierten Tieren fand auch bei raschem Schwimmen im Kreise keine ausgesprochene Neigung nach innen statt. Manche einseitig operierten Tiere neigten sich auch in der Ruhelage nach der verletzten Seite herüber.

Im Ruhezustande konnten alle operierten Tiere die Bauchlage einnehmen, es sei denn, dass sie sehr ermattet waren. Vor dem Tode tritt beim Aal die Seitenlage, bei gestrecktem Körper, ein und erhält

1) Ich ziehe diesen Ausdruck vor dem zweiten unter anderem deswegen vor, weil „Manegebewegung“ ein Umkreisen der ganzen Bahn, „Volte“ dagegen die Beschreibung eines kleinen Kreises innerhalb der ganzen Bahn — wie im Tattersall — bedeutet.

sich auch nach dem Tode; die Bauchlage entspricht demnach nicht der passiven Gleichgewichtslage. Wenn labyrinthlose Aale sie trotzdem beibehalten können, so müssen also zur Erhaltung des Gleichgewichts noch andere Organe, etwa die des Tastsinnes, dienen. Ein labyrinthloser Aal, dem ich beide Augen herausnahm, konnte sich genau so gut in der Bauchlage halten, reagierte auch sonst genau so wie alle anderen; das Sehen spielt also bei der Erhaltung des Gleichgewichts bei diesen Tieren keine wesentliche Rolle. Die Störungen im Verhalten der Versuchstiere traten stets erst nach einiger Zeit, 1—2 Tagen, in vollem Umfange auf. Gleich nach der Operation sind die Tiere ermattet und zu schnellen Bewegungen kaum zu bringen. In der Atmung beobachtete ich keine Veränderungen. Im allgemeinen ähnelt das Verhalten dem von Siredon pisciformis, wie es Laudenbach¹⁾ beschrieben hat.

Der Unterschied zwischen einseitig und doppelseitig operierten Tieren besteht hauptsächlich darin, dass die Störungen der ersteren in 7—12 Tagen stets wieder korrigiert sind, d. h. selbst bei anhaltendem Jagen der Aale durch den Behälter nicht mehr auftreten. Ausserdem zeigen die einseitig operierten Tiere alle Anomalien in viel geringerem Grade; sie sind, wenn sie nicht gereizt werden, fast immer imstande, normal zu schwimmen. Wirft man sie aber auf den Rücken, so können sie sich in der ersten Zeit nur schwer aufrichten. In der Art der Störungen zeigen sich keine prinzipiellen Unterschiede zwischen ihnen und den doppelseitig operierten Tieren; doch beobachtete ich bei den ersteren selten gleichzeitiges Auftreten von Schraubendrehungen und Volten.

Doppelseitig operierte Tiere sind dagegen gar nicht imstande, sich normal vorwärts zu bewegen. Sie zeigen überhaupt eine gewisse Scheu vor der Bewegung und drehen tastend den Kopf nach allen Seiten. Auf Reiz bewegen sie sich zunächst in einem kurzen Haken nach rechts oder links und können erst danach eine geradere Richtung einschlagen; letztere kommt aber auch nur in Schraubendrehungen zustande. Oft kommen sie gar nicht vorwärts, sondern machen Volten und Drehungen auf derselben Stelle. Es scheint also die richtige Koordination der beiderseitigen Muskulatur völlig aufgehoben. Gewöhnlich erfolgt auf die Hakenbewegung nach rechts eine solche nach links, oder umgekehrt; es soll offenbar eine Korrek-

1) J. Laudenbach, Zur Otolithenfrage. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. 77.

tur eintreten, die aber infolge mangelnder Orientierung über den Umfang der erfolgten Bewegung wieder viel zu gross ausfällt. Häufig schwimmen die Tiere dauernd recht geschickt auf dem Rücken, scheinbar ohne es zu merken. Sie überschwimmen dabei Hindernisse und benehmen sich überhaupt genau, als wenn sie sich in der Bauchlage befänden. Manche meiner Aale blieben halbe Tage lang auf dem Rücken liegen, ohne dass sie merklich schwach gewesen wären; auch ist ja, wie ich schon erwähnte, die Lage eines ermatteten Aales die seitliche. Bei starker Reizung treten Drehungen und Volten gleichzeitig auf; hat sich der Fisch z. B. so gedreht, dass er auf der linken Seite liegt, so macht er dann eine Volte nach rechts, also nach dem Wasserspiegel zu, wobei er aus dem Wasser herausspringt und oft genug aus dem Becken fällt. Liegt er auf der rechten Seite und macht dann eine Volte nach rechts, so versucht er, sich in den Bodengrund einzubohren. Stark gereizte Fische geraten in ungeheure Aufregung, drehen sich und überschlagen sich mit grosser Geschwindigkeit nach allen Richtungen und hören meist erst damit auf, wenn sie aus dem Behälter gefallen sind.

Sehr auffallend war die Erhöhung der Reflexerregbarkeit einige Zeit nach der Operation. Die einseitig operierten Tiere wurden an dem auf die Operation folgenden Tage sehr reizbar, so dass sie auf die geringsten Berührungen mit sehr heftigen Bewegungen reagierten und beim Anklopfen an das Becken zusammenzuckten. Bei allen Tieren hörte jedoch die gesteigerte Erregbarkeit nach 3—4, höchstens (in einem Fall) nach 10 Tagen auf. Im allgemeinen fiel das Aufhören der grossen Empfindlichkeit mit dem Abklingen der Bewegungsstörungen zusammen. Bei den doppelseitig operierten Tieren war diese erhöhte Erregbarkeit nur an einem Teil der Fische zu beobachten, bei einzelnen fehlte sie aber vollständig; stets liess sie nach 2 Tagen nach und machte einer grossen Langsamkeit der Bewegungen, mit auffallender Unempfindlichkeit verbunden, Platz. Einzelne Tiere zeigten sich vom ersten Tage nach der Operation an dauernd auffallend unempfindlich, doch waren diese Fälle in der Minderzahl; unmittelbar nach der Operation pflegten sämtliche operierte Tiere erschöpft und apathisch stillzuliegen.

Schliesslich machte ich Versuche über die Einwirkung der Labyrinthexstirpationen auf die Muskelkraft der Aale. Ähnliche Versuche, bei denen die Kraft der Versuchstiere zahlenmässig festgestellt wurde, hat an Fischen, soweit mir bekannt, nur

Gaglio¹⁾ gemacht. Er fand beim Katzenhai (*Scyllium catulus*), dass nach einseitiger, noch mehr aber nach doppelseitiger Kokainisierung der Labyrinth die Muskelkraft abnimmt. Er mass die Abnahme, indem er an den Fischen eine Schnur befestigte, die über den Rand ihres Behälters führte und dort einen Gewichtssack trug, dem die Tiere durch Schwimmbewegungen das Gleichgewicht halten mussten. Er beobachtete an einem normalen Tier Zugleistungen von 250—500—1000 g, nach einseitiger Operation 250—500 g, nach doppelseitiger nur 250 g. In anderen Fällen waren die Zahlen entsprechend und lassen die Abnahme der Kraft deutlich erkennen. Ich benutzte eine andere Methode. Den Fischen wurde ein doppelter, starker Seidenfaden durch die Haut des Nackens gezogen und zur Schleife geknotet; sie wurden dann in Zinkblechkannen einzeln oder höchstens zu zweien — um Schwächung durch Schleimabsonderung zu vermeiden — in reichlichem Wasser an ein freies Gewässer von 2—3 m Tiefe transportiert. Hier wurde an den Schleifen der Fische eine Schnur festgebunden, die nach Art einer Angelschnur durch eine Öse am Ende eines kurzen Bambusstabes lief und in einem 1 m langen, starken Gummifaden endigte. Der Gummifaden war am anderen Ende des Stabes befestigt; seine Ausdehnung konnte an einer auf dem Stock angebrachten Zentimetereinteilung unmittelbar abgelesen werden. Die Aale wurden nun von der gemauerten, senkrechten Uferböschung aus in das tiefe, freie Wasser gelassen, wo sie sofort mit Aufbietung aller Kräfte ihrer Gewohnheit gemäss den Schlammgrund zu erreichen strebten; die Ausdehnungen des Gummifadens wurde dann abgelesen, und schliesslich kamen die Fische in ihre Blechkannen zurück. Ich verfuhr nun so, dass ich an einem Tage drei unverletzte Aale auf ihre Kraft zu gleicher Zeit und unter gleichen Bedingungen prüfte. Es waren Tiere von 500 g Gewicht; sie zogen alle drei den Gummifaden um 24 cm aus, was einer Zugleistung von 170 g entspricht. Am gleichen Tage wurde dann der eine der drei Aale einseitig, der zweite doppelseitig so schnell und vorsichtig wie möglich operiert. Der dritte erhielt zur Kontrolle nur zwei Bohrlöcher in die Schädeldecke, ohne Verletzung der Labyrinth. Am folgenden Morgen ergaben dann die Kraftprüfungen für den einseitig operierten Fisch eine Zugleistung von 33 cm = 220 g, für den doppelseitig

1) G. Gaglio, Expériences sur l'anesthésie du labyrinthe de l'oreille chez les chiens de mer (*Scyllium catulus*). Arch. ital. d. Biologie t. 38 p. 383—392.

E. Pflüger, Archiv für Physiologie. Bd. 116.

operierten 25 cm = 175 g, für das Kontrolltier dagegen 46 cm = 270 g. Bei einer zweiten Prüfung waren die Zahlen 280 g, 100 g, 185 g. Dass die Zahlen am zweiten Tage überhaupt höher lagen als am ersten, an dem die Tiere noch unverletzt waren, liegt jedenfalls an äusseren Umständen (kalter Wind, Schneefall am ersten Tage); die absolute Höhe der Zugleistungen wechselt von Tag zu Tag und stimmt für den einzelnen Fisch nicht einmal in zwei unmittelbar aufeinanderfolgenden Versuchen überein. Immerhin scheint mir die Steigerung oder Abnahme der Leistungen bei gleicher Behandlung für alle Fische die gleiche zu sein und das Verhältnis der Zahlen zueinander zu Schlüssen über die Abnahme der Kraft zu berechtigen. — In einem zweiten Falle prüfte ich zunächst vier Aale von je 250 g Gewicht und erhielt Zugleistungen von 50, 100, 160 und 150 g. Es wurde (in der gleichen Reihenfolge) der erste Fisch unverletzt gelassen, der zweite zur Kontrolle durch zwei Bohrlöcher in der Schädeldecke verletzt, der dritte einseitig, der vierte doppelseitig operiert. Nun erhielt ich 150, 170, 155 und 125 g als Resultate der Prüfung, und diese Zahlen blieben bei einer zweiten Probe fast genau bestehen. Es ist ersichtlich, dass auch hier wieder die unverletzten Tiere eine beträchtliche Steigerung ihrer Zugkraft zeigten, während bei den operierten eine Abnahme stattfand, die bei doppelseitiger Operation am stärksten war. In allen Fällen zeigte sich, im Verhältnis zu den Kontrolltieren, eine Herabsetzung der Muskelkraft nach der Herausnahme eines oder beider Labyrinthe, gering bei einseitiger, beträchtlich bei doppelseitiger Operation.