

Archiv
für
pathologische Anatomie und Physiologie
und für
klinische Medicin.

Bd. XXII. (Zweite Folge Bd. II.) Hft. 1 u. 2.

I.

Ueber den Respirationsmechanismus der *Rana esculenta*
und die Störungen desselben nach Durchschneidung
der Nervi vagi.

Von Dr. Carl Heinemann in Breslau.

(Hierzu Taf. I. Fig. 1—3.)

Die folgende Abhandlung ist eine Erweiterung und theilweise Berichtigung dessen, was ich über denselben Gegenstand in meiner Dissertation (*Nonnulla de nervo vago ranarum experimenta*, Berolin. 1858) mitgetheilt habe. Den Muth, mit dieser Arbeit vor ein grösstes Publikum zu treten, giebt mir die Ueberzeugung, dass eine genaue Beschreibung einer der wichtigsten Functionen desjenigen Thieres, welches wohl am häufigsten zu physiologischen Experimenten verwandt wird, nicht ohne einigen Nutzen sein kann; auch glaube ich, dass eine in das Detail eingehende Untersuchung des Respirationsmechanismus eines rippenlosen Amphibiums an und für sich für die vergleichende Physiologie von Interesse ist.

Was die Eintheilung der Arbeit betrifft, so werde ich im ersten Abschnitt einige anatomische Bemerkungen über den Nervus vagus des Frosches geben, im zweiten eine genaue Beschreibung der

Stimmlade, im dritten eine Darstellung des Respirationsmechanismus versuchen, im vierten endlich die merkwürdigen nach Durchschniedung der Nervi vagi in diesem Mechanismus eintretenden Störungen beschreiben.

Die beigefügten Zeichnungen verdanke ich der Güte meines Freundes Dr. Weidner, bei der Anstellung der im letzten Abschnitt mitgetheilten Experimente hat mein Freund Dr. Eggel mich unterstützt.

I.

Bemerkungen zur Anatomie des Nervus vagus der *Rana esculenta*.

Die ersten genaueren Angaben über die Anatomie des Nervus vagus der Frösche finden sich bei E. H. Weber, später haben Volkmann, Fischer, Budge und zuletzt Schiess vollständige Beschreibungen desselben geliefert. Es ist nicht meine Absicht, Alles, was die genannten Forscher festgestellt haben, zu wiederholen, ich will vielmehr nur einiges für den Zweck dieser Abhandlung Wichtige oder bisher noch nicht Beschriebene anführen.

Präparirt man den Vagus vom Rücken eines Frosches aus, so erscheint nach Entfernung der Haut als oberflächlichster der die Scapula bedeckenden Muskeln ein Theil des Digastric. maxillae inf., welcher von der Aponeurose der Rückenmuskeln parallel dem Innenrande der Suprascapula entspringend den Raum zwischen Schädel und Schulterblatt bedeckt. Hat man ihn von der Suprascapula abpräparirt und dicht am Schädel abgeschnitten, so wird ein Theil des Vagus mit den begleitenden Gefässen sichtbar. Den Raum, in welchem der Vagus liegt, begrenzt nach Innen 1) ein Muskel, welcher von der unteren Fläche der Suprascapula dicht am inneren Rande derselben, etwa in der Mitte entspringt und sich neben der Mittellinie des Schädels an den obersten Theil des Os occipitale ansetzt (Muscul. levat. scapul. Carus, protrahens scapul. accessor. Kuhl u. v. Hasselt, levator scapul. sublim. Zenker, première partie du grand dentelé Cuvier, sus-occipito adscapulaire Dugès, protractor scapul. sup. Volkmann, obere Partie des Trapezius nach Meckel, Dugès, Klein). 2) Ein

Muskel, welcher unter dem vorigen liegend vom Seitentheil des Hinterhauptsbeins in einer Höhe mit dem Foramen magnum entspringt und sich an der unteren Fläche der Scapula, an dem inneren Rande derselben ansetzt (première partie du grand dentelé Cuv., protractor scapul. prof. K. u. v. H., levator scapul. prof. Zenker, compressor scapul. sup. Volkm.). Im Anfange ihres Verlaufs liegen die drei Hauptäste des Vagus auf dem zuletzt genannten Muskel, zwischen ihm und dem vorigen, ein Lagerungsverhältniss, welches schon Jacobson angegeben hat. Der Eingeweideast, welcher uns hier allein interessirt, steigt nun zwischen zwei anderen Muskeln nach der Unterfläche des Körpers hinab, wie es für die ihn begleitende Arteria cutanea schon von Burow beschrieben worden ist. Der eine derselben, an dessen Aussenseite er liegt, entspringt an der Basis des Schädels in der ganzen Breite des Hinterhauptsbeins und vom hinteren Ende des Os sphenoid. basilar., und setzt sich stark verjüngt an die Innenfläche der Suprascap. nahe ihrer Verbindung mit der Scapula (releveur ou angulaire Cuv., protractor scapul. prof. secund. K. u. v. H., protractor scapul. Zenker, sous-occipito-adscapulaire ou angulaire Dugès, M. compressor scapul. inf. Volkm., levat. angul. scapul. nach Klein, welcher diesen Muskel übrigens ungenau beschreibt). Der andere, welcher den Eingeweideast bedeckt, entspringt an der Spitze der Ala temporal. seu Os petros. Cuv. und setzt sich an den Vorderrand der Scapula, nahe der Cavit. glenoidal. (Sterno-mastoidien Cuv., protrahens scapul. K. u. v. H., protractor acromii Z., scapulo-mastoidien Dugès, levat. scapul. inf. Volkm., sternocleidomastoid. Klein). Nachdem der Ramus intestinalis zwischen diesen Muskeln hindurchgetreten ist, liegt er nach vorn eine Strecke weit den Muscul. stylohyoid. an.

Von den Zweigen desselben ist für uns von Wichtigkeit ein oft schon hoch oben entspringender Nerv, welcher zum Kehlkopf verläuft. Derselbe liegt zuerst vor der Arter. cutan., durch diese von dem ihr ebenfalls eng anliegenden Eingeweideast getrennt, weiter unten stehen beide Nerven eine kurze Strecke weit zu dem 2ten Aortenbogen der entsprechenden Seite in demselben Verhältniss, dann schlägt sich der Nerv. laryngeus sup., wie wir ihn

nennen wollen, über denselben hinweg und steigt unter den drei Aortenbögen aufwärts in den zwischen den hinteren Zungenbeinhörnern und dem Kehlkopf bleibenden Raum; hier theilt er sich in zwei grössere Äste, von denen der untere die Cartilago laryngea Stannius durchbohrt, der obere in die Kehlkopfmuskulatur eindringt. Die Aehnlichkeit im Verlauf dieses Nerven mit dem des Nerv. recurrens der höheren Wirbelthiere hat E. H. Weber veranlasst, ihn mit demselben Namen zu belegen, ein Name, welchen auch Volkmann beibehalten hat. Wenn nun auch der Ram. lingual. nerv. vagi und der Nerv. hypoglossus einen ähnlichen nach unten convexen Bogen bilden und wie der Recurrens eine ihrer früheren fast entgegengesetzte Richtung einschlagen, so würde darin wegen des Verhaltens dieses Nerven zu den Gefässen kein ausreichender Grund liegen, ihn mit Budge und Schiess einfach Nerv. laryng. zu nennen; dieser Name dürfte aber dennoch vorzuziehen sein, weil ich noch einen oder einige andere weiter unten entspringende und zum Kehlkopf verlaufende Zweige gefunden habe, und man gewöhnt ist, unter dem Nerv. recurrens den tiefer unten entspringenden von den zwei Kehlkopfsästen des Vagus zu verstehen. Diese letzteren können passend Nerv. laryng. inf. im Gegensatz zu dem Nerv. laryng. sup. genannt werden. Sie dringen bald nach ihrem Abgange vom Eingeweideast neben der Spitze des hinteren Zungenbeinhorns in die Muskulatur der Stimmlade ein und sind offenbar das Analogon des von Bendz bei fast allen Amphibien, einige und unter diesen Rana ausgenommen, gefundenen Nerv. pharyngo-laryngeus.

Es bleibt jetzt noch Einiges über das Verhalten des Eingeweideastes zu den Gefässen nachzuholen. Bald nachdem er das Ganglion des Vagus verlassen hat, wird er von der Arter. cutan. und einer grossen Vene begleitet, welche durch eine besondere Oeffnung aus dem Innern des Schädels tritt und einer Vena jugularis interna entspricht. Den Verlauf beider Gefässe hat schon Burow beschrieben, dagegen findet sich bei ihm nichts über ihre Beziehung zum Vagus erwähnt. Die Vene liegt meist auf dem Nerven und der Arterie. Wie sich der Intestinalast nach Abgabe des Laryng. sup. zu der Hautarterie verhält, ist schon oben be-

sprochen worden; Schiess lässt ihn eine Strecke weit von der Carotis begleitet werden; dies ist jedoch ein Irrthum, da die Carotis, gleich wo sie vom ersten Aortenbogen abgeht, dem Oesophagus eng anliegt und von den Muscul. stylohyoid. und dem sous-occipito-adscapulaire Dugès bedeckt wird, durch dieselben vom Nerv. vag. getrennt.

E. H. Weber, *Anatomia comparata nervi sympathici*. Lipsiae 1817. S. 42—46.

Volkmann, *Von dem Bau und den Verrichtungen der Kopfnerven des Frosches*.

Müller's Archiv 1838.

Fischer, *Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Dissertat. inaugural.* Berolini 1843.

Budge, *Die Abhängigkeit der Herzbewegung vom Rückenmark und Gebiru.* Archiv für physiologische Heilkunde. Bd. 5. 1846. S. 544—546 und R. Wagner's Handwörterbuch. 3. Bd. S. 450—451.

M. Schiess, *Versuch einer speciellen Neurologie der Rana esculenta.* St. Gallen und Bern 1857. S.-20.

H. Kuhl und v. Hasselt, *Beiträge zur Zoologie und vergleichenden Anatomie.* Frankfurt a. M. 1820. 2te Abtheilung. Beiträge zur Myologie der Rana esculenta.

Zenker, *Batrachomyologia, Dissertat. inaugural.* Jenae 1825. S. 37.

Cuvier, *Leçons d'anatomie comparée. Seconde édition.* Paris 1835. Tome I. S. 379.

Dugès, *Recherches sur l'ostéologie et la myologie des batraciens à leurs dif-*ferens ages. Paris 1834.

Klein, *Beiträge zur Anatomie der ungeschwänzten Batrachier in dem 6ten Jahrgang der Würtembergischen naturwissenschaftlichen Jahreshefte, erstes Heft.* Stuttgart 1849.

Jacobson, *Quaestiones de vi nervor. vagor. in cordis motus.* Dissertat. Halis 1841.

Burow, *De vasis sanguiferis ranarum.* Regiomont. 1834.

Bendz, *Bidrag til den sammenlignende anatomie af nerv. glossopharyng., vag., accessor. og hypogloss. hos reptilierne.* Affrykt af Vidensk., Selsk naturvidensk Kjöbenhavn 1843.

Diese Arbeit von Bendz kenne ich übrigens nur aus dem von Hannover in Müller's Archiv von 1844 gegebenen Auszuge.

Von den Autoren über den Nervus vagus des Frosches sind natürlich diejenigen unerwähnt geblieben, welche nur über das Verhalten der Herzäste dieses Nerven geschrieben haben.

II.

Ueber die Anatomie und Physiologie der Stimmlade des Frosches.

Beschreibungen der Stimmlade des gemeinen Wasserpflanzenfrosches finden wir schon bei vielen älteren Anatomen, so in dem schönen

Werke „über die Stimme“ von Casserius, ferner bei Vicq-d’Azyr, Schneider, Townson, ausführlichere bei Zenker l. c., Martin St. Ange, Johannes Müller, in den grossen Werken von Cuvier, von Duméril und Bibron, in dem Handbuch von Stannius, die genaueste in Henle’s Werk über den Kehlkopf. Henle führte für das Stimmorgan der unter der Bezeichnung *Amphibia dipnoa* zusammengefassten Amphibien den Namen Stimmlade ein, weil wie auch schon die angeführten älteren Anatomen annahmen, dieses Organ Kehlkopf, Luftröhre und Bronchen in sich vereint; ferner unterschied er mit Recht den *Aditus laryngis* von der eigentlichen Glottis.

Für die Erklärung des Respirationsmechanismus sind besonders zwei Verhältnisse zu berücksichtigen, einmal die Verbindung des Ringknorpels mit den Giesskannenknorpeln, welche bis jetzt nicht genau genug beschrieben worden ist, und dann die Wirkung der diese Knorpel bewegenden Muskeln, deren anatomischen Beschreibung durch Zenker, Martin St. Ange und Henle ich wenig hinzuzufügen habe, während ihre Function eine genauere Erörterung, als ihnen bis jetzt zu Theil wurde, verdient.

Man unterscheidet an der Stimmlade des Frosches drei knorpelige Theile, zwei grosse Giesskannenknorpel und einen Ringknorpel, Luftröhre und Bronchien repräsentirenden Theil, von Stannius *Cartilago laryngea* genannt, dessen festere Grundlage der sogenannte Ringknorpel mit seinen Fortsätzen ausmacht. Die aus ihren Verbindungen gelösten Giesskannenknorpel haben etwa die Gestalt von Dreiecken mit unregelmässig gekrümmten Seiten; Cuvier vergleicht sie nicht unpassend mit Maultrommeln, Joh. Müller nennt sie muschelförmig. Ihre Aussenfläche ist convex, ihre Innenfläche concav; da wo ihr vorderer und hinterer Rand zusammenstossen würden, befindet sich ein Ausschnitt, welchen ein besonderer kleiner Knorpel ausfüllt, den Henle mit der *Cartilago santoriniana* der Säugetiere vergleicht. Ihre schmale untere Fläche zeigt in der Mitte einen wenig hervorragenden, gelenkkopfartigen Vorsprung, ihre vorderen und hinteren Ecken sind abgerundet und durch kurze Bänder so mit einander verbunden, dass ein gewisser Grad von Beweglichkeit hergestellt ist; die Vereinigung der hinteren

Ecken ist eine ausgedehntere als die der vorderen. In ihrer natürlichen Verbindung untereinander und mit dem Ringknorpel befinden sich die Giesskannenknorpel in einem gewissen Grad von Spannung derart, dass ihre schmalen Grundflächen schwach nach aussen gekrümmmt sind.

Viel schwieriger ist es von dem noch übrigen Theil der Stimm-lade eine nur einigermaassen klare Beschreibung zu geben; am besten gehen wir von dem die Gestalt dieses Theiles bestimmenden Ringknorpel aus. Es ist dies ein dünner niedriger Knorpel-ring von ellipsoider Gestalt, welcher vorn und hinten genau den unteren Flächen der Giesskannenknorpel anliegt und durch die mit einander fest vereinigte Fortsetzung der Schleimhaut und des Periosts derselben mit ihnen verbunden ist. Diese Verbindung wird nach der Mitte der Unterfläche jedes Giesskannenknorpels zu einer immer schlaffere, und es liegt hier der Ringknorpel derselben nicht mehr an, sondern ist an ihrer äusseren Fläche gelagert. Auf Durch-schnitten sieht man, dass an diesen Stellen der mächtigere von der Schleimhaut gelieferte Anteil der verbindenden Membran und der dünner vom Periost gebildete etwas auseinanderweichen, und so zur Entstehung einer Art von Gelenkhöhle Veranlassung geben, welche den oben erwähnten Vorsprung aufnimmt. Diese Gelenk-köpfe ragen die Schleimhaut einstülpnd in die Stimmladenhöhle hinein und sind, wenn man die vordere dünne Wand derselben entfernt, neben den Stimmbändern nach Aussen von ihnen sicht-bar, wie Fig. 1. darstellt. Das Verhalten der Knorpel zu einander wird am besten auf Querschnitten von in schwacher Chromsäure-lösung erhärteten Stimmladen, welche man mit dem Zungenbein und der Muskulatur in Verbindung gelassen hat, erkannt. Fig. 2. stellt einen solchen durch die Mitte der Stimmlade geführten Quer-schnitt vor. Von den Rändern des Ringknorpels gehen 9 Fort-sätze aus; vorn zwei kurze zahnförmige nach den vorderen Ecken der Giesskannenknorpel, an deren äussere Flächen sie sich anlegen, zwei ebenso beschaffene etwas grössere nach den hinteren Ecken dieser Knorpel; der hinteren Verbindung derselben entsprechend, ist der Ringknorpel in einen langen spitzen nach unten gerichteten Fortsatz ausgezogen, welcher mit der vorderen Wand der Speise-

röhre durch Bindegewebe fest vereinigt ist. In seiner Mitte, da wo er der Aussenseite der Giesskannenknorpel anliegt, erleidet er eine Unterbrechung seiner regelmässigen Gestalt, indem er nach unten winklig vorspringt; an dieser Stelle geht jederseits nach unten ein langer Fortsatz ab, welcher sich krümmt und durch einen queren nach oben ausgebogenen Knorpelstreifen mit dem der anderen Seite verbunden ist. Es entsteht so an der vorderen unteren Wand der Stimmlade ein vierseitiger Rahmen mit gekrümmten Seiten, in welchem eine durchsichtige knorpelige Membran ausgespannt ist. An die Mitte des queren Verbindungsstreifens der zuletzt besprochenen Fortsätze befestigt sich eine kleine Knorpelplatte, welche durch Bindegewebe mit dem hinteren Abschnitt des Ringknorpels und dessen langem hinteren Fortsatz verbunden ist. Die rechts und links freibleibenden Oeffnungen dienen den Lungen zum An-satz. Es bleibt nun auf jeder Seite noch ein kurzer Fortsatz übrig, welcher vom hinteren Abschnitt des Ringknorpels entspringt und in ein mit der Epiphyse des hinteren Zungenbeinhorns fest ver-wachsenes fibröses Band übergeht.

Die unregelmässig gestaltete Höhle der Stimmlade wird durch die Stimmbänder in zwei ungleiche Abtheilungen geschieden. Man unterscheidet obere und untere Stimmbänder, welche die vorspringenden oberen und unteren Ränder zweier elastisch fibröser Bänder und zwischen den vorderen und hinteren Ecken der Giesskannenknorpel ausgespannt, aber auch mit dem Ringknorpel verbunden sind. Der zwischen je einem Stimmband und der Innenfläche des entsprechenden Giesskannenknorpels bleibende Raum ist von einer sehr zarten durchsichtigen Membran eingenommen, die in der Mitte ein queres, schon von Vicq-d'Azyr beschriebenes Bändchen zeigt, durch welches das Stimmband auch mit dem Schleimhautüberzug der Unterfläche des Giesskannenknorpels verbunden und den Bewe-gungen desselben zu folgen genöthigt ist. Vicq-d'Azyr hat übrigens, wie schon Cuvier l. c. S. 814 bemerkt, die feine Mem-bran übersehen.

Nachdem so ein wenn auch unvollkommenes Bild von der Anatomie der Stimmlade gegeben worden ist, soll zur Beschreibung ihrer Verbindung mit anderen Organen übergegangen werden. Die

Stimmlade des Frosches ist in dem von den hinteren Hörnern und dem Körper des Zungenbeins gebildeten Ausschnitt einmal durch die vorhin erwähnten Bänder, durch Muskeln und durch Bindegewebe befestigt. Die vorderen Ecken der Giesskannenknorpel ragen aus dem Zungenbeinausschnitt nach vorn und unten vor und sind mit dem Zungenbein durch Bindegewebe verbunden, der grössere Theil dieser Knorpel erhebt sich über die Ebene desselben und springt von der Schleimhaut überzogen in die Mundhöhle vor. Diese Hervorragung kommt gerade in den Ausschnitt der Zunge zu liegen und zeigt, wenn der Aditus laryngis geschlossen ist, eine gewöhnlich pigmentirte Längsline. Hat man das Brustbein entfernt, so sind die vorderen Ecken der Giesskannenknorpel und die obere Hälfte der vorderen knorpeligen Wand der Stimmlade zu sehen, der untere Theil dieser Wand ist vom Herzen bedeckt, dessen seröse Hülle sich an einer quer verlaufenden Leiste derselben befestigt.

Muskeln kommen an der Stimmlade des grünen Wasserfrosches constant vier Paare vor:

1) Zwei Muskeln, welche von den Spitzen der Hinterhörner des Zungenbeins entspringen und sich an den mittleren Theil der oberen Ränder und die äussere Fläche der Giesskannenknorpel ansetzen; der Ansatz an dem oberen Rand umfasst gerade den hier befindlichen Ausschnitt, der an der äusseren Fläche reicht bis zu den unter 3 und 4 zu beschreibenden Muskeln hinab (Muscul. hyo-arytaenoid. lateral. Zenker, hyo-ex-glottique Dugès, dilatateur de la glotte, Martin St. Ange, Cuvier, dilatator aditus laryngis, Henle).

2) Zwei Muskeln, welche unter den vorigen ebenfalls von den Epiphysen der hinteren Zungenbeinhörner entspringend, schräg nach vorn und oben an der äusseren Fläche der Giesskannenknorpel aufsteigen und durch eine kurze Sehne mit einander zusammenhängen, welche gerade den vorderen Theil der zwischen diesen Knorpeln befindlichen Spalte deckt (M. hyo-arytaenoid. antic. Z., hyo-pré-glottique Dugès, dilatateur de la glotte Martin St. Ange, constricteur de la glotte Cuv., Verengerer des Adit. laryng. Henle).

3) Zwei Muskeln, welche vom hinteren Rande des Zungen-

beinkörpers neben der Mittellinie desselben entspringen und längs der äusseren Flächen der Giesskannenknorpel verlaufend, sich an die hinteren Ecken derselben befestigen (M. hyo-arytaenoid. orbicular. Z., hyo-post.-glottique Dugès, constricteur de la glotte Martin St. Ange, compressor der Stimmlade Henle).

4) Zwei Muskeln, welche parallel den vorigen dicht unter ihnen gelagert sind. Nach Zenker sollen sie von den hinteren Ecken der Giesskannenknorpel entspringen und sich an die vorderen ansetzen, nach Martin St. Ange einen wirklichen Sphincter darstellen und nach Henle von den vorderen kurzen Fortsätzen des Ringknorpels ihren Ursprung nehmen. Die Angabe von Martin St. Ange beruht offenbar auf ungenauer Beobachtung, die von Zenker muss mit der von Henle vereinigt werden, wenn man sich dem wahren Sachverhalt nähern will. Hinzuzufügen ist, dass sich diese Muskeln auch an den hinteren oberen Fortsätzen des Ringknorpels befestigen. Dugès hat diese letzten Muskeln übersehen und bei Cuvier finden sich überhaupt nur die beiden zuerst genannten Paare erwähnt.

Die Wirkung der eben beschriebenen Stimmladenmuskeln habe ich mittelst der lokalen Faradisation untersucht und mir zur Aufnahme von je zwei Kupferdrähten zwei Handgriffe drechseln lassen. Einer dieser kleinen Apparate, welche natürlich durch beliebige andere Vorrichtungen ersetzt werden können, ist Fig. 3 in natürlicher Grösse dargestellt.

Will man den Einfluss der Muskeln auf den Aditus laryngis prüfen, so schneidet man mit einer in die Mundhöhle eingeführten Scheere den Schädel so weit als möglich ab und entfernt behutsam die bedeckende Schleimhaut; soll das Verhalten der Stimmitze festgestellt werden, so wird der Frosch am Unterkiefer so aufgehängt, dass der Beobachter die durch theilweise Abtragung der vorderen Stimmladenwand blosgelegten Stimmbänder genau sehen kann, während ein Assistent die Reizung der Muskeln ausführt.

Darüber, dass die unter 1 beschriebenen Muskeln den Aditus laryngis öffnen, sind alle Untersucher einig, wie sich aber die Giesskannenknorpel dabei verhalten, ist von keinem derselben an-

gegeben worden. Reizt man gleichzeitig beide blossgelegten Muskeln oder beobachtet man einen Frosch, welchem, wie eben beschrieben, der Schädel abgeschnitten ist, wenn er wieder anfängt, Respirationsbewegungen zu machen, so bemerkt man, dass der geöffnete Aditus laryngis meist die Gestalt eines Rhombus hat, dessen eine Diagonale zwischen beiden Giesskannenknorpeln verläuft, dessen andere die oberen Ränder derselben halbirt, also durch die Stellen geht, an welchen sich die Ausschnitte befinden. Seltener hat der Aditus die Form eines gleichschenkligen Dreiecks, dessen nach vorn gerichtete Grundlinie durch den mittleren Theil der unter 2 beschriebenen Muskeln gebildet wird und dessen gleiche Schenkel namentlich in der Mitte etwas nach aussen gebogen sind. Die Stimmritze wird gleichzeitig mit Oeffnung des Aditus nicht enger, wie Henle wohl mehr aus theoretischen Gründen annahm, sondern namentlich in ihrem mittleren Theil weiter. Erinnern wir uns der oben beschriebenen Befestigung der Giesskannenknorpel an einander und an dem Ringknorpel, so wird es ersichtlich, dass dieselben nicht einfach um eine durch ihre vorderen und hinteren Ecken gehende Axe gedreht, was nur in beschränkter Weise ausführbar ist, sondern dass sie gleichzeitig nach aussen ausgebogen werden; dies geschieht am meisten am mittleren Theile der Knorpel, einmal weil hier die nach aussen ziehenden Kräfte angebracht und weil dieselben hier am freiesten beweglich sind. Hört die Reizung der Muskeln auf, so springen die Knorpel vermöge ihrer Elasticität in ihre frühere Lage zurück. Die unter 2 beschriebenen Muskeln sollen nach Zenker und Martin St. Ange den Kehlkopfeingang, welchen diese Schriftsteller fortwährend mit der Stimmritze zusammenwerfen, ebenfalls öffnen. Henle giebt als ihre Function richtig die Verengerung des Aditus an. Da die folgenden beiden Muskelpaare im Wesentlichen eine gleiche Wirkung haben, sollen sie mit diesen zusammen betrachtet werden. Reizt man zwei gleichnamige von ihnen, so werden die Giesskannenknorpel einander genähert, ihre vorderen Ecken werden hervorgetrieben und die Stimmritze wird geschlossen. Während bei geöffnetem Aditus oder wenn keine Muskelkräfte auf sie einwirken, die Giesskannenknorpel nach aussen convex sind, wird durch die Thä-

tigkeit der in Rede stehenden Muskeln diese Convexität ausgeglichen, dadurch die Entfernung der vorderen Ecken von den hinteren vergrössert und die Stimmbänder gespannt. Durch diese Beobachtungen über die Bewegungen der Giesskannenknorpel wird die Eigenthümlichkeit ihrer Verbindung unter einander und mit dem Ringknorpel erst recht verständlich. Die mittleren Theile dieser Knorpel, welche die grössten Excursionen machen, müssen auch die frei beweglichsten sein, daher die Länge und Schlaffheit der Verbindung mit dem Ringknorpel an dieser Stelle.

Was nun die Vertheilung der Nerven zu den Muskeln der Stimmlade betrifft, so erfolgt, wenn gleichzeitig die Nerv. laryng. sup. und die Rami intestinales unter dem Abgange derselben gereizt werden, immer Schluss der Stimmritze. Der Stimmladeneingang bleibt zum grössten Theil geschlossen und wird nur in der Mitte öfters ein wenig geöffnet, was bei Berücksichtigung des An-satzes der Muscul. dilatatores leicht verständlich ist. Wenn nämlich die Giesskannenknorpel durch die übermächtigen Compressoren an einander gedrückt, so können doch ihre oberen Ränder durch die schwächeren Dilatatoren etwas nach aussen umgebogen werden, namentlich wird dies von der beweglich eingefügten Cartilago san-toriniana gelten. Reizt man die Nerv. laryng. sup. allein, so erfolgt Schluss der Stimmritze, meistens bleibt auch der Aditus völlig geschlossen, zuweilen wird er in seinem mittleren Theil etwas geöffnet. Reizt man dagegen die Eingeweideäste unter dem Abgange der oberen Kehlkopfsnerven, so erfolgt ausnahmslos Oeffnung des Aditus mit Erweiterung der Stimmritze. Demnach gehen also die unteren Kehlkopfsnerven ganz oder grössttentheils zu den Dilatatoren des Aditus, die oberen versorgen hauptsächlich die Compressoren, geben aber auch Aeste zu den Dilatatoren, ein Ver-hältniss, welches, wie wir sehen werden, eigenthümliche Störungen des Respirationsmechanismus bedingt, wenn man die Eingeweide-äste unter dem Abgange der oberen Kehlkopfsnerven durch-schneidet.

Julii Casserii Placentini de vocis auditusque organis historia anatomica.
Ferrariae 1600.

Vieq-d'Azyr, Premier mémoire sur la voix. Histoire de l'académie royale des sciences 1779. Paris 1782.

- Schneider, Historiae amphibiorum naturalis et literariae fasciculus primus. Jenae 1799.
- Townson, Observations physiologicae de amphibiis. Prima pars de respiratione. Gottingae 1794.
- Martin St. Ange, Recherches anatomiques et physiologiques sur les organes transitoires et la métamorphose des batraciens. Annales des sciences naturelles. Tome 24. 1831.
- Johannes Müller, Ueber die Compensation der physischen Kräfte am menschlichen Stimmorgane etc. Berlin 1839.
- Cuvier, Leçons etc. Seconde édition. Tome 8. 1846.
- Duméril et Bibron, Orpétologie générale ou histoire naturelle complète des reptiles. Tome 8.
- Henle, Vergleichend anatomische Beschreibung des Kehlkopfs. Leipzig 1839.

III.

Ueber den Respirationsmechanismus der Rana esculenta.

1) Ueber die Hautrespiration.

Die Beobachtung, dass Frösche unter Umständen ohne zu sterben längere Zeit unter Wasser, also ohne Lungenrespiration leben können, ist schon ziemlich alt. In Haller's elementa physiologiae libr. VIII sectio IV heisst es in einer Note zu §. 19: „in ranis per 8 dies integros demersis expertus est Browne, erreurs populaires, Tome III, p. 315.“ Ausführliche Untersuchungen über diesen Gegenstand verdanken wir Spallanzani und vor Allen William Edwards. Spallanzani beobachtete, dass Frösche mit ausgeschnittenen Lungen ziemlich lange lebten, länger in der Luft als unter Wasser getaucht; er zeigte ferner, dass solche Frösche ebenso wie vor der Lungenextirpation Sauerstoff aufnehmen und Kohlensäure abgeben. Viel umfassender waren die Versuche von William Edwards, deren wichtigste Resultate kurz angeführt werden sollen. Unter Wasser getauchte Frösche leben bei niederen Temperaturen derselben länger als bei höheren, in der kalten Jahreszeit in Wasser von derselben Temperatur länger als in der warmen, länger in lufthaltigem Wasser als in seiner Luft beraubtem; in der kalten Jahreszeit und bei öfterer Erneuerung des Wassers können sie mehrere Monate unter demselben leben. Ueber die Elimination der Lungenrespiration bei nachherigem fortwährenden Aufenthalt in der Luft gelangte er zu folgenden Resultaten. Von

sechs Fröschen, denen eine feste Ligatur um die Kehle gelegt worden war, lebten bei einer Temperatur von $+ 12^{\circ}$ R. fünfe 20 Tage lang, einer 2 Tage. Von drei Fröschen, denen Ligaturen um die Lungenwurzeln gelegt waren, wodurch der bei Spallanzani's Versuchen stattfindende Blutverlust vermieden wurde, blieben zwei 1 Monat lang am Leben, einer 1 Woche länger. Endlich wies er nach, dass wenn das Wasser, in welchem sich Frösche befinden, nicht gut lufthaltig ist, die Lungenrespiration zur Erhaltung des Lebens nicht ausreicht, es starben nämlich Frösche in grossen Gefässen mit viel Wasser, in welchem sie abwechselnd untertauchen und in die Höhe kommen mussten, früher als in Gefässen mit wenig Wasser. Auch von deutschen Physiologen sind gelegentlich derartige Versuche angestellt worden, die ich, obgleich sie nichts Neues bringen, der Vollständigkeit wegen hier mittheilen will. Nach Versuchen von Johannes Müller lebten Frösche mit unterbundenen und ausgeschnittenen Lungen durchschnittlich 30 Stunden, nach Budge häufig 6 Tage bei einer Temperatur von $- 2^{\circ}$ $- + 5^{\circ}$ R., im Winter wenigstens 4 Tage; ähnliche Resultate erhielt Schiff. Weitere Versuche darüber, dass Frösche mit ganz oder theilweise aufgehobener Lungenrespiration längere Zeit leben können, werden passender im folgenden Abschnitt angeführt, hier sollen nur noch die von Panizza erwähnt werden. Derselbe verschloss mit durch die Giesskannenknorpel gezogenen Fäden und mit circulären Ligaturen den Aditus laryngis, und sah ein so behandeltes Thier bis zum 21sten Tage leben. Dass bei aufgehobener Lungenrespiration die Hautrespiration das Leben erhält, kann wohl nicht bezweifelt werden, da in diesem Falle die Haut das einzige mit der Luft direct und in grösserer Ausdehnung in Beührung kommende Organ ist. Regnault und Reiset fanden bei ihren classischen Versuchen über die Respiration, dass Frösche, denen Bernard die Lungen exstirpirt hatte, in derselben Zeit beinahe eben so viel Kohlensäure producirten als unversehrte Thiere; Donders sah Frösche, die in Gummi arabicum gewälzt wurden, nachdem ihnen die Lungen ausgeschnitten worden waren, schnell asphyctisch werden. Durch ihren grossen Gefässreichthum ist aber auch die Haut der Batrachier sehr geeignet für respiratorische Ver-

richtungen. Die dritten Aortenbögen theilen sich nämlich jeder in 2 Aeste, die Lungen- und die Hautarterie, welche schon Swammerdam bekann, von Burow genauer beschrieben wurde. Die aus dem System der absteigenden Aorten zur Haut gehenden Aeste sind im Vergleich mit diesen starken Arterien ganz unbedeutend. Das Verhalten derselben in der Haut, über welches Burow nichts Näheres angiebt, ist folgendes: jede Arterie theilt sich in zwei Hauptäste, deren Lage man am lebenden Frosch sehr gut bestimmen kann, da der eine längs des durch starke Entwicklung der Hautdrüsen ausgezeichneten warzigen Streifens, welcher vom oberen Umfang des Trommelfells parallel der Mittellinie des Körpers sich nach hinten erstreckt, der andere parallel mit diesem in einer Linie verläuft, deren Anfang durch die am hinteren Augenwinkel befindliche warzige Hautstelle bezeichnet ist. Der erste Ast ist der kleinere, welcher zusammen mit dem Hautast des Nervus vagus die zwischen Schädel und Suprascapula liegende Musculatur durchbohrt, der zweite ist der stärkere, welcher von dem Hauptstamm der Hautarterie, die, wie Burow beschrieben, zwischen dem Compressor scap. inf. und Levat. scap. inf. Volk m. aufsteigt, abgehend eine Strecke längs des Suspensoriums zurückläuft, um an der bezeichneten Stelle in die Haut überzutreten; er wird von einer starken Vene begleitet, die zu dem System der entsprechenden Vena anonyma gehört.

Gelegentlich meiner Experimente über die Durchschneidung des Vagus habe ich auch einige Resultate in Bezug auf die Bedeutung der Hautarterien für die Respiration gewonnen. Es wurden Fröschen beide oberen Kehlkopfsnerven und die Eingeweideäste des Vagus unter dem Abgange derselben durchschnitten und hierdurch wegen Lähmung der gesammten Stimmladenmusculatur das Eintreten von Luft in die Lungen völlig unmöglich gemacht. Der stärkere Ast jeder Hautarterie wurde hierbei entweder unterbunden oder geschont. Von 10 Fröschen, an welchen diese Operation im Juli bei einer Temperatur von $+ 18^{\circ}$ bis $+ 20^{\circ}$ R. mit Unterbindung der starken Hautarterienäste gemacht wurde, lebte keiner länger als 2 Stunden. Leider habe ich für den Sommer nur einen Parallelversuch mit Schonung der Hautarterien angestellt; der Frosch

lebte bei einer Temperatur von $+ 20^{\circ}$ R. 6 Stunden. Dass auch im Sommer unter günstigen Verhältnissen die Lebensdauer bei Erhaltung der Hautcirculation eine längere sein kann, beweist ein von Volkmann in seiner Hämodynamik S. 401 mitgetheilter Fall; der hier erwähnte Frosch, welchem die Vagi gleich am Austritt aus dem Schädel durchschnitten waren, lebte 18 Tage. Im Winter und zwar im Anfang Januar machte ich an 5 bisher bei einer Temperatur von $+ 1^{\circ}$ R. aufbewahrten Fröschen die Operation mit Schonung der Hautarterien, und hielt die Thiere nach derselben bei einer von $+ 10^{\circ}$ bis $+ 14^{\circ}$ R. schwankenden Temperatur auf feuchtem Sande; zwei lebten 25, zwei 26, einer 27 Tage. Unter denselben Bedingungen wurde an 5 anderen Fröschen die Operation mit Unterbindung der Hautarterien angestellt; einer lebte 3, einer $3\frac{1}{2}$, zwei 5, einer 7 Tage. Es war in diesen Fällen die Respiration durch die kleineren Aeste der Hautarterien vermittelt, also nicht völlig aufgehoben.

Die Hautrespiration macht es den Fröschen möglich, in der Tiefe der Gewässer zu überwintern. Sicher ist, dass die Fischer beim Fange im Winter öfters Frösche an das Tageslicht ziehen, dagegen mögen auch viele, was schon Spallanzani von den Fischern von Pavia erfuhr, in der Nähe des Wassers unter die Erde verkrochen, die kalte Jahreszeit zubringen.

Rapports de l'air avec les êtres organisés etc., tirés des journaux d'observations et d'expériences de Lazare Spallanzani avec quelques mémoires de l'éditeur sur ces matières par Jean Senebier. Genève 1807. Tome I. p. 356—471.

W. F. Edwards, De l'influence des agens physique sur la vie. Paris 1824.

Johannes Müller, Physiologie. 3te Auflage. 1ter Theil. S. 292.

M. Schiff, Experimentelle Untersuchungen über die Nerven des Herzens. Archiv für physiologische Heilkunde. 1849. S. 446.

Panizza, Observations zootomico-physiologiques sur la respiration chez les grenouilles, les salamandres et les tortues. Annales des sciences naturelles, troisième série, zoologie. Tome III. 1845.

Regnault et Reiset, Recherches chimiques sur la respiration des animaux des diverses classes. Annales de chimie et de physique. Troisième série. Tome 16. Paris 1846. p. 480.

Donders, Physiologie. 2te Auflage. S. 354.

Swammerdam, Bibel der Natur, aus dem Holländischen übersetzt. Leipzig 1752. S. 327.

2) Ueber den Mechanismus der Lungenrespiration.

Die merkwürdige Erscheinung, dass bei Fröschen, denen man die Bauchhöhle eröffnet hat, die Lungen als mit Luft gefüllte Blasen hervortreten, anstatt sofort zusammenzufallen und dass sie zusammengefallen sich scheinbar selbstthätig wieder ausdehnen, hat schon lange die Aufmerksamkeit der Naturforscher auf sich gezogen. Schon Swammerdamm, Malpighi und Morgagni haben den Grund dieser Thatsache in der Eigenthümlichkeit des Respirationsmechanismus beim Frosch erkannt. Die Inspiration geschieht nach der richtigen Beobachtung dieser Forscher dadurch, dass der Frosch die Kehle nach unten bewegt, dabei durch die Nasenlöcher Luft einzieht und dieselbe dann nach Verschluss der Nasenöffnungen durch Contraction der Kehlmuskeln in die Lungen presst. Die Expiration schrieb Malpighi vorzüglich der Wirksamkeit des nach seinen Untersuchungen die Lungen umspinnenden Muskelnetzes und dem Luftdruck zu. Wunderbarer Weise ist eine, was den Act der Inspiration betrifft, so leicht zu bestätigende Beobachtung noch bis in unser Jahrhundert Gegenstand des Streites gewesen; zwei Umstände waren einer richtigen Auffassung hinderlich, einmal die Ansicht von der selbstthätigen Beteiligung der Lungen bei der Respiration überhaupt, dann die mangelhafte Kenntniss der Hautrespiration. Die Vertheidiger einer selbständigen Bewegung der Lungen haben die angeführte Beobachtung am Frosch immer mit Vorliebe als Beweise für ihre Ansicht angeführt. Bremond, welcher durch höchst unzuverlässige Experimente Malpighi's Angaben widerlegen zu können glaubte, spricht sich folgendermaassen darüber aus: „ces observations, ce me semble, prouvent assés bien la force particulière des fibres du poumon et demonrent, que leur action dépend de la volonté dans certains animaux“, und „il parait par toutes ces observations, qu'on ne peut guère douter, qu'il-y-a une force, une action successive dans les fibres pulmonaires de la grenouille et que chaque cellule peut indépendemment des ses voisines se dilater et s'affaisser de même que chaque poumon peut agir séparément.“ Auch will Bremond an getrockneten Froschlungen das Netz der muskulösen Fasern gehen haben, welchen diese Organe ihre wunderbaren Eigenschaften

verdanken. Blumenbach, ganz unbekannt, wie es scheint, mit Swammerdamm's und Malpighi's Ansichten, schreibt den Froschlungen eine *Vita propria* zu, welche weder auf Irritabilität, noch Contractilität, noch Nervenkraft zu beziehen sei, da es ihm nicht gelang, etwas von muskulöser Textur an ihnen zu entdecken. Laurenti stellte sich in seiner *Synopsis reptilium* auf Malpighi's Seite, indem er den Frosch beschreibt: „pulmone instructa, sine diaphragmate et fere sine costis, at vicaria gula, quae alternatim aerem haurit et contracta in pulmonem propellit.“ Eine genaue Kritik aller bisherigen Ansichten und Versuche gab Townson, er beschrieb genau die Function und die Musculatur der Kehle, erkannte den Mechanismus der Nasenlöcher, beobachtete Oeffnung und Schluss der Glottis, wie er den *Aditus laryngis* nennt und stellte den Anteil der Bauchmuseln an der Expiration fest, obgleich er dieselbe hauptsächlich von der Contractilität der Lungen abhängig macht. Wenige Jahre später besprach Herholdt in einem wichtigen Aufsatz über den Mechanismus des Athemholens auch das Athmen der Frösche und gab einen Versuch an, welcher die Bedeutung der Kehle über allen Zweifel stellen sollte. Er sagt: „der Herr Assessor Rafn und ich haben verwichenen Sommer bei manchem Frosch das Athemholen zum Stillstehen gebracht, indem wir blosserdings einen kleinen Stecken quer durch den Mund steckten. Wir sahen dergestalt, dass das Thier unthätig und ohnmächtig ward und mit offenem Rachen wegen Mangel an Luft in den Lungen starb.“ Der hermetische Verschluss der Mundhöhle, welcher bei diesen Versuchen unmöglich gemacht war, ist seiner Ansicht nach die Grundbedingung der Respiration. Herholdt's Versuche wurden von der philomatischen Gesellschaft in Paris wiederholt und bestätigt. Der erste, welcher Einsprache gegen die Richtigkeit derselben erhob, war Rudolphi, da er fand, „dass Frösche Stunden, Tage und Wochen mit geöffnetem Munde ganz gut fortleben.“ Mit Recht glaubte er daher, dass die Bedingungen bei seinen Versuchen nicht dieselben gewesen sein können, wie bei denen Herholdt's und der philomatischen Gesellschaft und vermutete, dass dieselben die Thiere mit offenem Munde in Wasser gesetzt haben, wo sie dann natürlich bald ertrinken mussten. Ver-

suche, welche viele Jahre später Haro anstellte und welche dieselben Resultate gaben, wie die Rudolphi's, verleiteten ihn, die bisherige Theorie des Respirationsmechanismus der Batrachier und Chelonier für beseitigt zu erachten und eine andere an ihre Stelle zu setzen, welcher wenigstens beim Frosch jede thatsächliche Begründung fehlt. Die Muscul. sternohyoid. nämlich sollen, indem sie die Kehle nach unten ziehen, zugleich das Sternum der Wirbelsäule nähern und so die Expiration bewirken, worauf beim Zurückweichen des Sternums in die frühere Lage die Inspiration erfolge. Ob die Nasenlöcher bei der In- und Expiration offen stehen oder geschlossen sind, sei gleichgültig, überhaupt hindere nichts den Austritt der Luft aus denselben. „Il résulte, sagt er l. c. S. 39, de ces expériences directes, que les mouvements de déglutition dont ces reptiles accompagnent l'acte respiratoire, quelque frappans qu'ils paraissent être à l'extérieur, ne sont qu'un jeu de la nature, qui cache un mode régulier de fonction sous des apparences anormales, mais d'autant plus propres à tromper sur leur véritable rôle, que tout dans l'organisation de cette classe d'êtres semble devoir rejeter une analogie positive avec ce qui se passe chez tous les vertébrés supérieurs.“ Haro's Arbeit fand eine eingehende Kritik und Zurückweisung durch Panizza, welchem wir überhaupt die vollständigste Darstellung des Respirationsmechanismus beim Frosch verdanken, eine Darstellung, welcher ich nur in einigen Punkten etwas hinzuzufügen haben werde. Durch folgenden Versuch bewies Panizza die Möglichkeit eines hermetischen Verschlusses der Nasenlöcher; er betupfte die Ränder der inneren Nasenhöhlenöffnungen und die benachbarte Schleimhaut mit Eisenchloridlösung und senkte hierauf den Frosch in eine Auflösung von gelbem Blutlaugensalz, ohne dass sich nachher an den betupften Stellen Bläbung zeigte; er beobachtete ferner, dass wenn man wie Haro die Haut der Kehlgegend, die Muscul. geniogloss. und mylohyoid. und die Schleimhaut entfernt, nur wenig Luft in die Lungen dringt; zerstörte er den äusseren Rand der Nasenlöcher, so drang ebenfalls trotz gewaltiger Respirationsanstrengungen fast keine Luft in die Lungen. Entfernte er die Paukenfelle, so wurde im Moment der Hebung der Kehle eine leichte Feder vom

Luftzuge fortgetragen und es kam wenig Luft in die Lungen, schloss er dagegen nun mit dem Finger die Höhlen der Gehörorgane, so füllten sich die Lungen sogleich. Dass Haro's Frösche so lange lebten, ist, sagt Panizza ganz richtig, ein Beweis, dass diese Thiere mit unvollkommener Respiration eine Zeit lang leben können. Uebrigens hatten schon Duméril und Bibron darauf hingewiesen, dass Frösche mit offengehaltenem Munde vermöge der Hautrespiration fortleben. Die Exspiration leitet Panizza von der Elastizität des Lungengewebes und der Contraction der Bauchmuskeln ab, und sah dieselbe nicht im Geringsten gestört, wenn er die Museul. sternohyoïd. durchschnitt. Um diesen Punkt hier ein für allemal zu erledigen, will ich bemerken, dass ich bei localer Faradisation der Sternohyoidei ohne eine andere Verletzung des Sternum, als dass das Manubrium abgeschnitten war, nie den Proccessus xiphoides sich der Wirbelsäule nähern sah (dagegen machte das Sternum eine geringe Bewegung nach vorn), dies geschah erst, wenn die Verbindung mit den Schlüsselbeinen gelöst wurde.

Nach Vorausschickung dieser geschichtlichen Angaben soll jetzt eine genaue Schilderung des Respirationsmechanismus versucht werden, wobei manche Fragen ihre Erledigung finden werden, welche in der Einleitung dieses Abschnitts nicht berücksichtigt werden konnten.

Beobachten wir einen ruhig sitzenden Frosch, so sehen wir seine Kehle in beständiger abwechselnd auf- und abwärts gerichteter Bewegung. Diese Bewegungen sind jedoch, wie schon Townson bemerkt, nicht gleich lebhaft, man kann vielmehr zahlreichere, weniger lebhafte von seltneren sehr energischen, die mit Schluckbewegungen grosse Aehnlichkeit haben, unterscheiden. Nur bei diesen letzteren werden gleichzeitig mit der Contraction der Kehle die Nasenlöcher fest geschlossen, während die beweglichen sie schliessenden Knorpel bei den leichteren Kehlschwingungen entweder ganz ruhig bleiben oder was Panizza entgangen ist, nur wenig bewegt werden. Richtet man gleichzeitig seine Aufmerksamkeit auf die Bauchmuskeln, so bemerkt man, dass sie sich nur bei der 2ten seltneren Art von Kehlbewegungen contrahiren und zwar erfolgt ihre Contraction nach dem Hinabsteigen der Kehle,

wenn dieselbe eben sich zu heben beginnt, bei den leichteren Bewegungen zeigen die Bauchwandungen nur ganz geringe Schwanungen, welche durch die Ortsveränderungen des Zungenbeins hervorgerufen werden. Bei ruhiger Respiration ist übrigens die Contraction der Bauchmuskeln nur in den Regionen dicht hinter den Schulterblättern bemerkbar.

Die Zahl der Respirationsbewegungen in einer Minute ist von verschiedenen Beobachtern sehr verschieden angegeben worden. Townson widerlegt Haller's Ausspruch „rarissimae sunt respirationes animalium frigidorum“ wenigstens in seiner Allgemeinheit, da er bei Fröschen 70—100 Respirationen zählte. Dagegen machte Rudolphi mit Recht darauf aufmerksam, dass man die Zahl der Respirationen nicht wie Townson nach der der Kehlbewegungen, sondern danach schätzen müsse, wie oft fester Verschluss der Nasenlöcher stattfinde. Die Zahl der Respirationen nach Townson's Angabe verhält sich zu der nach Rudolphi wie 5:3, ja wie 7:1. Ehe die Frage entschieden werden kann, welche Bewegungen wirklich der Respiration dienen, muss das Verhalten der Stimmlade bei der Respiration untersucht werden. Um den Eingang der Stimmlade bequem beobachten zu können, schneidet man mit einer in die Mundhöhle geführten Scheere den Schädel so weit als möglich ab und wartet bis nach einiger Zeit die Respirationsbewegungen wieder beginnen. Während des Herabsteigens der Kehle sieht man nun den Aditus geschlossen bleiben, gleich nachdem die aufsteigende Bewegung begonnen hat, wird er weit geöffnet, er schliesst sich wieder, wenn die Kehle ihren höchsten Stand erreicht hat. Offenbar sind nur diejenigen Kehlbewegungen als der Respiration dienend zu betrachten, bei welchen Oeffnung des Aditus erfolgt. Die Entscheidung ist jedoch nicht leicht und nur nach zahlreichen Experimenten zu treffen, da der decapitirte Frosch sich in Bezug auf diese Bewegungen meistens anders verhält als der normale. Hat man das Gehirn fast vollständig entfernt, so sitzt der Frosch einige Zeit, oft viele Minuten ruhig da, ehe er wieder anfängt Kehlbewegungen zu machen, in den meisten Fällen sind dies jedoch nur energische und dann immer mit Oeffnung des Aditus verbundene. In der Zwischenzeit bemerkt man

gewöhnlich nur ein schwaches Auf- und Niedersteigen der Kehle und nur in seltenen Fällen sind die leichten Bewegungen ebenso ausgesprochen, als bei einem unverletzten Frosch, es lässt sich aber dann constatiren, dass der Aditus geschlossen bleibt. Die Zahl der Respirationen ist nach Entfernung des Gehirns meist weit geringer als vorher, in einzelnen Fällen jedoch habe ich keinen Unterschied wahrgenommen, die Reizbarkeit der Frösche, die bei der Operation stattfindende Blutung schien von Einfluss zu sein. Im natürlichen Zustande schwankt sie in bedeutenden Grenzen; oft kann man beobachten, dass ein ruhig im Wasser sitzender Frosch in 2 ja 3 Minuten nur einmal respirirt, reizt man ihn dagegen, so steigt die Respirationszahl auf 60 und mehr, ja ich habe 104 wirkliche Respirationen bei einem Frosch gezählt, welchem beide Vagi durchschnitten worden waren. Auch die Zahl der leichteren Kehlbewegungen schwankt, obgleich sie nie auch nur annähernd so selten werden, als die respiratorischen; bei ruhig sitzenden Fröschen habe ich 20—103 in der Minute gezählt, nach Reizungen werden sie in umgekehrten Verhältnissen mit den respiratorischen seltener. Welchen Zweck sie haben, ob sie zur Erneuerung der Luft in der Mundhöhle dienen, habe ich nicht feststellen können; ihre Verminderung bei Reizung macht einen Erklärungsversuch wenigstens möglich. Man kann sich nämlich vorstellen, dass der von der Medulla oblongata ausgehende Respirationsimpuls eine gewisse Stärke haben muss, um die ganze Reihe der ziemlich complicirten Athembewegungen hervorzurufen, die Kehlmuskeln können in Thätigkeit gesetzt werden, ohne dass zugleich die Stimmladen-musculatur erregt wird, was erst bei einer gewissen Höhe des Reizes erfolgt.

Sehr passend bezeichnen die Franzosen seit Cuvier den Respirationsmechanismus beim Frosch und den übrigen rippenlosen oder mit unbeweglichen Rippen versehenen Amphibien als Pompe foulante im Gegensatz zu der Pompe aspirante der höheren Wirbelthiere. Der Druck auf die in der Mundhöhle abgeschlossenen Luft wird hauptsächlich von der Kehle ausgeübt, bei recht lebhafter Respiration aber zieht der Frosch, wie schon Panizza bemerkt hat, die Augen ein, um den Raum der Mundhöhle zu ver-

kleinern. Im Moment des Lufteinpressens werden die Trommelfelle ein wenig nach Aussen getrieben, was schon von Swammerdamm beobachtet, seitdem aber von keinem Schriftsteller bei der normalen Respiration bemerkt worden ist. Auf einen Punkt, den schon Haro richtig erkannt, ist hauptsächlich noch die Aufmerksamkeit zu richten, dass nämlich jeder Inspiration eine Exspiration so unmittelbar vorangeht, dass beide Bewegungen nur mit Mühe als ungleichzeitig erkannt werden können. Die Exspiration ist auf einen Moment beschränkt, denn während die Kehle eben beginnt aufzusteigen, öffnet sich der Aditus, die Luft wird durch die Bauchmuskeln, die Elasticität der Lungen und wahrscheinlich auch durch die Muskeln derselben hinaus und gleich darauf neue Luft durch die Kehle eingepresst.

Es bleibt jetzt noch übrig, die bei den Respirationsbewegungen beteiligten einzelnen Organe, Kehle, Stimmlade, Nase, Lungen und Bauchmuskeln einer näheren Betrachtung zu unterwerfen.

Die Kehle hat eine Stütze und feste Grundlage in dem Zungenbein. Nach unten wird dasselbe bewegt durch die Muscul. sternohyoid. und omohyoid., nach oben durch die geniohyoid. und stylo- oder petrohyoid., ausserdem tragen die mylohyoid. zur Erhebung der Kehle bei. Von diesen Muskeln erhalten die Stylohyoid. post. Fäden vom Vagus, die Stylohyoid. ant. und die Mylohyoid. vom Facialis, die Sterno- und Omohyoid. vom Hypoglossus.

Was das Verhalten der Stimmlade bei der Respiration betrifft, so ist hier noch zu untersuchen, ob der Schluss des Aditus laryngis allein durch die Elasticität der Giesskannenknorpel erfolgt oder ob noch einer der oben beschriebenen Muscul. compressores dabei mitwirkt. Legt man bei einem decapitirten Frosch von der Bauchfläche aus die Stimmlade frei und macht durch Entfernung eines Theils der vorderen Wand derselben die Stimmritze der Beobachtung zugänglich, so sieht man diese im Moment der Oeffnung des Aditus in ihrem mittleren Theil sich erweitern und beim Verschluss des Aditus zu ihrer früheren Weite zurückkehren, ohne dass eine darüber hinausgehende Verengerung stattfindet, auch kann man bei einiger Uebung nach Abpräparirung der Mundschleimhaut alle Compressoren durchschneiden, ohne dass in dem Mechanis-

mus der Oeffnung und des Schlusses des Aditus eine Veränderung eintritt. Nothwendig ist also die Wirkung von Muskeln für den Schluss des Stimmladeneingangs nicht und eine irgend intensive Contraction der Schliessmuskeln nicht anzunehmen, da sonst Verengerung der Stimmritze eintreten müsste, jedenfalls kommen die-selben bei der gewöhnlichen Respiration kaum in Betracht, während sie bei Erzeugung der Stimme von grosser Wichtigkeit sind.

Ueber die Speiseröhre ist nur das zu bemerken, dass ihr Eingang in die Mundhöhle bei der Respiration geschlossen gehalten und so das Eindringen von Luft in die Verdauungsorgane verhindert wird.

Ueber den Mechanismus, durch welchen die Nasenlöcher bei der Inspiration geschlossen werden, kann ich hier vorläufig nur wenig mittheilen, da ich zu spät darauf gekommen bin, mich von der wirklich muskulösen Natur der als Nasenmuskeln beschriebenen Theile zu überzeugen und werde ich darüber nächstens gelegentlich einiger anderen histologischen Bemerkungen berichten. Uehrigens hat schon Volkmann I. c. S. 72 geäussert, dasjenige, was bisher am Frosch als Nasenmuskeln beschrieben sei, erscheine ihm von sehr zweifelhaftem Bau. — Die äusseren Oeffnungen der Nasenhöhlen können bekanntlich durch kleine von der Cutis bedeckte und an den Zwischenkiefern befestigte Knorpel geschlossen werden. Die Zwischenkiefer selbst sind mit den Oberkiefern und dem an das Siebbein sich ansetzenden Nasenknorpel beweglich verbunden, so dass man am todten Frosch durch Hin- und Herbewegen derselben die Nasenlöcher öffnen und schliessen kann; dass dieser Act bei der Respiration auf dieselbe Weise bewirkt wird, folgt daraus, dass man in der That bei lebhaft respirirenden Fröschen Bewegungen der Zwischenkiefer beobachtet.

An den Lungen des Frosches glaubten Malpighi und Bremond ein Netz von Fasern nachgewiesen zu haben, welchen diese Organe ihre active Contractilität verdanken sollten, während Blumenbach und Rudolphi die spontane Contractionsfähigkeit derselben vertheidigten, ohne dass es ihnen gelang, contractile Elemente nachzuweisen. Treviranus glaubte auf Beträufeln der blossgelegten Lungen mit Opiumtinctur und Lösung von Belladonna-

extract Zusammenziehungen beobachtet zu haben, was offenbar auf grober Täuschung beruht. Erst Kölliker wies in der Froschlunge wirklich glatte Muskelfasern nach und begründete dadurch tatsächlich etwas, früher ohne hinreichenden Beweis Angenommenes. Ich habe viele Versuch angestellt, um die Contractilität der Froschlungen darzuthun, jedoch ohne Erfolg. Einem in der beschriebenen Weise decapitirten Frosch wurde durch den Aditus ein gebogenes Glasrohr in die Höhle der Stimmlade eingeführt, hierauf die Mundhöhle mit geschmolzenem Wachs angefüllt, und so die luftdichte Einfügung der Röhre bewirkt. Durch ein an das andere Ende derselben befestigtes Kautschukrörchen wurden nun die Lungen aufgeblasen, hierauf dieses Rohr durch einen Mohr'schen Quetschhahn geschlossen und mit einem Manometer in Verbindung gebracht. Nach Oeffnung des Quetschhahns stieg natürlich in Folge der Elasticität der Lungen die Wassersäule in dem einen Schenkel des Manometers; wurden nun die Lungen durch einen unterbrochenen Inductionsstrom gereizt, wobei Stanniolblättchen als Electroden dienten, so konnte ich niemals ein weiteres Steigen der Wassersäule bemerken, vorausgesetzt, dass alle Muskeln entfernt worden waren, durch deren Contraction ein Druck auf die Lungen ausgeübt werden konnte. Um dieser Bedingung zu genügen, darf das Präparat nur aus dem Kopf und dem daranhängenden Respirationsapparat bestehen. — Es bleibt noch übrig zu bemerken, dass in neuester Zeit Thomas Williams mit Unrecht das Vorkommen von Muskelfasern in den Froschlungen läugnet.

Die Bauchmuskeln des Frosches zeigen sehr viel Analogie mit denen der höheren Wirbelthiere; man unterscheidet Muscul. recti, obliqui extern. und intern., welche letztere von manchen Schriftstellern, z. B. Zenker transversi genannt werden. Eine besondere Erwähnung verdient ein eigentthümlicher Theil des Obliquus int., welcher meines Wissens zuerst von Daudin erwähnt worden ist. Dieser sagt an dem unten citirten Ort S. 163 u. 164: „les muscles obliques qui s'étendent depuis la glotte jusqu'à l'os pubis et qui enveloppent ainsi les poumons dans toute leur étendue, ont une grande force de compression et produisent par ce moyen l'expiration.“ Dugès nennt den Obliq. intern. „ileo-transverso-sous-

sternal" und sagt von ihm „prolongé jusque derrière le coeur en forme de diaphragme etc.“ Der Muskel, auf welchen in diesen Citaten hingedeutet ist, zum Theil Fortsetzung des Obliq. int., wird, wie auch Stannius bemerkt, durch ein vom Querfortsatz des 4ten Wirbels entspringendes Bündel verstärkt und setzt sich an die innere Fläche des Brustbeins, die Speiseröhre, den Ringknorpel und die denselben mit den Hinterhörnern des Zungenbeins verbindenden Bänder, zum Theil verliert er sich, oft durch einen deutlichen Sehnenstreifen davon abgesetzt, in den an die Stimmklade angehefteten Abschnitt des Herzbeutels. Die Bauchhöhle wird durch diese Muskeln nach vorn völlig abgeschlossen; die Wirksamkeit derselben bei der Exspiration ist leicht ersichtlich. Ihre Nerven erhalten sie nicht, wie Schiess angiebt, vom Vagus, sondern vom ersten Rückenmarksnerven. Tetanisirt man die beiden sich in sie verbreitenden leicht zu findenden Nervenzweige gleichzeitig, so wird das Zungenbein ein wenig nach unten bewegt.

Malpighi, *Opera omnia*. Lugd. Batav. 1687. S. 331 und *Opera posthuma. Londini* 1717. S. 8 u. 9.

Swammerdamm, *Tractatus de respiratione*. Lugd. Batav. 1679. und *Bibel der Natur* (siehe oben) S. 319.

Morgagni, *Adversaria anatomica*. Patavii 1719. V. *Animadversio* 29.

Bremond, *Expériences sur la respiration. Histoire de l'académie royale des sciences*, année 1739. Paris 1741.

Laurenti, *Synopsis reptilium etc.* Vienae 1768.

Blumenbach, *Specimen physiologiae comparat. inter animantia calidi et frigidi sanguinis*. Göttingae 1787. S. 13 u. 14.

Herholdt, *Bemerkungen über die chirurgische Behandlung tiefer Brustwunden, veranlasst durch neue Versuche über den Mechanismus des Athemholens. In den Schriften der königl. dänischen Gesellschaft der Wissenschaften. 1800.*; übersetzt von Prof. Tode in Pfaff's und Scheel's nordischem Archiv für Natur- und Arzneiwissenschaft. II. Band. 1tes Stück. Kopenhagen 1801.

Bulletin des sciences par la société philomathique de Paris. Tome second. 1800—1802. S. 43.

Haro, *Mémoire sur la respiration des grenouilles, des salamandres et des tortues. Annales des sciences naturelles. Seconde série. Tome 18.* 1842.

Rudolphi, *Anatomisch-physiologische Abhandlungen*. Berlin 1802. S. 113—122 und *Grundriss der Physiologie*. Berlin 1828. 2. Bd. 2. Abtheil. S. 339 und 362.

Treviranus, *Versuche über den Einfluss des Opiums und der Belladonna auf*

die Lungen der Amphibien. Nordisches Archiv etc. I. Band. 1tes Stück.
Kopenhagen 1799.

Kölliker, Beiträge zur Kenntniss der glatten Muskelfasern. Zeitschrift für
wissenschaftliche Zoologie. I. Band. Leipzig 1849. S. 61.

Thomas Williams, Artikl respiration in Todd's cyclopaedie. Vol. V. London
1859. S. 283.

Daudin, Histoire naturelle des reptiles. Tome I. 1803.

3) Ueber die Stimme der Frösche.

Die Stimme der Frösche hat die Aufmerksamkeit wie des
Publikums so auch der Naturforscher zunächst auf diese Thiere
gelenkt. Plinius giebt im 11ten Buch seiner Historia naturalis,
Capitel 37, sectio 65 eine dem Aristoteles entlehnte Beschreibung
der Froschstimme, auf welche man bis zum Anfange unseres Jahr-
hunderts immer wieder zurückgekommen ist. „Ranis prima co-
haeret (selt. lingua), sagt er, intimo absoluta a gutture, qua vocem
mittunt mares, cum vocantur ololygones. Stato id tempore evenit,
cientibus ad coitum feminas. Tum siquidem inferiore labro de-
missio, ad libramentum modicae aquae receptae in fauces, palpi-
tante ibi lingua, ululatus dicitur. Tum exenti buccarum sinus
perlucent, oculi flagrant labore propulsi.“ Camper schliesst sich
dieser Schilderung, welche der Zunge eine wichtige Rolle bei der
Stimmbildung zutheilt, vollkommen an. Eine andere früher viel
discutirte Frage ist die, ob der Frosch mit geschlossenem oder
offenem Munde schreie. Schneider sagt hierüber an dem oben
angeführten Ort S. 105: „falsum tamen est, quod ibi p. 25 (speci-
men physiologiae amphibiorum I) posui, ranam marem, dum
clamat, maxillas naribus tenus aquae immersas et bene clausas
habere, ne aqua ingredi fauces, nec respirationem per nares factam
impedire possit. Contra exerto capite atque ore aperto vocem
ranae edi monuit Harderus in Apiano p. 10, qui Aristotelem tax-
abat vulgari interpretatione falsus. Scilicet suum rana $\pi\omega\alpha\xi$ clauso
ore inflatisque buccarum sinibus videtur posse proferre, contra
 $\beta\varrho\epsilon\kappa\kappa\kappa\kappa\kappa\xi$ suum vix aliter edere potest nisi ore aperto et lingua
palato applicata, at qui sonum eum voluerit imitari experietur.“
Zenker stimmt mit Schneider überein, nur hält er zur Hervor-
bringung des $\beta\varrho\epsilon\kappa\kappa\kappa\kappa\kappa\xi$ das Palpitiren der Zunge für unerlässlich.
Wie man hieraus sieht, ist es also mit diesen unbedeutenden

Fragen ebenso gegangen wie mit wichtigen, man hat sich lange Zeit nur um die Erörterung des von den Alten Ueberkommenen bemüht, ohne die Richtigkeit der Anschauungen durch Beobachtung der Natur zu prüfen. In den neueren Werken über Stimme wird von der der Frösche nur beiläufig gehandelt, Johannes Müller allein giebt in seinem schon citirten Werk über die Compensation etc. an, der Frosch könne mit geschlossenem Munde und geschlossenen Nasenlöchern schreien, weil durch die Kehlblasen der entweichenden Lust Raum geschafft werde. Meinen Beobachtungen nach schreien die Frösche, Männchen wie Weibchen, in der Regel mit geschlossenem Munde, obgleich die Möglichkeit, dass sie es auch mit offenem thun können, nicht abzulügen ist, und ich dies in der That bei Vivisectionen als Aeusserung heftigen Schmerzes beobachtet habe. Der gewöhnliche Hergang ist jedoch folgender: sie schliessen die Nasenlöcher, treiben durch den Druck der Bauchpresse die Luft durch die Stimmlade in die Mundhöhle und erweitern diese allmälig durch Herabziehen der Kehle; gleichzeitig treten bei den Männchen die Kehlblasen hervor; hat die Kehle ihren tiefsten Stand erreicht, so öffnen sie auf einen Augenblick die Nasenlöcher, schliessen dieselben gleich wieder und inspiriren, worauf der Vorgang sich wiederholt. Ueber die Entstehung der rasch auf einander folgenden Stösse, welche den eigenthümlichen Charakter der Froschstimme bedingen, hat mir der Zufall Aufklärung gegeben. Bei den Experimenten über das Verhalten der Stimmlade während der Respiration ereignete es sich einige Male, dass Frösche mit abgeschnittenem Schädel und ausgeschnittener Zunge ein lautes Geschrei ausstiessen, dem ganz ähnlich, wie man es gewöhnlich von ihnen hört. Dabei öffnete und schloss sich abwechselnd der Aditus laryngis mit grosser Geschwindigkeit, während die Bauchmuskeln sich contrahirten. Die Palpitationen der Zunge sind also völlig überflüssig zur Erklärung dieser Stösse. Nach dem, was über die gewöhnliche Respiration gesagt ist, scheint ein grosser Theil des Muskelapparats, mit welchem die Stimmlade des Frosches ausgerüstet ist, allein der Stimmbildung zu dienen; nur bei der Stimmbildung ist Verengerung der Glottis mit gleichzeitiger Oeffnung des Aditus nothwendig; dass aber in der That

die Glottis sich beim Schreien verengt, kann man bei Vivisectionen beobachten. Die Kehlblasen der männlichen Frösche, die besonders von Swammerdamm und von Camper beschrieben worden sind, dienen nach Johannes Müller nicht mit zur Erzeugung der Stimme, da an ihren Einmündungsstellen in die Mundhöhle sich nichts befindet, was leicht in Schwingungen versetzt werden kann. Sie wirken nur erweiternd und formverändernd auf das Ansatzrohr des eigentlich stimmgebildenden Apparats.

Campers kleinere Schriften, übersetzt von Herbell, 1. Bd. Leipzig 1784.
S. 141—148.

IV.

Ueber die Störungen des Respirationsmechanismus nach Durchschneidung der Nervi vagi.

Man kann die Nervi vagi des Frosches an zwei Stellen ohne bedeutende Verletzung durchschneiden, einmal nahe ihrem Austritt aus dem Schädel zwischen diesem und der Suprascapula, wie es schon Jacobson empfohlen hat und dann, indem man mehr von der Seite aus in die Tiefe dringt. Nach der ersten Methode kann man diese Operation ohne allen Blutverlust ausführen, aber fast nie die oberen Kehlkopfsnerven isolirt durchschneiden; ich habe daher bei Anstellung der nachfolgenden Experimente mich grösstentheils der 2ten Methode bedient. Man bildet einige Linien hinter dem Trommelfell, unterhalb des parallel der Mittellinie des Körpers verlaufenden warzigen Hautstreifens mit der Pincette eine Hautfalte, schneidet diese ein und verlängert vorsichtig den Schritt nach unten, bis der grössere Ast der Hautarterie und die derselben begleitende Vene sichtbar werden, unterbindet beide und setzt den Schnitt noch eine Strecke weit schräg nach der Kehle hin fort. Ein Assistent zieht nun mit einem Haken den Unterkiefer ab, worauf man den Levator seapul. inf. Volkmann zu Gesichte bekommt; hat man diesen durchschnitten, so überblickt man in der Tiefe die grossen Gefäss und Nerven, eingehüllt in einen grossen Lymphraum, welchen man vorsichtig einschneidet, wobei oft sehr grosse Lymphquantitäten entleert werden. Dem Schädel zunächst steigt der Ramus lingualis nervi vagi im Bogen zur Kehle auf und

berührt dabei meist die äussere Seite der Carotidendrüse, dann kommt die grosse der Ven. jugular. intern. entsprechende Vene und meist von ihr bedeckt die Hautarterie mit den durch sie getrennten Ram. laryng. sup. und intestinal. nervi vagi, am weitesten nach hinten der Hypoglossus, der ebenfalls im Bogen zur Kehle aufsteigt und sich dabei nach Innen von der Carotidendrüse und dem Ram. lingual. hält. Die Hauptschwierigkeit liegt nun darin, ohne Verletzung der Gefässse die Nerven zu isoliren, was am besten mit einer feinen Pincette geschieht. Die Hautwunden wurden nach der Operation durch Nähte geschlossen, die Frösche in Gefässse gesetzt, die so weit mit Wasser gefüllt waren, dass Kopf und Rücken der Thiere daraus hervorragten und das Wasser täglich erneuert.

Es zerfallen nun die Experimente 1) in solche, bei welchen nur die oberen Kehlkopfsnerven, 2) in solche, bei welchen die Intestinaläste unter dem Abgange der eben genannten Nerven, 3) in solche, bei denen sowohl die oberen Kehlkopfsnerven als die Intestinaläste durchschnitten wurden.

Die Durchschneidung der oberen Kehlkopfsnerven war in keinem Fall von bemerkenswerthen Folgen begleitet; von 10 Fröschen, an denen diese Operation gemacht worden war, starben 6 nach 4 Wochen, 2 nach 14 Tagen, 1 nach 8, 1 nach einem Tage, während von 10 andern bis auf die Nervendurchschneidung ebenso behandelten 4 sechs Wochen, 3 drei Wochen, 1 zwei Tage, 2 einen Tag lebten. Da die Experimente im Sommer angestellt wurden, in welcher Jahreszeit bekanntlich gefangen gehaltene Frösche oft rasch zu Grunde gehen, so darf ein frühzeitiger Tod nicht ohne Weiteres als Folge der Operation angesehen werden. Die Fähigkeit zu schreien, verloren die Frösche nach Durchschneidung der oberen Kehlkopfsnerven nicht.

Wurden die Eingeweideäste unterhalb der oberen Kehlkopfsnerven durchschnitten, so war der Erfolg ein sehr verschiedener. Ich will mit Beschreibung der Fälle beginnen, welche die auffallendsten Erscheinungen darboten, Erscheinungen, die mich überhaupt erst veranlassten, über die Organe und den Mechanismus der Respiration des Frosches Untersuchungen anzustellen. Gleich nach

Durchschneidung der Nerven trat eine bedeutende Verminderung der Zahl der Respirationsbewegungen ein, die Inspirationen waren von heftiger Erhebung des Kopfes begleitet, Kehle und Nasenlöcher verharrten länger als gewöhnlich im contrahirten Zustande, die Exspirationen dagegen waren sehr wenig ausgesprochen. Bei fortgesetztem Respiriren nahm der Unterleib immer mehr an Umfang zu und wurde in einigen Fällen bis zur Form einer prall gespannten Blase ausgedehnt. Diese Anschwellung nahm von Zeit zu Zeit, wenn sie einen bestimmten Grad erreicht hatte, plötzlich ab, worauf der Frosch von Neuem sich aufzupumpen begann. Ich habe solche Frösche wie mit Luft gefüllte Blasen auf dem Wasserschwimmen sehen. Dreimal wurde ein Vorfall von Eingeweiden durch den After beobachtet, der vorfallende Theil war einmal ein Stück Darm, das andere Mal die Kloake, das dritte Mal die Harnblase und ein Stück Ovarium. Dieser letzte Fall verdient wegen eigenthümlicher Complication der Erscheinungen eine besondere Erwähnung. Als nämlich die in Form einer gespannten Blase aus dem After hervortretenden Theile mit einer Nadel angestochen wurden, entwich eine Menge Luft und der angeschwollene Unterleib fiel sofort zusammen; dasselbe Schauspiel wiederholte sich nun, wenn der Frosch sich bis zu einem bestimmten Grade aufgepumpt hatte. Bei vorsichtiger Eröffnung der Bauchhöhle des lebenden Thieres wurden die Lungen collabirt gefunden und auch trotz fortgesetzter Inspirationsbewegungen immer nur ein wenig ausgedehnt, wobei die Luft mit Geräusch aus einem Riss entwich. Dieser Riss war offenbar durch übermässige Ausdehnung der Lungen entstanden, und hatte die in die Bauchhöhle geströmte Luft einen Ausweg durch die Stichöffnung in den vorgefallenen Theilen gefunden. Dass diese Oeffnung nur bei einer gewissen Ausdehnung der Theile wegsam wurde, erklärt das abwechselnde Anschwellen und Zusammenfallen des Thieres. Die hier gegebene Erklärung setzt voraus, dass die Lungen es seien, welche die Anschwellung des Abdomens bedingen; hiervon kann man sich in der That leicht überzeugen, wenn man lebenden der Art aufgepumpten Fröschen vorsichtig die Bauchhöhle eröffnet, worauf dann dieselben als auf das äusserste gespannte Blasen hervortreten; auch nach spontan

erfolgtem Tode bleibt öfters die Anschwellung bestehen und man kann in solchen Fällen ebenfalls die enorme Ausdehnung der Lungen nachweisen. Meistens waren es Weibchen mit viel Eiern im Leib, bei welchen die Erscheinungen in so bedeutender Intensität auftraten, doch habe ich sie in demselben Grade auch bei männlichen Fröschen beobachtet; so war es z. B. ein Männchen, welches sich ein Stück Darm zum After herauspresste.

Weit häufiger sind die beschriebenen Folgen der Operation weniger heftig. Die Zahl der Respirationsbewegungen nimmt ebenfalls gleich nach der Operation ab, oft sitzen die Thiere mit eingezogener Kehle und geschlossenen Nasenlöchern eine Zeit lang ruhig da, respiriren sie dann wieder, so heben sie den Kopf bei der Inspiration und schwollen allmälig an, jedoch erreicht die Anschwellung keinen so hohen Grad wie in den vorhin beschriebenen Fällen und verschwindet oft fast oder ganz, wenn die Thiere ruhig sich selbst überlassen werden; reizt man dieselben dagegen, so stellt sie sich zugleich mit der Veränderung der Inspirationsbewegungen wieder ein. Auch die Exspirationen gehen, wenn das Thier ruhig dasitzt, wie gewöhnlich von Statten, reizt man dasselbe, so werden sie energischer, und man sieht die Bauchmuskeln sich in einer viel bedeutenderen Ausdehnung contrahiren als normal, ohne dass es ihnen gelingt, die Luft genügend auszupressen. Auch hier tritt, wenn die Ausdehnung einen gewissen Grad erreicht hat, öfters in ganz regelmässigen Zwischenräumen eine plötzliche Abnahme derselben ein. In einigen Fällen beobachtete ich, dass Frösche zwar gleich nach der Operation anschwollen, die Anschwellung sich aber verlor und nicht wiederkehrte, während sie bei anderen umgekehrt sich erst einige Tage nach der Operation einstellte. So wohl bei grösserer als geringerer Intensität der Erscheinungen kann man constatiren, dass der Aditus laryngis nicht bis zur normalen Weite geöffnet wird, ja einmal war die Oeffnung eine sehr kleine. Legt man auf die früher beschriebene Weise die Stimmritze frei, so überzeugt man sich, dass dieselbe nichts Abnormes darbietet, und namentlich in keiner Respirationsphase eine die Norm überschreitende Verengerung derselben stattfindet.

Endlich giebt es Fälle, in welchen die operirten Thiere nichts

von den beschriebenen Erscheinungen zeigen; die Zahl der Respirationen nimmt gleich nach derselben kaum ab, meist sogar zu, wie es bei Fröschen der Fall ist, welche bis auf die Nervendurchschniedung in völlig gleicher Weise behandelt worden sind; auch in der Folge weicht die Respirationszahl ebensowenig als die Respirationsbewegungen von der Norm ab, es tritt keine Anschwellung des Unterleibes ein, die Oeffnung des Aditus laryngis ist von normaler oder fast normaler Weite.

Ich habe die in Rede stehende Operation 45 Mal angestellt, davon waren 8 Fälle von der ersten, 9 von der letzten, die übrigen von der zweiten Art des Erfolges begleitet. Von den 8 Fröschen, welche die ausgeprägtesten Störungen zeigten, wurden 4 bis zu ihrem natürlichen Tode aufbewahrt; der mit dem Darmvorfall behaftete starb nach 6 Tagen, ein anderer nach 7, ein dritter nach 8, der letzte nach 20 Tagen. Bei den übrigen schwankte die Lebensdauer von 6 Tagen bis zu 4 Wochen, im Winter wurde die Operation durchschnittlich länger überlebt als im Sommer, doch habe ich auch in dieser Jahreszeit Frösche 4 Wochen lang nach derselben am Leben erhalten. Jacobson durchschnitt 5 Fröschen die Vagi zwischen Schädel und Suprascapula und sah zwei bis zum 5ten, zwei bis zum 7ten, einen bis zum 8ten Tage leben; es war jedoch bei diesen Experimenten nicht darauf Rücksicht genommen, ob die oberen Kehlkopfsnerven mit durchschnitten wurden oder nicht, nach meinen Erfahrungen über diese Operationsmethode wurden sie nicht geschont.

Wenden wir uns nun zur Erklärung der mitgetheilten Beobachtungen, so ist nochmals hervorzuheben, dass die Anschwellung des Unterleibes bedingt wird durch übermässige Ausdehnung der Lungen mit Luft, dass also die hier beschriebenen Fälle nichts gemein haben mit denen, in welchen Panizza nach Verschluss des Aditus laryngis und Schiff nach Unterbindung der Lungen eine Anfüllung der Därme mit Luft fanden. Zieht man die Unterschiede im Respirationsmechanismus der höheren Wirbelthiere und des Frosches in Betracht, so kann man wohl sagen, man habe es mit einer Art Lungenemphysem des Frosches zu thun. In den extremsten Fällen könnte man leicht eine evidente Bestätigung der

vor kurzer Zeit von Budge über die Function des Vagus aufgestellten Theorie finden, allein diese Ansicht muss sofort fallen gelassen werden, wenn wir auf die Fälle zweiter Art Rücksicht nehmen, in denen man gerade oft sehr energische Exspirationsbewegungen beobachtet. Die Fälle dritter Art endlich beweisen, dass es sich überhaupt hier um keine Hemmung einer Bewegung handelt, welche reflectorisch vom Vagus angeregt wird, denn sonst müsste sich dieselbe in jedem Falle äussern. Dieselbe Ueberlegung schliesst die Erklärung aus, dass die Erscheinungen allein abhängig seien von der Aufhebung des durch die glatten Muskelfasern bedingten Contractionsvermögens der Lungen; wir werden vielmehr durch eine grössere Reihe von Experimenten zu der Ueberzeugung gebracht, dass die Folgen der Operation abhängig sind von Bedingungen, welche bei verschiedenen Individuen nicht dieselben sind. Dass ein Hinderniss für das Entweichen der Luft bei der Exspiration da sein muss, beweisen die in vielen Fällen bemerkbaren, nur von geringem Erfolge begleiteten Exspirationsanstrengungen, auf den Aditus laryngis als Sitz des Hindernisses deuten die oben mitgetheilten Beobachtungen. Zu einer, wie ich glaube, befriedigenden Erklärung gelangt man durch genaue Berücksichtigung des Respirationsmechanismus. Es geht, wie oben gezeigt wurde, einer Inspiration jedesmal nur durch ein sehr kleines Zeittheilchen getrennt eine Expiration vorher, sind nun die den Aditus laryngis öffnenden Kräfte bedeutend geschwächt, so wird durch die engere Oeffnung desselben die gewöhnliche Luftquantität nicht ausströmen können, ehe durch die Kehle neue Luft eingepresst wird. Offenbar ist die Inspiration im Vortheile gegen die Expiration, da der Kehle für das Lufteinpressen mehr Zeit gegeben ist als den Bauchmuskeln für das Auspressen, dass aber trotzdem der Frosch häufig nicht die gewöhnliche Luftquantität durch den unter der normalen Weite geöffneten Aditus in die Lungen drücken kann, folgt aus der oft zu beobachtenden Thatsache, dass während der Hebung der Kehle die Luft den Widerstand des die Nasenlöcher schliessenden Mechanismus überwindet und ein Theil derselben unter knackendem Geräusch entweicht. Hat nun allmälig die in den Lungen sich häufende Luft einen bestimmten Spannungsgrad er-

reicht, so wird sie das Hinderniss, welches in der zu geringen Oeffnung des Aditus liegt, durch grössere Ausströmungsgeschwindigkeit beseitigen und man wird eine plötzliche Abnahme der Anschwellung des Unterleibes bemerken. Dass Lähmung der glatten Muskelfasern der Lungen dazu beiträgt, die Exspirationskraft zu schwächen, ist wahrscheinlich, auch ist es nicht ohne Bedeutung, dass Weibchen, deren Bauchmuskeln durch die den Leib füllenden Eier an energetischer Wirkung bei der Expiration verhindert werden, am häufigsten die Erscheinungen in besonders hohem Grade zeigen. Die Verschiedenheit des Erfolges der Operation hängt aber nach dem bisher Gesagten wesentlich ab von der verschiedenen Vertheilung der Nerven zu den Kehlkopfsmuskeln, je mehr durch die Nervendurchschneidung die den Aditus laryngis öffnenden Kräfte geschwächt sind, um so deutlicher werden die besprochenen Störungen im Respirationsmechanismus hervortreten.

Die mitgetheilten Experimente sind noch in einer anderen Beziehung von Interesse, sie zeigen nämlich, dass im Gegensatz zu der für die höheren Thiere gelgenden Annahme die Respirationsbewegungen beim Frosch von Erregung der peripherischen Vagusenden unabhängig sind. Ist der Kehlkopfmechanismus nicht wesentlich gestört, so erfolgt keine Abnahme in der Zahl der Respirationen, wohl aber ist eine solche im entgegengesetzten Fall zu beobachten. Danach ist also die Angabe Moreau's, dass beim Frosch nach Durchschneidung der Vagi keine Änderung in der Zahl der Respirationen eintrete, zu modifiziren. Die älteren Experimente von Treviranus über diesen Gegenstand sind ganz unbrauchbar, weil derselbe gleichzeitig mit den Nerv. vagis auch die Hypoglossi durchschnitt und dadurch einen Theil der Kehlmuskeln lähmte.

Durchschneidet man endlich nicht nur die Intestinaläste unterhalb des Abganges der oberen Kehlkopfsnerven, sondern auch die letzteren, so fällt der Frosch während der Operation meist bedeutend zusammen und kann auch, weil eine Oeffnung des Aditus laryngis nun nicht mehr möglich ist, seine Lungen nicht mehr mit Luft anfüllen. Völliges Aussetzen der Respiration wechselt mit gewaltigen Anstrengungen ab, bei jeder Inspiration werden, wie

auch Schiff l. c. S. 458 von Fröschen mittheilt, denen er die Vagi extrahirt hatte, die Trommelfelle stark nach Aussen gewölbt, die Augen etwas nach oben getrieben und die Gesichtstheile zwischen Nasenlöchern und Trommelfellen hervorgedrängt, dabei wird oft der Kopf in die Höhe gehoben und zuweilen das Maul, wie um Luft zu schnappen, weit geöffnet. Die in der Mundhöhle bei der Inspiration stark zusammengepresste Luft entweicht durch die gewaltsam geöffneten Nasenlöcher, Eindringen in die Gedärme habe ich unter 20 Fällen nur zweimal beobachtet. Die Exspirationsbewegungen der Bauchmuskeln sind deutlich wahrzunehmen. Die Lebensdauer solcher nur mit der Haut athmender Frösche ist, wie schon in dem Capitel über Hautrespiration besprochen wurde, nach den Jahreszeiten sehr verschieden; eigentlich passt die eben gegebene Schilderung des Verhaltens solcher Thiere vollkommen, nur auf die im Sommer operirten, welche rasch zu Grunde gehen, im Winter, wo die Hautrespiration längere Zeit das Leben zu fristen vermag, sind die Erscheinungen, welche mit dem Gefühl des Luftmangels zusammenhängen, in viel geringerem Grade, oft gar nicht zu bemerken.

Bei den im Sommer angestellten Experimenten hatte ich Gelegenheit, das Verhalten des Herzens bei der Erstickung zu beobachten, über welches, namentlich ehe man eine genauere Kenntniss von der Hautrespiration hatte, mehrfach irrite Ansichten ausgesprochen worden sind. Ich will hier nur einer Aeusserung von Johannes Müller gedenken, weil Schiff in seinen Arbeiten über Herzbewegung dieselbe bei der Beweisführung, dass die Vagi die motorischen Herznerven seien, benützt. Johannes Müller sagt an dem unten angeführten Ort: „bei den kaltblütigen Thieren ist dieser Einfluss des Athmens oder des hellrothen Blutes auf das Herz viel geringer, denn ich habe Frösche, denen ich die Lungen unterbunden und abgeschnitten hatte, noch 30 Stunden bei andauernder Thätigkeit des Herzens fortleben sehen. Da nun aber Frösche nach der Zerstörung des Gehirns und Rückenmarks schneller die Kraft des Herzens verlieren (in 6 Stunden hören die Contractionen auf), so folgt hieraus, dass die Frösche nach dem Abschneiden der Lungen entweder durch die Haut das Athmen eini-

germaassen ersetzen können, oder dass sehr wahrscheinlich das Gehirn und Rückenmark viel nöthiger sind zur Unterhaltung der Bewegungen des Herzens als das Athmen selbst; denn Frösche leben, wenn sie weder mit den Lungen noch mit der Haut athmen können, in reinem Wasserstoffgas doch noch über 12 Stunden, wie ich selbst sah. Es könnte sogar die endliche Unterbrechung der Herzthätigkeit grösstentheils auch von der Veränderung des Nervensystems herrühren, die erfolgt, wenn es kein hellrothes Blut mehr empfängt." Nun hat aber schon Marchand gezeigt, dass Müller's Versuche über das Athmen in Wasserstoffgas nicht fehlerfrei seien, dass vielmehr Frösche in diesem Gase, wenn es vollkommen sauerstofffrei ist, nur $\frac{1}{2}$, höchstens 1 Stunde leben. Bei den 10 Fröschen, denen ich die oberen Kehlkopfsnerven und die Eingeweideäste des Vagus unterhalb des Abganges derselben durchschnitten hatte, nachdem vorher der stärkere Hautast jeder Hautarterie unterbunden war, wurde gleich, nachdem die Thiere aufgehört hatten spontane Bewegungen zu machen und auf Reize zu reagiren, das Verhalten des Herzens untersucht. Jedesmal wurde der Ventrikel stillstehend und stark ausgedehnt gefunden, in einigen Fällen zeigten die Vorhöfe noch seltene Pulsationen, in einigen nur der rechte Vorhof, in allen pulsirten noch die Hohlvenen. Einige Zeit nach Eröffnung der Bauchhöhle fing auch der Ventrikel wieder langsam zu schlagen an, nur einmal verharrte er in der anfänglichen Regungslosigkeit. Dass der Stillstand des Herzens bei diesen Experimenten nicht von der Durchschneidung der Vagi als motorischer Herznerven abhängig war, ist dadurch bewiesen, dass, wie oben gezeigt wurde, Frösche, denen die Vagi mit Schonung der oberen Kehlkopfsnerven durchschnitten waren, wochenlang, im Winter aber, selbst wenn diese mit durchschnitten waren, 27 Tage fortlebten, wenn nur die Hautathmung erhalten blieb. Was die starke Ausdehnung des Ventrikels betrifft, so war dieselbe offenbar dadurch bedingt, dass die länger sich bewegenden Vorhöfe das Blut in denselben einpressten. Es steht also auch bei den Fröschen die Herzbewegung unter dem Einfluss der Respiration, wenn auch dieselbe wie alle Functionen dieses Thieres namentlich im Winter noch bei sehr bedeutenden Respirationsstörungen eine Zeit fortduern kann.

- Budde, Ueber den Einfluss der Reizung des N. vagus auf das Athemhölen.
Virchow's Archiv Bd. XVI.
- Moreau's Experimente sind angeführt in Cl. Bernard, *Leçons sur la physiologie et la pathologie du système nerveux*. Tome II. Paris 1858. S. 395.
- G. R. Treviranus und L. C. Treviranus, *Vermischte Schriften anatomischen und physiologischen Inhalts*. Bd. I. Göttingen 1816. S. 105 u. 106.
- Johannes Müller, *Physiologie*. 3. Auflage. 1ter Band. S. 189.
- Marchand, Ueber die Respiration der Frösche. Erdmann's und Marchand's Journal für praktische Chemie. Bd. 33. Leipzig 1844.

Erklärung der Abbildungen.

- Fig. 1 stellt eine Stimmlade dar von der Bauchfläche des Frosches aus betrachtet, deren vordere dünne knorpelige Wand entfernt ist. 1 Die Stimmbänder. 2 Die vorspringenden vorderen Ecken der Giesskannenknorpel. 3 Die geilenkopfartigen, in die Stimmladenhöhle vorspringenden Fortsätze an der Unterfläche dieser Knorpel. 4 Das Zungenbein. 5 Der vordere, den Giesskannenknorpeln eng anliegende Theil des Ringknorpels. 6 Der hintere spitze Fortsatz dieses Knorpels.
- Fig. 2 stellt in etwa $3\frac{1}{2}$ maliger Vergrösserung einen durch die Mitte einer Stimmlade geführten Querschnitt dar. 1 Die Schleimhaut. 2 Die Stimmladenmuskulatur. 3 Durchschnitt der Giesskannenknorpel. 4 Durchschnitt des Ringknorpels. 5 Durchschnitt des hinteren Zungenbeinhorns. 6 Stimmbänder. 7 Die Membran, welche den Ringknorpel mit dem entsprechenden Giesskannenknorpel vereinigt.

