

Fig. 11. Stück eines durch Salzsäure extrahirten Zahnknorpels vom Erwachsenen in der Nähe der Pulpahöhle. a Zahnröhren. b Grundsubstanz. c Starke Fasern (Zahnfasern, Kölliker, Hertz — Zahnscheiden, Neumann, Waldeyer). d Centraler Inhalt derselben (Zahnfasern nach Neumann und Waldeyer).

Fig. 12. a Zahnfasern aus der Nähe der Pulpahöhle und b von der Peripherie des Zahnbeins in der Nähe des Schmelzes. c Eine allmählich sich zuspitzende Faser durch Erweichung des Zahnbeins mittelst Kali chloricum und Salpetersäure nach vorherigem Kochen mit Kalilauge dargestellt.

XXI.

Ueber die Beziehungen der Medulla oblongata zu den Athembewegungen bei Fröschen.

Von Prof. v. Wittich in Königsberg i. Pr.

In dem zweiten Artikel seiner Studien über Athembewegungen spricht sich Rosenthal*) sehr viel bestimmter für die Automatie der Medulla oblongata aus, als früher und stützt sich dabei auf Versuche, deren Stichhaltigkeit und Beweiskraft jedoch zum Theil steht und fällt mit der Annahme, dass Sauerstoffmangel, nicht Kohlensäure-Ueberschuss des der Medulla oblongata zufließenden Blutes den centralen Erreger für die Athembewegungen abgibt. Dass aber diese Annahme nicht unzweifelhaft dastehe, lehren uns ausser den früheren Controversen Traube's u. A. von Neuem die Angaben Thiry's**), der auf eigene Versuche gestützt gerade zu der entgegengesetzten Ansicht kommt, dass nämlich die Kohlensäure den Reiz für die Athembewegungen abgebe. Hat Thiry recht (und der Umstand, dass er selbst die Fehlerquelle aufdeckt, durch welche Rosenthal und W. Müller zu entgegengesetzten Resultaten kamen, spricht sehr dafür), dann bedürfen Rosenthal's Versuche, welche Sauerstoffverarmung des Hirnbluts durch

*) Du Bois und Reichert's Archiv. 1865.

**) L. Thiry, Des causes des mouvements respiratoires et de la dyspnée. Recueil des travaux de la Société méd. allmd. Paris, 1865. p. 71 ff.

Unterbindung der Carotiden und Vertebralen erzeugten, wohl noch einer anderen Deutung, als sie von ihm selbst erfuhren. Wohl lassen sich, glaube ich, die bei vorher durch Sauerstoffüberladung apnoetisch gemachten Thieren, eintretenden und sich bis zur Dyspnoe steigenden Athembewegungen nach Abschluss der Blutzufuhr zum Gehirn, einmal in die Kategorie der allgemeinen Reflexkrämpfe bringen. Treten sie der Zeit nach früher als die in anderen Körpertheilen auf, so hat das nichts auffälliges, da doch auch andere Thatsachen dafür sprechen, dass wir es bei den Athembewegungen mit einem Reflexmechanismus zu thun haben, der durch sehr viel schwächere Reize bereits erregt wird, als die übrigen. Sehen wir doch Ohnmächtige oder Anästhesirte oft genug periphere Erregung durch Besprengen mit kaltem Wasser, Vorhalten stark riechender Substanzen zunächst mit Respirationsbewegungen beantworten; während sonst alle übrigen Theile unbeweglich bleiben. Nehmen wir aber auch mit Rosenthal an, dass wirklich der Sauerstoffmangel den Athmungsreiz abgebe und räumen vorläufig ein, dass Unterbindung der Hirnarterien gerade durch die mangelhafte Zufuhr sauerstoffhaltigen Blutes zur Medulla oblongata als Reiz auf letztere wirke, so ist der Schluss, dass auch während des normalen Lebens die Athembewegungen durch dasselbe Moment d. h. durch Reizung des Markes durch die chemische Beschaffenheit des Blutes ausgelöst werden, ein durchaus gewagter. Man kann, wie ich später zu zeigen gedenke, Frösche fast vollkommen apnoetisch machen, und beobachten, dass jede mechanische oder chemische Erregung der freigelegten Medulla oblongata durch eine Reihe sehr energischer oft verschieden dyspnoetischer Athembewegungen beantwortet wird, gewiss aber nicht den Schluss daraus ziehen, dass gleiche Reize unter normalen Verhältnissen die Athembewegungen bedingen. Mag daher auch im Verlaufe mangelhafter Blutzufuhr zur Medulla, sei es durch Sauerstoffmangel, sei es durch eine in Folge jener ja wohl nothwendigen Kohlensäure-Anhäufung in den Geweben ein vorher apnoetisches Thier, wieder anfangen zu respiriren, beweisend für die automatische Wirksamkeit der Medulla oblongata ist dieser Erfolg in keiner Weise, bleibt doch zunächst die Annahme durchaus gerechtfertigt, dass unter jenen Bedingungen ein durchaus abnormer Reiz auf dieselbe wirke. Ebenso wie die allgemeinen Reflexkrämpfe, so verdanken hier die krampf-

haften Athembewegungen abnormen Verhältnissen in der Circulation in der Medulla ihre Entstehung.

Es ist ferner nicht zu vergessen, dass dieselben Bedingungen, die auf das verlängerte Mark und durch dieses auf die Athemmuskelnerven reizend wirken, sich auch in der Bahn des regulatorischen Herznervensystems geltend machen. Traube, Thiry und Landois *) haben gezeigt, dass die Ueberladung des Blutes mit Kohlensäure (durch Respirationsbehinderung) Verlangsamung der Herzthätigkeit zur Folge hat, und dass dieselbe ausbleibt, wenn man die Vagi vorher durchschneidet. Aus Landois **) Mittheilungen erfahren wir ferner, dass Anämie der Medulla oblongata den gleichen Effekt hat; auch hier wirkt die Blutentziehung als ein Reiz auf das Vaguscentrum, sei es nun durch Sauerstoffmangel oder durch Kohlensäure-Anhäufung. Die aber hierdurch in erster Reihe eintretende Verlangsamung der Herzschläge wird nothwendiger Weise auch Stauung kohlensäurereichen Blutes in den Lungencapillaren nach sich ziehen und kann so durch Steigerung des peripheren Reizes eine erhöhte Reflexthätigkeit der Athemmuskeln bedingen. Aber selbst wenn nach Landois's eigener Angabe die Verlangsamung nur eine schnell vorübergehende ist, sehr bald einer Beschleunigung Platz macht, so finden wir doch, wie bereits Kussmaul angibt, bei Thieren, die in Folge der Hirnanämie (nach Unterbindung der Kopfarterien) zu Grunde gingen, nicht nur meistens eine sehr bestimmt ausgesprochene Ueberfüllung der Hirnvenen, sondern vor allem des rechten Herzens und der von ihm ausgehenden Lungenarterien***). Der pathologisch-anatomische Zustand der Lungen solcher Thiere, wie ihn Kussmaul schildert, bietet Haltpunkte genug zur Erklärung der während des Lebens vorhandenen Dyspnoe, ohne die Bedingungen derselben in den Zustand der Medulla oblongata zu verlegen. Die Lungen sind blutreich, sugillirt, häufig ödematös, nach öfter wiederholten Com-

*) Traube, Allgem. med. Central-Zeitung. 1863. — Thiry, Zeitschrift f. ration. Medic. 3te Reihe. Bd. 21. S. 17. — Landois, Allgem. med. Central-Zeitung. 1864.

**) Landois, Centralblatt f. d. med. Wissenschaften. 1865. S. 689.

***) Kussmaul und Tenner, Untersuchungen über Ursprung und Wesen der fallsuchtartigen Zuckungen bei der Verblutung u. s. w. in Moleschott's Untersuchungen zur Naturlehre etc. Bd. III. S. 51 ff.

pressionsversuchen an einzelnen Stellen hepatisirt (Kussmaul). Zu den gewiss nicht wirkungslosen Störungen im Lungenkreislauf, von denen wir wohl berechtigt sind anzunehmen, dass sie reizend auf die peripheren Nervenbahnen der Lunge wirken, kommt ferner, dass während der durch Hirnanämie bewirkten allgemeinen Krampfanfälle, Spasmus glottidis eintritt (Kussmaul a. a. O. S. 53), in Folge dessen gänzliche Sistirung der Athmung während, Dyspnoe unmittelbar nach Ablauf des Krampfs. Und zwar darf nicht unberücksichtigt bleiben, dass Reizung der Medulla oblongata, ganz gleichgültig ob durch Sauerstoff-Entziehung oder Kohlensäure-Anhäufung nach Verschluss der Kopfarterien auch die centralen Theile der Nerven erregt, welche die Glottisverengerer innerviren, dass also sehr wohl primär Spasmus glottidis eintreten und dieser die Dyspnoe bedingen kann.

Gegenüber den sehr bestimmten Angaben Rosenthal's und Kussmaul's, welcher letzterer zwar nie von einer durch Hirnanämie erfolgenden Dyspnoe spricht, dessen Schilderung der Respiration so operirter Thiere es jedoch wohl unzweifelhaft lässt, dass auch sie dyspnoetisch zu nennen waren, ist es auffallend, dass Thiry*), der gleichfalls die Unterbindung der Kopfschlagadern ausführte mit grösster Bestimmtheit das Eintreten irgend welcher dyspnoetischer Erscheinungen leugnet. Wohl ist es bei sehr heftigen allgemeinen Reflexkrämpfen und in Folge der sehr schnell eintretenden Asphyxie oft schwer zu entscheiden, ob Dyspnoe vorhanden oder nicht. Möglich dass Thiry nur so jäh verlaufende Fälle vor sich hatte, und dass sich hieraus die so abweichende Angabe erklärt. Wenn Thiry übrigens aber auch dann keine Dyspnoe eintreten sah, sobald er die Hirnanämie nicht durch

*) Thiry a. a. O. S. 64 sagt: Mais les mêmes expériences (Unterbindung der Hirnarterien) nous permettent ainsi de tirer des conséquences plus étendues à l'égard de la dyspnée. Supposons que le défaut d'oxygène du sang soit la cause de la dyspnée. S'il n'arrive pas de sang au cerveau, partant pas d'oxygène, nous serons en droit de supposer que, outre les autres phénomènes, la dyspnée du moins ne manquera pas. Or, nous avons vu que, pendant la ligature des artères céphaliques, il ne survient aucun symptôme qui puisse être attribué à la dyspnée. Une expérience analogue montre d'une manière plus frappant encore combien, les mouvements respiratoires sont indépendants de la quantité de sang qui va au cerveau et de son contenu en oxygène,

Verschluss der Kopfarterien, sondern der grossen Venen nahe dem Herzen bewirkte, so ist, wie er ja selbst sagt, der Erfolg nicht constant, d. h. nur wenn die Symptome der Anämie sich sehr langsam einstellen, sieht man die Thiere ganz allmählich asphyctisch werden ohne vorausgehende Dyspnoe. Mir stehen zwei hierher gehörende eigene Beobachtungen an Kaninchen zu Gebote, in denen ich nach einer Angabe Ludwig's und Thiry's *) die Anämie durch Unterbindung der durch einen Bauchschnitt freigelegten Vena portae bewirkte. In dem ersten Falle, den ich in anderer Absicht (nicht um den Effekt der Operation auf die Athmung zu beobachten) machte, trat die Anämie ungemein langsam, der Tod unter im Ganzen schwachen convulsiven Erscheinungen, so viel ich mich besinne aber auch ohne alle vorhergehende Dyspnoe ein. Der andere Fall dagegen, in dem ich nur mit Rücksicht auf die Athmung experimentirte, verlief ganz anders, es stellten sich sehr schnell, nach wenigen Secunden, stürmische Convulsionen und mit ihnen ganz unzweifelhafte Dyspnoe ein, während welcher das Thier unter lebhaftester Betheiligung aller Brust-, Hals- und Kopfmuskeln athmete. Die Inconstanz dieser Versuche erklärt sich, wie ich glaube daraus, dass wie Kussmaul **) bereits bemerkt, alle jene stürmischen Erscheinungen nur erfolgen, wenn die Anämie sehr schnell eintritt, ausbleiben, wenn bei langsam sich einschleichender Blutleere, die Centraltheile des Nervensystems eben so allmählich ihre Erregbarkeit einbüssen, bevor noch der Mangel ernährungsfähigen Blutes auf dieselben als Reiz wirken konnte.

Tritt aber auch bei diesen Versuchen Dyspnoe ein, so beweisen sie gewiss nichts für Rosenthal's Theorie; denn hier handelt es sich nicht nur um eine Hirnanämie, das ganze arterielle Flussbette entleert sich fast seines Inhalts, während die venösen Bahnen des Abdomens voll Blut strotzen und wohl mag das auch in den Lungengefässen nothwendig stockende kohlensäurereiche Blut als ein sehr intensiver peripherer Reiz auf die Nerven der Lunge wirken.

Aus Allem glaube ich den Schluss ziehen zu können, dass die mit Hirnanämie eintretenden Athmungserscheinungen nicht so

*) Ueber den Einfluss des Halsmarks auf den Blutstrom. Sitzungsber. der k. k. Academ. der Wissenschaft. zu Wien. Bd. 49. S. 33.

**) a. a. O. S. 118.

einfach zu deuten sind, wie Rosenthal glaubt, dass durch sie eine Reihe causaler Momente gegeben werden, deren jedes einzeln die erfolgende Dyspnoe erklären kann, dass sie daher wenig geeignet sind Rosenthal's Theorie zu stützen.

In dem zweiten Theile seiner Mittheilungen wendet sich Rosenthal gegen die Beweiskräftigkeit der Versuche Rach's. Ich habe die Mehrzahl der letzteren selbst gesehen, und muss gestehen, dass obwohl die Schwierigkeit ihrer Ausführung, die durch den excessiven Blutverlust sehr bald eintretende Erschöpfung der Versuchsthiere zu der äussersten Vorsicht in der Beurtheilung ihrer Resultate mahnten, mir doch das plötzliche athemlose Umsinken der Thiere nach Durchschneidung der letzten hinteren Wurzel wohl den von Rach gezogenen Schluss zu rechtfertigen schien, zumal die Abtrennung der einzelnen Wurzeln stets in Intervallen einiger Minuten vorgenommen und die Fortdauer der Athmung in den Zwischenzeiten constatirt wurde. Hatte der durch Eröffnung des Wirbelkanals herbeigeführte Blutverlust wohl die Thiere soweit erschöpft, dass alle Bewegungsfähigkeit und somit auch die Respiration sehr daniederlag, so war letztere nie ganz erloschen, die Durchschneidung der einzelnen Nervenwurzeln aber stets mit so geringer Blutung verknüpft, dass der momentane Erfolg kaum auf letztere zu schieben war. Rosenthal hat mit sehr viel vollkommenerer Technik, als sie dem Anfänger zu Gebote stand, die Versuche wiederholt, und ist zu ganz widersprechenden Resultaten gekommen; ich selbst kann seinen Beobachtungen keine neuen eigenen in derselben Art angestellte entgegensetzen. Nach Allem was ich aber selbst gesehen, leiden die Versuche an Warmblütern an einem grossen Uebelstand: das Eingreifende der Experimentation, der unter allen Umständen doch immer bedeutende Blutverlust (auch bei den durch Wasserentziehung anämisch gemachten Thieren ist der Blutverlust wenn auch absolut geringer, so doch relativ immer gross genug) gestattet nur eine zu kurze Beobachtungszeit, so dass es schwer wird zu entscheiden, wie viel von den Erscheinungen auf Rechnung der Durchschneidung bestimmter Nervenbahnen, wie viel auf die ja mit jeder Durchschneidung verbundene Reizung zu bringen ist. Ein Einschnitt in unsere Haut schmerzt uns, wenn er die Endausbreitungen eines Nerven trifft, der Schmerz überdauert aber noch lange den Eingriff, zum Theil

wohl, weil die Schnittfläche des Nerven von dem sich einlagernden extravasirten Blute fort und fort gereizt wird, ähnliches findet aber auch bei unseren Durchschneidungsversuchen an Thieren statt, nur kommt hier noch der Umstand hinzu, dass die freigelegte Schnittfläche der Luft ausgesetzt noch anderweitigen Veränderungen unterliegt. Handelt es sich weiter gar um Durchschneidung und damit verknüpfte Reizung centraler Theile des Nervensystems, so bleibt zu bedenken, dass diese meistens nicht eine einmalige Function, sondern eine grössere oder geringere Reihe zeitlich sich folgender Erscheinungen hervorrufen, die nicht selten den Anschein eines gewissen Typus gewähren. So, um nur eine jener Erscheinungen an Warmblüthern hier zu erwähnen, die so oft bald für (Rosenthal), bald gegen die Auffassung einer rein automatischen Function der Medulla oblongata angeführt worden ist, so sind die sogenannten Athembewegungen abgeschnittener Köpfe allein, wie ich glaube, auf Reizung der durchschnittenen Medulla zurückzuführen. Ich habe junge Katzen decapitirt und abgewartet, bis die Köpfe keinerlei Bewegungen machten; nach Rosenthal's Auffassung würde das erfolgen mit eintretender Lähmung der alles sauerstoffführenden Blutes beraubten Medulla oblongata, wie ja auch die voraufgehenden Athembewegungen der Köpfe dem Sauerstoffmangel des noch in ihr befindlichen Blutes ihre Entstehung verdanken. Dass diese Deutung jedoch nicht richtig, lehrt der weitere Erfolg: streut man nämlich auf die Schnittfläche der Medulla oblongata ein wenig Kochsalz, so treten jene Athembewegungen, d. h. rhythmisches Schliessen und Oeffnen des Mundes nicht selten wieder von Neuem anfangs schwächer, später immer energischer wieder ein; zuweilen erfolgt auch wohl allgemeiner Tetanus der Kopfmuskulatur. Frösche zeigen nach der Decapitation diese Kopf-Athembewegungen oft gar nicht, wohl aber gelingt es auch sie künstlich durch Reizung der Schnittfläche der Medulla oblongata (Kochsalz) zu provociren. Elektrische Reize, selbst wenn ich sie in minimaler Stärke anwendete, erwiesen sich mir bei diesen Versuchen als unbrauchbar, sobald sie zu wirken begannen, traten auch allgemeine tetanische Erscheinungen am Kopf auf, nie rhythmische Bewegungen, bewiesen aber doch dadurch, dass eine Lähmung der Medulla noch nicht erfolgte.

Dass Durchschneidung des verlängerten Marks stets auch mit

einer Reizung desselben verknüpft ist, wird man nicht fortleugnen können, und wenn weiter auch spätere Reizung jenes noch dieselben rhythmischen Bewegungen hervorruft, wird man auch meine Erklärung derselben gelten lassen müssen, so lange man nicht anderweitige Gründe gegen sie vorzubringen vermag.

Eine Reihe von Versuchen, die ich an Fröschen anstellte, und die jenen Uebelstand, einer zu kurzen Beobachtungszeit, zu umgehen gestatten, haben mich aber auch weiter gelehrt, dass wenigstens für diese Thiere Rosenthal's Theorie der Automatie der Medulla oblongata keine Gültigkeit hat.

Zwei Momente waren es, die mir bei der Anordnung meiner Versuche maassgebend waren; 1) die längst bekannte, aber von Goltz zuerst wenigstens für einen bestimmten Reflexmechanismus mit grösster Evidenz erwiesene Thatsache, dass alle, besonders die in gewissem Sinne typischen Reflexerscheinungen am reinsten nach Ausschluss aller Willensäusserungen zu Tage treten; 2) die schon von Regnault und Reisset gemachte Erfahrung, dass Frösche den völligen Ausschluss der Lungenathmung ziemlich gut, selbst wochenlang ertragen. Die erstere Absicht, Ausschluss der Willensfunctionen, habe ich, bevor mir Goltz's Verfahren bekannt wurde, dadurch erreicht, dass ich Frösche so decapitierte, dass der Schädel ohne den Unterkiefer durch einen Scheerenschnitt entfernt wurde, der dicht vor den beiden Trommelfellen geführt wurde, derselbe geht ziemlich genau durch die Grosshirnstiele, erhält also die Corpora quadrigemina und Medulla oblongata. So hergerichtete Thiere lassen sich unter passender Pflege und Fütterung sehr lange lebend erhalten. In einem Falle überlebte das Thier die Operation 21 Tage, in einem anderen einen vollen Monat. Bei der, nach Fortnahme des Oberkiefers, doch sehr beschränkten Lungenathmung spielt in diesen Fällen die Hautathmung eine sehr viel grössere Rolle, somit wird es mehr als sonst nothwendig, täglich für Erneuerung des Wassers und Reinigung ihres Käfigs zu sorgen, geschieht das nicht, so gehen sie leicht unter allgemeinen tetanischen Erscheinungen zu Grunde. So endete das eine der vorerwähnten Thiere, nachdem die Schnittwunde bereits völlig vernarbt zu sein schien. Ueber die Todesursache des anderen weiss ich nichts anzugeben. Um übrigens festzustellen, wie weit nach hinten man mit dem Schnitt gehen darf, um die Thiere möglichst lange zur

Beobachtung zu erhalten, habe ich eine Reihe von Versuchen so angestellt, dass ich nach vorsichtiger Entfernung der knöchernen und häutigen Schädeltheile verschieden grosse Theile des Hirns abtrug. Am leichtesten und augenscheinlich am längsten wurde Abtragung allein der Grosshirnlappen ertragen; die Thiere erholten sich bald von der Operation und athmeten dann mit grosser Regelmässigkeit.

Nach Durchschneidung der Hirnstiele bis dicht vor den Vierhügeln erhielten sich gleichfalls die rhythmischen Respirationsbewegungen.

Durchschneidung der Vierhügel selbst, so dass nur die Hälfte derselben stehen blieb, überlebte ein Thier im Ganzen 4 Tage, athmete aber während der Beobachtungszeit nur, wenn man es berührte, oder ihm Luft in die Lungen blies. Wurde der Schnitt jedoch so geführt, dass möglichst genau die Medulla oblongata allein erhalten blieb, so starben die Thiere sehr bald fort und athmeten weder spontan noch wenn man sie peripher erregte.

Ich bin weit entfernt, aus diesen Versuchen etwas anderes als für mich die Regel zu entnehmen, den Schnitt bei Abtragung des Gehirns nicht zu weit nach hinten zu führen, fast aber will es mir scheinen, als ob man das Centrum für die rhythmischen Athembewegungen beim Frosch nicht in der Medulla oblongata, sondern in den vor ihr gelegenen Theilen (*Corpora quadrigemina*) zu suchen hat.

Meine späteren Versuche habe ich nach Goltz's Methode, d. h. so ausgeführt, dass ich ohne Eröffnung des Schädeldaches durch ein durch letzteres gestossenes Messerchen die Grosshirnlappen zerschnitt. Natürlich hat diese Methode viel für sich, zumal sie von den Thieren noch viel besser und länger ertragen wird, nur eins gestattet sie nicht, was die Abtragung des Schädels gewährt — die directe Beobachtung des Kehlkopfs.

1. An den decapitirten Thieren lässt sich nun Folgendes beobachten. Sehr oft unmittelbar nach Durchschneidung und Abtragung des Schädels collabiren sie, um sich nach einigen Minuten wieder vollständig zu erholen, sich aufzusetzen, d. h. mit den vorderen Extremitäten aufzustützen. Die Respirationsbewegungen, deutliche rhythmische Schliessung und Oeffnung des frei zu Tage liegenden Kehlkopfs, erfolgen gleich nach der Operation ziemlich

häufig und gewaltsam, jede Berührung der Rückenhaut wird mit Quaken beantwortet und gestattet die Betheiligung der Stimmbänder daran direct zu beobachten. Nach Verlauf einiger Zeit jedoch werden die Athembewegungen des Larynx immer seltener und seltener, und nur die zitternden Bewegungen der Kinnhaut erhalten sich. Da die Thiere den Eingriff mit Leichtigkeit zum mindesten mehrtägig ertragen, so habe ich um den Erfolg der mit der Durchschneidung nothwendig gleichzeitig bewirkten Reizung von der Beobachtung auszuschliessen, die letztere frühestens erst nach Ablauf der ersten 24 Stunden begonnen. In dieser Zeit sind die rhythmischen Athembewegungen (Larynx) ungemein selten, oft kann man sie $\frac{1}{4}$ ja $\frac{1}{2}$ Stunde lang beobachten, ohne dass sie eine einzige Oeffnung des Kehlkopfs machen, wenn man nur jede Erschütterung, jedes Geräusch in ihrer Nähe vermeidet. Fast jedem Geräusch wenden sie sich beunruhigt mit ganzem Körper zu, und jeder Bewegung, wie jeder noch so leisen oberflächlichen Berührung folgt eine grössere oder geringere Reihe rhythmischer Oeffnungen und Schliessungen des Kehlkopfs; oft ein lebhaftes Quaken. Ebenso ruft die leiseste Berührung der Schnittfläche des Gehirns mehrfache lebhaft Athembewegungen hervor.

Bekanntlich spielt bei der Lungenathmung der Frösche der eigenthümliche Ventilationsapparat des Mundes eine sehr wichtige Rolle, und zwar erfolgt die inspiratorische Füllung der Lungen dadurch, dass die Thiere, nachdem sie die Mundhöhle mit Luft aufgebläht haben, die Nasenöffnungen schliessen und durch die Muskelwirkung des Mundes die Luft in den eröffneten Larynx pressen. Schon nach Entfernung der Nasenspitze wird daher, wie man sich leicht durch den Versuch überzeugen kann, die Lungenathmung sehr beeinträchtigt, doch zeigen sich so verstümmelte Thiere merkwürdig gelehrt. Während sie unmittelbar danach meistens mit eingefallenen Flanken (leeren Lungen) dasitzen, sieht man sie doch nach einiger Zeit (24 Stunden) wieder ihre frühere Gestalt durch Aufblähung ihrer Lungen annehmen; ist durch den Schnitt nicht zuviel von dem Oberkiefer entfernt, so schliessen sie die mit Luft erfüllte Mundhöhle nemlich dadurch, dass sie ihre Zunge gegen den Oberkiefer rand pressen, und treiben alsdann die Luft in bekannter Art in den Larynx. Ist jedoch (wie bei der Decapitation) ein derartiger Verschluss der Mundhöhle unmöglich, so kann na-

türlich die Lungenathmung nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen. Dass sie durch Entfernung der Mundventilation nicht ganz beseitigt ist, geht aus Folgendem unzweifelhaft hervor. Wie schon vorher erwähnt, quaken geköpfte Thiere, wenn man ihre Rückenhaut berührt; lässt man sie nun durch beständiges Streicheln anhaltend quaken, so entleeren sie ihre Lungen mehr und mehr, der Ton ihrer Stimme wird schwächer und schwächer, und wohl sieht man sie schliesslich nur noch tonlos den Larynx schliessen und öffnen. Füllt man in diesem Stadium die Lunge künstlich wieder mit Luft (durch Einblasen mittelst einer feinen Röhre), so beginnt das Quaken ungeschwächt wieder von Neuem. Ueberlässt man aber die stimmlos gewordenen, mit eingefallenen Flanken dasitzenden Thiere sich selbst, so findet man sie nach Verlauf einiger Stunden wieder mit gefüllten Lungen und im Stande ihre Stimme erschallen zu lassen. Keinesfalls aber ist die Lungenathmung bei diesen Thieren von dem Umfang wie bei voller Integrität derselben, und vermögen sie auch, wie bereits aus den Versuchen Regnault's und Reisset's bekannt, ziemlich lange ohne Lungenathmung zu bestehen, so muss man doch wohl annehmen, dass mit dem Fortfall der letzteren, d. h. bei der nicht unbeträchtlichen Verkleinerung der Respirationsoberfläche alle Bedingungen für eine Anhäufung von Kohlensäure im Blute oder eine Sauerstoffverarmung desselben gegeben sind. Dass diese Annahme berechtigt, lehrt aber auch die directe Beobachtung: das arterielle Blut derartiger Thiere ist ungemein dunkel, im hohen Grade venös. Und trotz dieser Venosität sieht man die Thiere fast apnoetisch sitzen, nie befinden sie sich in einem der Dyspnoe ähnlichen Zustande. Keineswegs ist es ein durch die Blutmischung bewirkter Lähmungszustand der Medulla oblongata, der die Athembewegung sistirt, die leiseste periphere oder centrale Erregung stellt die Athembewegungen vorübergehend wieder her. Ja die normale Dehnung der Lungen durch Einblasen von Luft bewirkt schnell folgende reguläre Athembewegungen des Kehlkopfs. Dass übrigens in letzterem Falle nicht die mechanische Erregung der Kehlkopfsschleimhaut den peripheren Reiz für die folgenden Bewegungen abgibt, lehrt der Versuch; entfernt man nemlich vor dem Anblasen die Lungen, so bleibt dasselbe ohne allen Erfolg, d. h. der Kehlkopf öffnet sich wohl ganz mechanisch vor der eindringenden Luft, führt aber keine

weiteren rhythmischen Bewegungen aus, sobald man mit dem Einblasen innehält.

Enthäutet man ein decapitirtes Thier möglichst vollständig, so erfolgt selbst bei Erschütterung des Körpers selten noch eine rhythmische Bewegung des Larynx, obwohl sehr lebenskräftige Thiere selbst dann noch in hockender Stellung verharren und zu entfliehen suchen, sobald auch nur ein minimaler Rest der Hautdecken, der ihnen, wie es leicht geschieht, etwa an den Zehen verblieb, berührt wird, und auch nur in letzterem Falle, d. h. bei Erregung eines Hautrestes erfolgen eine Reihe von Kehlkopfbewegungen. Ferner lassen sich letztere augenblicklich hervorrufen: durch Anblasen der Lungen durch den Kehlkopf, durch mechanische oder chemische (Kochsalz) Erregung der Medulla oblongata, sowie endlich durch mechanisches Zerren der durch einen Schnitt freigelegten Lunge; und zwar folgen einer jeden solchen Reizung meist eine ganze Reihe sehr energischer Schliessungen und Oeffnungen des Kehlkopfs.

Will ich nun auch auf den Eintritt fast vollständiger Apnoe nach der Enthäutung und damit erfolgreicher Entfernung der peripheren Ausbreitungen der Reflexnerven keinen zu grossen Werth legen, da man hier einmal gar wohl an eine Reflexhemmung der Athembewegungen durch die Zerstörung und Reizung der ganzen empfindenden Oberfläche des Thieres denken kann, dann aber auch, wie sich aus dem gleichzeitigen plötzlichen Sinken der Herzthätigkeit ganz unzweifelhaft ergibt, durch das ganze Verfahren ein so colossaler Eingriff in die Circulation erfolgt, dass es fraglich bleibt, ob die Medulla oblongata überhaupt noch hinreichende Mengen sauerstoffarmen Blutes erhält; so sind doch die Erfolge der Versuche in mancher Beziehung sehr lehrreich. Ist zunächst jene letztere Voraussetzung richtig, d. h. tritt Blutarmuth der erhaltenen Hirntheile ein, so müsste nach Rosenthal Dyspnoe eintreten, statt dessen beobachtet man fast völliges Erlöschen aller Athembewegung; ist letztere, wie man annehmen könnte, der Erfolg des Ueberwiegens nervöser (reflectorischer) Hemmung über die centrale Erregung, so dürfte man ebenfalls erwarten, dass nach Verlauf einiger Zeit letztere wieder zur Geltung kommen würde, um so mehr, als mit der Entfernung der Haut die Respirations-Oberfläche weiter um ein Bedeutendes verkleinert wurde, der Sauerstoffgehalt

des Blutes immer mehr sank. Statt dessen sieht man, obwohl die Thiere sich doch leicht eine Stunde lang beobachten lassen, die anfangs noch spärlichen Athembewegungen immer seltener und seltener werden und schliesslich ganz erlöschen. Dass aber nicht etwa Lähmung der Medulla oblongata die Schuld dieses Erfolges trägt, lehrt der Umstand, dass man sowohl reflectorisch (unter der vorerwähnten Voraussetzung) als direct durch Reizung der Medulla eine ganze Reihe von Athembewegungen auslösen kann, selbst wenn bereits völlige Apnoe eintrat. Endlich lehren uns aber auch die Versuche die innige reflectorische Beziehung der Hautnerven zu der Athembewegung ganz unzweifelhaft kennen. Bleibt der seiner empfindenden Oberfläche beraubte Frosch regungslos sitzen, so genügt die leiseste Berührung eines kleinsten Restes der Haut, um augenblicklich zum mindesten eine Reihe von Athembewegungen hervorzurufen, selbst wenn das Thier übrigens vollständig in seiner Stellung verbleibt, d. h. keinerlei andere Bewegungen macht.

2. Anders gestaltet sich das Verhalten solcher Thiere, deren Grosshirnklappen ohne Fortnahme des Kopfes abgetragen wurden, oder nach Goltz's Angabe selbst ohne Eröffnung des Schädels durchschnitten wurden. Im ersteren Falle wurden die dünnen Schädelknochen vorsichtig entfernt und dann die Hirntheile mit einem feinen Messer abgeschnitten. In beiden Fällen blieb der ganze Mechanismus der Mundventilation vollständig erhalten, die Folge also war, dass auch die Lungenathmung ungeschwächt und unverändert fort dauerte, dass aber allein die Integrität der Mundhöhle die Ursache dieser Differenz, d. h. der unveränderten Lungenathmung abgibt, lehren die schon früher angeführten Versuche, in denen bei voller Erhaltung des Gehirns nur die Nasenspitze fortgeschnitten wurde; auch bei ihnen sistirt die Lungenathmung wenigstens zeitweise oder spielt doch eine sehr viel untergeordnetere Rolle ganz wie bei den decapitirten Thieren. Selbst in den Fällen, in welchen die Grosshirnklappen nach Eröffnung des Schädels fortgenommen wurden, ist die Blutung gering und lässt bald völlig nach; die Thiere sind daher lange nicht so erschöpft, als die vollständig decapitirten. Nach Verlauf einiger Stunden sitzen sie völlig ruhig da, und führen Sprungbewegungen nur aus, wenn man sie anstösst oder berührt, sie athmen ganz wie unversehrte Thiere, nur regelmässiger und mit gleichmässigerer Tiefe, als die hirnbe-

gabten Thiere. Beobachtet man einen unverletzten Frosch, so sieht man bald, dass die Bestimmung der Athemfrequenz darin ihre Schwierigkeit findet, dass er beunruhigt durch irgend welche Zufälligkeit willkürlich bald ganz den Athem einhält, bald schneller, bald langsamer, bald tiefer, bald flacher athmet; bald eben ventilirt er nur mit seinen Nasenöffnungen, bald sieht man ihn gleichzeitig auch die Lungen füllen und leeren. Mit Durchschneidung oder Entfernung der Grosshirnlappen fällt diese offenbar willkürliche Veränderung des Rhythmus fort und das Thier athmet, wenn man es in einem feuchten Raum sitzend, der aber eine Ventilation der darin enthaltenen Luft gestattet, beobachtet mit grösster Regelmässigkeit. Sehr auffallend ist der Unterschied zwischen den unversehrten und hirnlosen Thieren, wenn man sie in einen mit Kohlensäure gefüllten und abgeschlossenen Raum bringt. Zu letzterem Versuche bediente ich mich eines grösseren weithalsigen Glases, in welches nach Art einer Wulff'schen Flasche ein längeres fast bis auf den Boden reichendes Glasrohr, und aus welchem ein anderes kürzeres dicht unter dem oberen Verschlusse endendes führte. In diesen Raum wurde zunächst so viel Wasser gefüllt, dass die längere Röhre unter dem Niveau desselben endete, alsdann das Thier hineingesetzt und durch jene die vorher ausgewaschene Kohlensäure eingeleitet. Da auf diese Weise erst allmählich die in dem Raum enthaltene Luft ausgetrieben wird, so macht sich auch die Wirkung der Kohlensäure erst allmählich bemerkbar und gestattet so eine längere Beobachtung. Frösche, die im Vollbesitz ihres Gehirns in diesen Raum gebracht werden, athmen anfangs ruhig, bald aber schliessen sie krampfhaft Augen und Nasenöffnungen und bergen offenbar, um die Lungenathmung ganz zu sistiren, den Kopf unter Wasser, schnellen dann plötzlich in die Höhe und athmen in der heftigsten Dyspnoe, jedoch nur kurze Zeit, da sie nach wenigen Minuten bereits der Kohlensäure-Vergiftung erliegen und bewegungslos zusammensinken. Ganz anders verhalten sich die hirnlosen Thiere, kein Fluchtversuch in die Tiefe des Wassers wird von ihnen gemacht, wohl aber steigern sich die Athembewegungen nach Zahl und Tiefe oft um mehr als das Doppelte, bis auch hier das vergiftete Thier bewegungslos zusammenfällt. Da diese Versuche gleichzeitig den möglichen Einwand beseitigen, dass beim Frosch, dessen Hautathmung eine sehr

viel grössere Rolle spielt als bei anderen Thieren, dieselbe wohl gar die Lungenathmung ganz ersetzen kann, die Ueberladung des Blutes mit Kohlensäure überhaupt nicht nothwendig die Erscheinungen der Dyspnoe hervorruft, so sei es mir gestattet, nur einen aus einer ganzen Reihe von Versuchen genauer durch Zahlenangaben zu belegen.

Versuch.

Ein grosses Männchen (*R. esculenta*), dem 3 Tage vorher ohne Eröffnung des Schädels die Grosshirnlappen durchschnitten waren, und das sich kaum von einem unverletzten anderweitig unterscheiden liess, athmete in atmosphärischer Luft ungemein regelmässig, 24mal in der Minute, und zwar wurden hierbei nur die Expirationsbewegungen gezählt, welche mit sichtbarer Compression der Lungen ausgeführt wurden. Als das Thier in den Kohlensäure haltenden Raum gebracht wurde, stieg die Athemzahl, während es völlig aufgerichtet sitzen blieb, sehr bald auf 40, 56, 60, 64 in der Minute, und zwar erfolgte jede einzelne Expiration unter äusserster Anstrengung aller Kopf- und Rumpfmuskeln. Nachdem die Athemfrequenz auf 64 gestiegen, wurde das Thier aus dem Kohlensäureräum herausgenommen, und athmete in atmosphärischer Luft zunächst 68, dann 40, 36, 32, 24mal in der Minute; von Neuem in Kohlensäure gebracht, stieg die Zahl der Athmung schnell auf 36, 60 und fiel beim Herausnehmen auf 56, 48, 52, 36, 24. Das Thier wurde hierauf noch zu anderweitigen Versuchen benutzt, auf die wir jedoch erst später zurückkommen, hier genügt uns zu sehen, dass während bei unverletztem Gehirn die bei der Kohlensäureathmung entstehende Dyspnoe noch zu einer bewussten offenbar lästigen Empfindung wird, welcher das Thier zu entgehen versucht, nach Entfernung des Hirnthells, in dem jene Empfindung zum Bewusstsein zu kommen scheint, sich jene Schädlichkeit allein in dem Reflexmechanismus geltend macht, und der intensivere Reiz auch eine grössere Zahl und eine grössere Intensität der reflectorischen Athembewegungen provocirt.

Es lässt sich nun bei decapitirten oder auch nur enthirnten Fröschen die Function der Lungen und mit ihr die der peripheren Ausbreitungen ihrer Nerven vollständig eliminiren, so dass ihnen

nur noch die Hautathmung bleibt, also unzweifelhaft der Medulla oblongata nach wie vor der zu ihrer automatischen Functionirung erforderter Reiz zugeführt wird. Da durch die gleich näher zu beschreibenden Operationen nothwendig eine Verminderung der respirirenden Oberfläche erzielt wird, so müsste man zunächst erwarten, dass die Thiere in Folge dessen dyspnoetisch werden, das geschieht aber keineswegs, vielmehr hören die spontanen Athmungsbewegungen meistens ganz auf und erfolgen nur noch auf periphere Reizung. Jener Zweck — Elimination der Lungenthätigkeit — kann auf verschiedene Art erreicht werden: 1) durch Exstirpation beider Lungen; 2) durch Durchschneidung beider Nervi vagi; 3) durch Unterbindung der die Lungen versorgenden Blutgefässe.

I. Exstirpation beider Lungen oder Durchschneidung beider Vagi.

Die Abtragung beider Lungen lässt sich bei nur einiger Vorsicht fast ohne allen Blutverlust ausführen. Man hebt hierzu seitlich nahe der Achselgegend die Haut und die darunterliegende Muskulatur mit einer Pincette auf, und schneidet unter Vermeidung der hier verlaufenden grossen Hautvenen die gefassten Partien mit einer Hohlsehere ab. Gewöhnlich drängt sich durch die wenn auch kleine Oeffnung die Lunge von selbst hervor, geschieht diess nicht, so hilft man durch leichtes Drücken und Streichen des Thieres nach. Das Herauszerren mit der Pincette ist nicht zu rathen, da das weiche und durch die Füllung mit Luft sehr gespannte Gewebe dabei leicht zerreisst und stark blutet. Will man die Lunge etwas an- und vorziehen, was später, um sie möglichst vollständig und hoch oben zu unterbinden, nothwendig wird, so ist es gut, sie durch leichtes Drücken zwischen den Fingern luft- und blutleer zu machen und sie dann anzuziehen. Ist das geschehen, so legt man um ihre Wurzel, d. h. so hoch man irgend zu kann, eine Ligatur und trägt nach deren Schliessung das abgebundene Organ durch einen Scheerenschnitt ab. Die äussere Wunde schliesst man durch eine Naht. Sowohl die decapitirten, wie die nur enthirnten Thiere überleben die Operation mehrtägig, die letzteren bei guter Pflege und Fütterung oft wochenlang. Der unmittelbare Erfolg ist, dass sie gleich nach Unterbindung und Abtragung der Lungen noch eine Reihe von Athembewegungen machen, die der

Zahl nach weit hinter der Norm zurückbleiben, nach einiger Zeit aber vollständig ausbleiben. Dass wiederum es sich nicht etwa um eine Lähmung des Athmungscentrum handelt, lehrt die Beobachtung, dass die vollkommen apnoetischen Thiere augenblicklich eine Reihe rhythmischer Schliessung und Oeffnung der Nasenöffnungen, so wie des Larynx ausführen, sobald man sie oberflächlich berührt. Nur eins ist auffallend, die kleinen meistens sehr schnell folgenden Bewegungen der Kehlhaut bleiben bei decapitirten Thieren fast immer, bei nur enthirnten wenigstens sehr oft. Es ist mir aber mehr als fraglich, ob man sie als eigentliche Athembewegungen aufzufassen hat. Dagegen spricht vor Allem die Thatsache, dass sie nie, wie das bei sonstiger Integrität der Thiere wenigstens oft der Fall ist, mit Schliessung und Oeffnung der Nasenlöcher verbunden sind. Letztere bleiben vielmehr weit offen, und schliessen sich nur, wenn man sie reflectorisch durch Berührung der Haut erregt. Bei nur enthirnten Thieren hören sie auf, falls sie vorhanden waren, wenn man die Mundhöhle durch leichtes Drücken und Streichen luftleer macht, und stellen sich augenblicklich wieder ein, wenn man mittelst einer fein ausgezogenen Glasröhre von den Nasenöffnungen aus Luft einbläst. Bei den decapitirten Thieren wirkt, wie ich glaube, der stetige Einfluss der Luft auf die freigelegte Mundschleimhaut als peripherer Reiz und löst so reflectorisch (also durch die Bahn des Trigeminus) jene Bewegungen des Mundhöhlenbodens aus und ähnliche Verhältnisse dürften wohl auch bei den nur enthirnten statthaben, da auch bei diesen durch das starre Offenstehen der Nasenlöcher die Mundhöhle stets lufthaltig ist. Selbst bei völlig intacten Fröschen beobachtet man leicht, wie diese fast zitternd schnell erfolgenden Bewegungen der Kehlhaut nicht immer die Bedeutung haben, die in der Mundhöhle befindliche Luft in die Lungen zu pressen, vielmehr in grosser Zahl erfolgen ohne gleichzeitigen Verschluss der Nasenöffnungen, ohne gleichzeitige prallere Füllung der Lungen. Erfolgt letzteres, d. h. füllen sich bei Verschluss der Nase die Lungen inspiratorisch, so geschieht das stets durch eine sehr viel energischere Mitwirkung der Muskeln der Zunge und des Mundes, als jene flachen zitternden Bewegungen in Anspruch nehmen. Nach Allem scheint es mir, dass jene fächelnden Bewegungen des letzteren eine nur untergeordnetere Rolle bei der Lungenathmung

spielen, dass es uns nicht wundern darf, sie fortbestehen zu sehen nach Entfernung der Lungen, da die sie auslösenden Reflexbahnen des Trigeminus erhalten bleiben, am wenigsten aber resultirt aus ihnen eine Stütze für die automatische Function der Medulla oblongata.

Von Interesse ist das Verhalten hirn- und lungenloser Frösche gegen Kohlensäure; zunächst zeigt sich, dass das Verweilen in letzterer so gut wie gar keinen Einfluss auf die Athmungsbewegungen ausübt, die einmal apnoetisch gewordenen Thiere auch in einer Atmosphäre reiner Kohlensäure apnoetisch bleiben, ferner, dass sie eine sehr viel grössere Widerstandsfähigkeit gegen Kohlensäurevergiftung an den Tag legen.

Ein grosser völlig intacter Frosch in den oben bereits beschriebenen Kohlensäure-Apparat gebracht, barg sich in einem Versuche wohl 5 Minuten lang unter Wasser und athmete gar nicht, dann tauchte er mit heftigster Dyspnoe auf und war nach weiteren 5 Minuten so vollständig vergiftet, dass er herausgenommen selbst auf sehr energische Reize keine Reflexerscheinungen zeigte; die Pulsationen des Herzens waren durch die äusseren Decken nicht wahrnehmbar.

Ein anderes Thier, dessen Verhalten in einer Kohlensäure-Atmosphäre nach Entfernung der Grosshirnklappen bereits früher mitgetheilt, wurde zu folgendem Versuch weiter benutzt. Das Thier athmete in freier Luft ziemlich regelmässig 24 Mal in der Minute, bei Kohlensäure-Athmung stieg die Zahl bis auf 68. Unmittelbar nach Entfernung beider Lungen sank die Respiration anfangs auf 16, dann auf 12, 8, 4, 1 Mal in der Minute; bei jeder Berührung aber erfolgte selbst nach längerer Ruhe augenblicklich eine Reihe von In- und Expirationen. Etwa 15 Minuten nach Entfernung der Lungen wurde das Thier in den Kohlensäure-Apparat gesetzt und verblieb darin fast 20 Minuten, athmete aber nur alle 5 Minuten einmal. Durch Zufall kam das Thier am Ende der Beobachtung nahe der bis auf den Boden des Gefässes führenden Glasröhre zu sitzen, und da jenes wohl einen Zoll hoch mit Wasser gefüllt war, gingen die einzelnen Gasblasen durch letzteres, durch das Platzen derselben wurden die Hautdecken nahe dem Ohr erschüttert und riefen so eine schnellere Folge der Athmung hervor, die aber augenblicklich nachliess, als das Thier möglichst von der Glas-

röhre abgerückt und aus der Nähe der platzenden Blasen entfernt wurde.

Als das Thier aus der Kohlensäure an die Luft gebracht wurde, war es wohl matter als vorher, zeigte aber deutliche Herzpulsation, eine nur wenig geschwächte Reflexibilität und beantwortete eine jede oberflächliche Berührung durch eine Reihe von Athembewegungen, die, da das Thier ein Männchen, jedesmal mit energischer Aufblähung der Ohrblasen erfolgten.

Diese grössere Resistenz lungenloser Thiere erklärt sich wohl aus der unzweifelhaften langsameren Aufnahme der Kohlensäure durch die Hautdeckengefässe, die ja von einer verhältnissmässig dicken Schicht bedeckt, dem Uebergange der Kohlensäure ins Blut einen viel grösseren Widerstand bieten müssen, als die nur von sehr zarter Schicht bedeckten Lungencapillaren.

Nicht minder verschieden ist das Verhalten völlig gesunder und hirn- und lungenloser Thiere unter Wasser. Bringt man einen unserer Sommerfrösche mit einem Gewicht beschwert unter Wasser, so macht er schon nach wenigen Minuten die gewaltsamsten Anstrengungen, um an die Oberfläche zu kommen, und falls das nicht gelingt, so treibt er durch eine Reihe sehr mühevoller und gewaltsamer Expirationen, denen wohl auch ebenso angestrenzte Inspirationen folgen, seine Lungenluft aus und erstickt, wenn man ihn nicht bald herausnimmt. Der hirn- und lungenlose Frosch bleibt regungslos auf dem Boden unter Wasser, nach Verlauf etlicher Minuten (15—20) treten tetanische Bewegungen des ganzen Körpers ein und das Thier stirbt ohne alle dyspnoetische Erscheinungen. Das freigelegte Herz stand diastolisch gefüllt und strotzte ebenso wie die von ihm ausgehenden Arterien voll dunkeln venösen Blutes. Reizung der durch einen Schnitt freigelegten Medulla oblongata rief keine Athembewegungen des Kehlkopfs hervor. Hier, durch Behinderung und gänzliche Beseitigung der Hautathmung, wie bei den Versuchen in Kohlensäure, war also eine Ueberladung des Bluts mit der letzteren selbst bis zur Vergiftung erfolgt, ohne dass ihr eine lebhaftere Function der Medulla oblongata als Athmungscentrum gefolgt wäre, und zwar wie ich schliessen zu können glaube, einfach desshalb, weil die peripheren Nervenbahnen, welche zunächst bestimmt sind, den durch die Kohlensäure bewirkten Reiz aufzunehmen und ihn der Medulla oblongata zu übertra-

gen, mit der Exstirpation der Lungen gleichfalls entfernt wurden. Dass übrigens die Beseitigung der Function dieser peripheren Nervenbahnen das Wesentliche in diesen Versuchen ist, lehrt die Beobachtung solcher Frösche, deren beiderseitige Vagi durchschnitten wurden. Letzteres lässt sich leicht vom Rücken aus nach Trennung der Fascien und Lockerung des der Wirbelsäule zugewendeten Innenrandes der Scapulae ohne erheblichen Blutverlust ausführen. Unmittelbar nach erfolgter Durchschneidung beider Vagi machen die Thiere eine Reihe äusserst gewaltsamer Athembewegungen unter kräftiger Mitwirkung aller Kopf- und Bauchmuskeln. Auch hier wirkt, wie ich glaube, die Durchschneidung wie ein intensiver Reiz, die sehr ausgesprochene Dyspnoe erklärt sich aber aus dem mechanischen Hinderniss, welches die Expiration an dem völligen Verschluss der Stimmritze findet. Oeffnet man dem Thiere das Maul oder entfernt man durch einen Scheerenschnitt den Schädel, so sieht man unzweifelhaft die gewaltsamen aber vergeblichen Anstrengungen, welche es macht, um die Luft durch den Larynx zu pressen. Beseitigt man weiter durch Abtragen der Stimmbänder dieses Hinderniss, so beseitigt man dadurch auch die Dyspnoe. Die Thiere überleben weiter die Operation oft mehrtägig recht gut, und sitzen, wenn man sie vorher enthirnt hat, bereits nach Verlauf etlicher Stunden, wie die lungenlosen, athemlos da, jede Berührung ihrer Haut, besonders der Dorsalfäche, ruft aber eine heftige und falls eben das Hinderniss im Kehlkopf nicht beseitigt wurde, dyspnoetische Respirationsbewegung hervor.

II. Unterbindung des Truncus pulmonalis.

Endlich gelingt es noch die Lungenathmung dadurch auszu-schliessen, dass man die Blutzufuhr zu denselben unterbricht und somit sowohl den normalen peripheren Reiz (das kohlensäurehaltige Blut in den Capillaren) als auch die Erregbarkeit der Nervenendausbreitungen beseitigt. Bekanntlich spalten sich die beiderseitigen Aortenbogen beim Frosch in drei Hauptstämme, deren vorderster hauptsächlich den Kopf, hinterster den übrigen Körper, und mittelster als Truncus pulmonalis die Respirations-Oberflächen, Lungen und Haut, versorgt. Wie ich mich in mehrfachen Versuchen überzeugt habe, lässt sich letzterer bei einiger Vorsicht

selbst ohne erheblichen Blutverlust unterbinden, da jedoch hierdurch auch die Blutzufuhr zur Haut unterbrochen wird, und die Thiere den gänzlichen Ausschluss der Respiration nur sehr kurze Zeit überleben, so habe ich es vorgezogen, nur einseitig den Truncus pulmonalis und auf der anderen Seite die Lunge in toto zu unterbinden, so dass auf diese Weise wenigstens einseitig die Hautathmung erhalten blieb. Controlversuche überzeugten mich übrigens, dass die Erfolge weder auf den allerdings ziemlich starken Eingriff durch die Vorbereitungen zur Unterbindung, noch auf den Ausschluss der einen Lunge zu schieben sind. Das Verfahren bei diesen Versuchen war folgendes. Dem in der Rückenlage fixirten Frosch wurden die Bauchdecken und das Sternum mit möglichster Schonung, eventueller Unterbindung der grossen in der Haut und den Muskeln verlaufenden Venen, etwas seitlich von der Mittellinie gespalten, das Pericardium eröffnet und das Herz durch einen vorsichtigen Zug auf die der vorzunehmenden Unterbindung entgegengesetzte Seite gebracht, alsdann durch einen kleinen stumpfen Haken der Truncus pulmonalis isolirt, und durch einen umgeführten Seidenfaden abgeschnürt. So mühsam die Operation erscheint, so entsinne ich mich doch keines misslungenen Falles. Gut ist es übrigens, um mehr Platz zu gewinnen die entsprechende Lunge vorher durch leichtes Streichen luftleer zu machen. Ist die Operation soweit ausgeführt, so macht die Abbindung der anderseitigen ebenfalls luftleer gemachten Lunge weiter keine Schwierigkeit, und es bleibt alsdann nichts übrig als Haut, Muskeln und Knochen durch eine Nath wieder zu vereinigen. Thiere, denen versuchsweise nur durch Spaltung der Bauch- und Brustdecken mit Einschluss des Brustbeins das Herz freigelegt wurde, und alsdann die Wunde gleicherweise, wie eben gesagt, geschlossen wurde, habe ich 8 Tage lang lebend erhalten, ohne dass sie irgend welche Respirationsstörungen beobachten liessen. Wurde ihnen ausserdem noch die eine Lunge abgetragen, die andere aber ganz in ihren normalen Verhältnissen erhalten, so rief auch das keinerlei bemerkbare Störungen hervor. Die ganze Operation aber (Unterbindung des Truncus pulmonalis, Ausrottung der einen ganzen Lunge) überlebten die Thiere höchstens 48 Stunden, meistens nur 24 Stunden; war ihnen vorher der Schädel (mit Erhaltung der Corpora quadrig.) abgetragen, oder die Grosshirnappen

in bekannter Art ohne Eröffnung des Schädels durch einen Stich zerstört, so sassen sie sehr bald nach Beendigung der Operation völlig athemlos da, athmen aber, sobald man sie berührt; Einblasen von Luft durch die Nasenöffnungen oder den freigelegten Larynx ruft aber nicht wie bei decapitirten aber noch ihrer Lungen theilhaftigen Thieren Respirationsbewegungen hervor, ein Umstand der, wie ich glaube, wohl darauf hindeutet, dass die sich einstellende Apnoe ihren Grund darin hat, dass mit der Unterbrechung der Blutzufuhr zur Lunge die Erregbarkeit der sie versorgenden Nerven sehr bald erlischt. Eine andere Möglichkeit wäre noch die, dass mit dem Blutmangel auch der normale periphere Reiz für die Lungennerven (das kohlenensäurehaltige Blut) fortfällt; doch muss ich gestehen, dass so wahrscheinlich es mir auch ist, dass die Beschaffenheit des Blutes und nicht die der Lungenluft den Reiz für die reflectorischen Athembewegungen abgibt, der gegenwärtige Versuch doch keine endgültige Entscheidung für die eine oder die andere Ansicht abgibt. Eins nur dürfte mehr für die zweite Auffassung sprechen, der Umstand nämlich, dass das Sinken der Athemzahl fast momentan erfolgt, also zu einer Zeit, in der man ein völliges Erlöschensein der Erregbarkeit der Lungennerven noch kaum erwarten dürfte; ja, hat das Absterbungsgesetz der Nerven-erregbarkeit, dem gemäss dem Erlöschen der letzteren immer ein Zustand gesteigerter Erregbarkeit vorausgeht, auch hier seine Gültigkeit, so sollte man wohl erwarten, dass dem Sinken der Athemfrequenz eine wenn auch kurz dauernde Steigerung vorausginge, was aber faktisch nicht erfolgt.

Will man sich übrigens den Versuch noch erleichtern, so genügt es einerseits den ganzen Aortenbogen, andererseits die Lunge abzubinden, man vermeidet so die zuweilen zeitraubende Isolirung des Truncus pulmonalis, doch ist es mir mehrfach dabei vorgekommen, dass selbst nach Verschluss des gemeinschaftlichen Arterienstammes dicht über dem Bulbus aortae die Blutbewegung in den Lungencapillaren, wie die Beobachtung durch eine starke Loupe unzweifelhaft ergab, nicht aufhörte. Ich kann mir nur denken, dass in diesen Fällen, das Blut der anderen Seite rückläufig von der vor den Lendenwirbeln gelegenen Vereinigung der beiderseitigen Körperarterien strömt, um, falls die Ligatur unterhalb der Theilung der drei aus dem Aortenbogen entspringenden Gefässe

zu liegen kam, diese auch rückläufig füllte; dafür sprach auch der Umstand, dass in diesen Fällen der vom Herzen aus jenseits der Ligatur gelegene periphere Theil der Gefäße nie vollständig collapsirt war. Um diesen Fehler zu vermeiden, ist es rathsam die Ligatur möglichst weit ab um die drei bereits sichtlich getrennten Arterien, oder noch eine zweite um die Körperarterie derselben Seite kurz vor ihrer Vereinigung mit der der anderen Seite zu legen.

Kommt es ferner nicht darauf an die Thiere länger zu erhalten, so ist auch die Unterbindung des Bulbus aortae noch vor seiner Theilung ausreichend, um die Thiere fast augenblicklich apnoetisch zu machen. Die Operation wird meistens nur sehr kurze Zeit ertragen; gewöhnlich schon nach 15—20 Minuten erlischt bei den gleich anfangs sehr matten Thieren alle Reflexibilität und bald auch alle Erregbarkeit der centralen, wie der peripheren Theile des Nervensystems. Die Thiere sinken fast unmittelbar nach der Abschnürung der Aorta matt hin, athmen kaum spontan, oder doch äusserst selten, wohl aber anfangs noch sobald man sie beunruhigt, bald bleiben sie widerstandslos in jeder beliebigen Lage, die man ihnen gibt, selbst in der Rückenlage und nur sehr intensive Reize vermögen noch Reflexbewegungen hervorzurufen; dann bleiben auch sie aus und weder chemische noch mechanische Reize der Medulla oblongata oder Medulla spinalis bewirken noch Körperbewegungen; bisweilen sieht man wohl noch auf Reizung der freigelegten Medulla oblongata durch aufgestreutes Kochsalz einzelne fast flimmernde Bewegungen der Zungen- und Kehlkopfmuskulatur eintreten, ohne dass die combinirten der rhythmischen Schliessung und Oeffnung des Larynx erfolgten. Ein Umstand, der wohl darauf hindeutet, dass hier die Erregung der von der Medulla ausgehenden Nerven erhalten war, während ihre eigenen centralen Functionen bereits erloschen. Auffallend ist, dass in keinem der von mir angestellten Versuche jene bei Warmblütern nach Hirnanämie erfolgenden Krämpfe zur Beobachtung kamen, obwohl ich hierzu stets sehr lebenskräftige frisch eingefangene Thiere benutzte; dass verblutende Frösche gleichfalls keine Krämpfe zeigen, gibt schon Kussmaul an (a. a. O. S. 118).

Noch eine Erscheinung bedarf einer genaueren Betrachtung. Wenn man decapitirten Thieren, deren Lungen, wie bereits mehrfach hervorgehoben wurde, nie ad maximum mit Luft gefüllt sind,

durch den Larynx Luft einbläst, so sieht man sie unmittelbar danach eine Reihe sehr energischer Schliessungen und Oeffnungen desselben ausführen. Es scheint fast, als folge hieraus unzweifelhaft, dass doch die Lungenluft den peripheren Reiz für die reflectorischen Bewegungen des ganzen Athemapparats abgebe, und um so mehr wenn, wie wir so eben sahen, letztere ausbleiben, sobald man durch Abschluss der Blutzufuhr die Erregbarkeit der Lungennerven vernichtet oder die Lungen selbst entfernt. Beweisen jedoch letztere Thatsachen unzweifelhaft, dass nicht etwa die mechanische Erregung der Kehlkopfsschleimhaut die Hauptbedingung abgibt, so folgt aus ihnen noch keineswegs, dass die chemische Beschaffenheit der Lungenluft auf die noch intacten Lungen wirke, vielmehr dürfte hier gerade die mechanische Wirkung durch die Dehnung und prallere Füllung der Lungen zur Geltung kommen. Und zwar könnte man sich jene in doppelter Weise denken; zunächst wird die mit der Erfüllung nothwendig verknüpfte mechanische Zerrung der Nerven des Lungengewebes als Reiz wirken, und dass diese allein ausreicht, um lebhafte Athembewegungen des Larynx hervorzurufen, sieht man leicht, wenn man daran geht, decapitirten Thieren die Lungen zu exstirpiren. Jedes Zerren der vorher luftleer gemachten Lunge ruft bei sonst völlig athemlos daliegenden Thieren mehrfache Oeffnung und Schliessung des Larynx hervor. Ferner wird bei den nach Fortfall der Mundventilation mehr oder weniger collabirten Lungen die Blutbewegung in letzteren dadurch einen grösseren Widerstand finden, dass die Gefässe derselben weniger gestreckt verlaufen, mit der Herstellung der normalen Dehnung also die Beseitigung dieser Widerstände in der Gefässbahn auch ein schnelleres Kreisen des Blutes in ihr, eine lebhaftere Zufuhr kohlenensäurehaltigen Blutes ermöglichen.

Aus allen Versuchen aber, in denen wir nach Fortfall der ganzen Lungenoberfläche, oder nach Elimination der in ihr sich verbreitenden Nerven sei es durch Excision der Vagi, sei es durch Unterbrechung des Blutzufusses zu den Lungen ein Aufhören aller Athembewegungen beobachten, scheint mir das hervorzugehen, dass bei Fröschen wenigstens die letzteren reflectorischer Natur sind, dass es zunächst eines peripheren Reizes bedarf, welcher durch Vermittelung der Medulla oblongata den Athemmuskelnerven die Erregung centripetalleitender Nerven überträgt.
