

«Spontane» Aktivität des Rückenmarks bei der Elritze

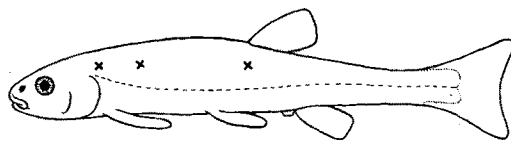
Im Zuge einer systematischen Untersuchung des Assoziationsvermögens bei der Elritze (*Phoxinus laevis*) wurde versucht, festzustellen, ob sich etwa auch am Rückenmarkstier bedingte Reflexe ausbilden lassen. Zu diesem Zweck war bei einer Anzahl blinder Elritzen das Rückenmark dicht hinter dem Kopf durchtrennt worden (Urethannarkose, Binokularlupe, Freilegung des Rückenmarks durch Längsschnitt in der seitlichen Nackenmuskulatur und Entfernung über 1–2 Wirbel-längen in Höhe des 6. bis 7. Wirbels). Durch das Operationsloch wurde ein Glashäkchen gesteckt und daran das Tier frei im Wasser aufgehängt. Derart behandelte Elritzen bleiben mit und ohne Fütterung viele Monate lang am Leben. Bei den Dressurversuchen machte sich aber bald eine merkwürdige Erscheinung störend bemerkbar, worüber im folgenden kurz berichtet sei.

Während der gelähmte Rumpfabschnitt der aufgehängten Fische zunächst vollkommen unbeweglich blieb, begannen etwa 8–10 Tage nach der Operation leichte «spontane» Bewegungen an diesem Hinterstück aufzutreten, auch wenn überhaupt nicht gereizt worden war (die Aquarien waren möglichst erschütterungsfrei aufgestellt). Es ließen sich zunächst gelegentlich Zuckungen einzelner Flossen oder Flossenteile beobachten, manchmal auch einige rhythmische Zuckungen mehrerer Flossen gleichzeitig (z. B. Rücken- und Afterflosse). Oder es erfolgten zuerst bloß leichte Schläge oder Krümmungen des Schwanzabschnittes nach oben, unten oder seitlich. Im Laufe einiger Tage bis Wochen wurden die Bewegungen in der Regel umfangreicher und heftiger und sie traten häufiger auf, bis schließlich viele Fische durch ruckweise einsetzende, schnelle Schlängelbewegungen des ganzen Rumpfes horizontal kreisend durchs Wasser getrieben wurden. Perioden anhaltender Bewegung (bis zu einer Minute) wechselten in unregelmäßiger Folge ab mit Ruheperioden (von einigen Sekunden bis mehreren Minuten Dauer). In einem späteren Stadium nahm die Beweglichkeit wieder etwas ab und es wurden die Ruheperioden meist länger (bis zu mehreren Tagen). Im einzelnen zeigten sich sowohl beim Zustandekommen der Bewegungen als im Grade der Beweglichkeit erhebliche individuelle Unterschiede (die Beobachtungen beziehen sich auf 76 Versuchstiere).

Beim geschilderten «Rückenmarkschwimmen» wurde der Kopfteil passiv vorangetrieben. An ruhig hängenden Fischen, besonders wenn ihre Brustflossen noch unverfehrt mit dem Kopfteil in Verbindung standen¹, konnte häufig beobachtet werden, wie das Vordertier durch die im Hintertier einsetzenden Bewegungen sekundär erregt wurde. In manchen Fällen schien es, als sei auch das Umgekehrte möglich, d. h. als verursache die Erregung des Kopfteils («Aufregung») sekundär Bewegungen am gelähmten Rumpfabschnitt, und zwar mit einer Latenz von einigen Sekunden bis einer Minute. Diese Erscheinung ließ sich aber nicht regelmäßig und überhaupt nur selten beobachten. Von einer Regeneration des Rückenmarks kann dabei jedenfalls keine Rede gewesen sein, denn auch 7 Monate nach der Operation reagierten Vorder- und Hintertier einer Elritze bei Reizung verschiedener Art noch völlig unabhängig. Die Schnittflächen des Rückenmarks runden sich allmählich ab

und wachsen gleichsam zu; proximaler und distaler Stumpf bleiben durch eine klare, weite Lücke getrennt.

Es fragt sich, wie man die «spontanen» Bewegungen zu deuten hat. Aus dem Verhalten der Tiere bekommt man entschieden den Eindruck, es handle sich um einen Fall zentraler Automatie (im Sinne von v. HOLST). Es scheint, als ob sich der Aktivitätszustand des Rückenmarks nach der Operation allmählich steigert, bis die Erregung schließlich «überkocht», d. h. sich in allerhand variablen Bewegungen Luft macht. Das Auftreten «spontaner» Bewegungen wurde gelegentlich auch an anderen spinalen Knochenfischen beobachtet, nämlich am Aal (*Anguilla vulgaris*)¹ und an *Conger vulgaris*², bezeichnenderweise in beiden Fällen ebenfalls erst längere Zeit (Wochen oder Monate) nach der Rückenmarksdurchtrennung. Bei Haifischen dagegen treten «spontane» rhythmische Lokomotionsbewegungen fast unmittelbar nach der Operation auf; für ihr Zustandekommen ist Erregungszufuhr durch eine gewisse Mindestzahl sensibler Spinalnervenzurden erforderlich³. Ob und inwiefern afferente Erregungen (etwa von der Haut oder von Propriozeptoren) auch bei der Aus-



x = Lage der Schnittstellen bei der Rückenmarksdurchtrennung.

lösung der Elritzenbewegungen mitspielen, müssen im Gang befindliche Versuche lehren. Durch einmalige Außenreize kann man einerseits längere Bewegungsfolgen auslösen (Pinselführung), andererseits die «spontanen» Bewegungen auf viele Tage hin zum Stillstand bringen (kurzes Eintauchen des Rumpfes in KMnO_4 -Lösung; ursprünglich gegen Hautpilz angewandt).

Es fragt sich weiterhin, weshalb die Bewegungen erst so lange nach der Rückenmarksdurchtrennung in Erscheinung treten. Daß hier ausschließlich eine Schockwirkung vorliegt, ist wenig wahrscheinlich. Eröffnung und Revision der Operationsstelle im Stadium maximaler Beweglichkeit bewirkt an sich nur eine ganz kurze Unterbrechung der «spontanen» Bewegungen ($\frac{1}{2}$ –1 Tag); auch wenn dabei ein Stückchen vom distalen Rückenmarksstumpf entfernt wird, treten bald (nach 1 Tag) wieder Bewegungen auf; sie erreichen aber – wenn überhaupt – erst nach einigen Tagen wieder die frühere Vehemenz.

Wichtig ist schließlich die Lage der Schnittstelle. Liegt sie weiter rückwärts, z. B. in Höhe des Vorderendes der Rückenflosse⁴, so beginnen die «spontanen» Bewegungen des Schwanzes nach etwa 8 Tagen – genau wie bei Durchschneidung neben dem 6. bis 7. Wirbel. Durchtrennt man das Rückenmark dagegen weiter vorne, etwa neben dem 1. Wirbel⁵, so beginnen die Bewegungen schon nach 2–3 Tagen. Es sei in diesem Zusammenhang erwähnt, daß v. HOLST bei Durchschneidung der *medulla oblongata* in ihrer vorderen Region seine automatisch-rhythmischen Flossenbewegungen

¹ E. v. HOLST, Z. vergl. Physiol. 21, 658 (1935).

² J. GRAY und A. SAND, J. Exp. Biol. 13, 200 (1936).

³ H. W. LISSMANN, J. Exp. Biol. 23, 162 (1947).

⁴ Bei diesen Tieren war das Rückenmark gleichzeitig nochmals weiter vorne durchtrennt worden, um allzu große Beweglichkeit des Vordertiers zu vermeiden.

⁵ Der *Stapes* (das vorderste der WEBERSchen Knöchelchen) wird dazu entfernt.

¹ Spreizen der Brustflossen war das erste und empfindlichste Erregungszeichen des Vordertiers. In den meisten Fällen wurden die Brustflossen amputiert, um zu verhindern, daß sie den gelähmten Rumpfteil durch Berührung reizten.

bereits nach 20 Minuten bis mehreren Stunden auftreten sah¹. Durchschneidet man schließlich das Rückenmark in der oben angedeuteten Weise in Höhe der Rückenflosse bei einer zuvor vorne (6. bis 7. Wirbel) operierten Elritze, deren Hinterstück also bereits beweglich war, dann pflegen die Bewegungen am Schwanzende schon 1–2 Tage nach dem Eingriff wieder einzusetzen. Die Änderung des Aktivitätszustandes nach Durchschneidung des Rückenmarks wirkt sich offenbar in allen seinen Teilen gleichmäßig aus.

S. DIJKGRAAF

Institut für vergleichende Physiologie der Universität Utrecht, den 22. Mai 1949.

Summary

Blinded spinal minnows (*Phoxinus laevis*), fixed free from contact, show without any stimulation "spontaneous" body and fin movements. The first slight movements begin 8–10 days after transection of the spinal cord, when the cut is made at the level of the 6th or 7th vertebra or posterior to that region. When it is made near the first vertebra the movements begin within 2–3 days. In the following days or weeks their intensity grows, in most cases until the fishes exhibit quick swimming movements. Periods of swimming (up to 1 minute) alternate irregularly with periods of absolute rest. The origin of the movements is discussed. When the spinal cord is transected at the level of the dorsal fin in a (spinal) minnow that has been operated previously in the anterior region and already shows "spontaneous" swimming, tail movements reappear after 1–2 days. The changes taking place in the spinal cord after transection seem to affect all its parts equally.

¹ E. v. HOLST, *Ergebn. Physiol.* 42, 228 (1939).

Terminaisons nerveuses sensibles dans l'épinèvre des nerfs cardiaques chez le Chat nouveau-né¹

Aucune terminaison nerveuse sensitive n'est dénuée d'intérêt dans le cœur des Mammifères, car elle peut devenir normalement ou durant des états pathologiques, l'origine de réflexes modifiant l'activité de l'organe.

D'une façon générale les nervi nervorum sont très mal connus et peu étudiés. Ils auraient été signalés d'abord par BOURGERY et HIRSCHFELD² en 1847, mais SAPPEY³ revendique leur découverte. D'après lui ils suivraient les principales artères de la gaine conjonctive des grands nerfs et formeraient à ce niveau un véritable plexus à mailles allongées. Ces nervi nervorum composés de fibres à myéline pénètrent aussi dans les cloisons qui s'enfoncent entre les faisceaux du nerf. SAPPEY n'a pas décrit leurs terminaisons. Dans le tome III de l'*Anatomie* de POIRIER se trouve un court résumé d'un travail de PRUSS⁴, paru dans le tome IV des «Archives slaves de Biologie»; cet auteur aurait observé des fibres en réseau dans le névrilemme et les auraient suivies dans l'endonèvre, où elles se termineraient par de petits boutons. STÖHR⁵ signale seulement en une phrase, la présence de fines fibrilles dans les gaines conjonctives des nerfs.

On suppose généralement que les nervi nervorum sont des fibres vasomotrices appartenant au système nerveux autonome; pourtant

HOVELACQUE¹ en 1927 a observé dans le névrilemme des fibres myélinisées, vraisemblablement sensibles.

Dans le *Traité d'anatomie humaine* de TESTUT², A. LATARJET a noté que «à côté de ces nerfs vasomoteurs, il existe autour du périnèvre, des nerfs sensitifs qui semblent se continuer dans l'endonèvre lui-même, sans faire allusion à leurs terminaisons.

En 1939, NONIDZ³ a vu des terminaisons de fibres épaisses dans l'épinèvre de nerfs cardiaques. Ces terminaisons sont généralement aplaties, assez étendues en surface; parfois à ces extrémités on voit des anneaux; aucune figure n'accompagne ce texte. Peu après, en 1941 PETER⁴ a pu observer des terminaisons nerveuses vraisemblablement sensibles dans l'épinèvre du nerf facial chez le Rat, dans son trajet intracranien. Ces terminaisons sont peu nombreuses et sans localisation précise; presque toutes possèdent la forme d'un anneau. ou bien très petit, ou bien lorsqu'il est plus volumineux, entourant un fin treillage de fibrilles très fines.

Les fibres de nature probablement sensitive qui donnent naissance à ces formations ne sont pas seules à s'arrêter dans l'épinèvre; ça et là des fibres plus volumineuses, ressemblant aux voies parasympathiques du nerf facial, pénètrent dans cette couche conjonctive, diminuant brusquement de calibre pour aboutir à de petits boutons; ces formations sont peut-être de nature trophique.

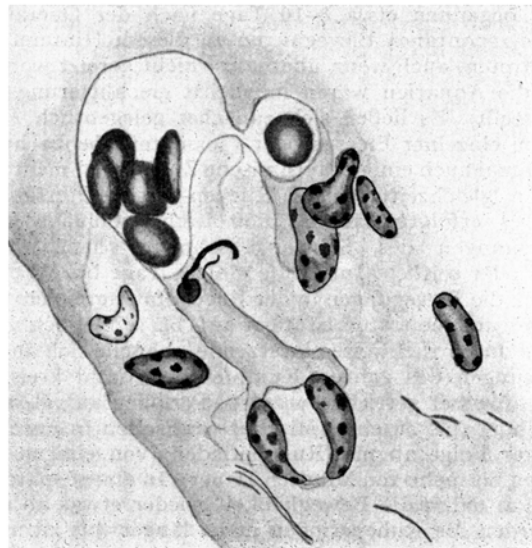


Fig. 1.

J'ai examiné un cœur de Chat nouveau-né fixé avec le liquide S. W. 24 et imprégné à l'argent réduit selon la méthode de A. WEBER⁵, puis sectionné en coupes sérieuses de 10 μ d'épaisseur.

Dans l'épinèvre de gros nerfs du cœur situés entre l'aorte et l'artère pulmonaire, j'ai vu des terminaisons nerveuses montrant des aspects variés. Elles sont colorées en noir par le dépôt d'argent. Leur calibre varie beaucoup en grosseur. Elles sont situées soit dans les espaces cellulaires ou bien appliquées sur des cellules conjonctives de la couche fibreuse superficielle du nerf.

La fig. 1⁶ montre une grosse fibre très noire se terminant par un bouton volumineux au voisinage d'un capillaire. Le diamètre de cette fibre est comparable à celui des fibres sensibles dans les autres parties du

¹ A. HOVELACQUE, *Anatomie des nerfs*, p. 40 (1928).

² L. TESTUT, *Traité d'anatomie humaine*, revu par A. LATARJET, III, p. 53 (1930).

³ J. F. NONIDZ, *Amer. J. Anat.* 65, 361 (1939).

⁴ K. PETER, *C. r. Soc. Phys. et d'Hist. nat.*, Genève 59, 181 (1941).

⁵ A. WEBER, *Bull. Histol. appliquée et de Technique microscopique* 24, 49 (1947).

⁶ Le grossissement des trois figures dessinées à la chambre claire est de 1900.

¹ Subventionné par le Fonds d'étude Roche à Bâle.

² J.-B. M. BOURGERY et L. HIRSCHFELD, cités par P. POIRIER et A. CHARPY, *Traité d'anatomie humaine* III, 757 (1899).

³ P. C. SAPPEY, *Traité d'anatomie descriptive* III p. 229 (1889).

⁴ V. PRUSS, *Arch. slaves Biol.*, IV (1888).

⁵ PH. STÖHR, dans: *Handbuch der mikr. Anatomie des Menschen* de W. v. MÖLLENDORFF, IV (1928), p. 143.