

form anzunehmen und zeigen dabei ganz dieselben Erscheinungen wie festes Eiweiß, das an der Grenze von Oel und Wasser Oelblasen bildet, periodische Ausbreitung zeigt und schleimige Fäden bildet, die sich zu kugelförmigen Massen zusammenziehen.

Bei *Lembadion bullinum* habe ich pulsierende Vakuolen, mit körnchenfreier Flüssigkeit gefüllte kugelige Blasen, gesehen, die sich vergrößerten, und nach dem Ausgang eines kleinen Kanals im Tierleib zusammenzogen. In der Umgebung der großen Vakuole entstanden eine oder mehrere kleine neue Blasen, die sich vergrößerten, zusammenflossen und wie die erste größere wieder nach dem Ausgang des kleinen Kanals zusammenzogen. Die Vakuolen änderten dabei vor der Vereinigung ihre Lage in der umgebenden Plasmamasse.

Lange Zeit bildeten sich kleine Vakuolen, die sich alle 11 Sekunden entleerten, dazwischen einige Zeit größere Vakuolen, deren Entstehung und Entleerung 17 Sekunden dauerte.

Eine faltige Oberfläche, die auf das Vorhandensein einer festen Membran hingedeutet hätte (und die ich bei Vakuolen anderer Tiere wahrgenommen habe), habe ich an diesen Vakuolen niemals sehen können, auch nicht mit den stärksten Vergrößerungen.

Es machte die Erscheinung auf mich den Eindruck, als ob mit Oel bekleidete hygroskopische Eiweißmassen durch die Oelhaut hindurch Wasser aufgenommen und Blasen gebildet hätten, die dann stets zum Platzen gebracht wurden durch Eiweißseife oder eine andere ähnliche Substanz, welche sich im Ausgang des kleinen Kanals gebildet hatte.

Abgesehen von der Geschwindigkeit, mit der die Diffusion von statten ging, würde der Vorgang ganz analog denjenigen sein, die man an ölbedecktem Eiweiß in Wasser oder dem Plasmanschlauch der Pflanzenzellen beim Wiederaufquellen nach der Plasmolyse beobachtet.

Schließlich möchte ich nicht unterlassen, an dieser Stelle den HH. Askenasy, Bloemann, Bütschli, Kühne, Peitzer und Pringsheim, welche mir in der lebenswürdigsten Weise die Durchführung dieser Untersuchungen erleichtert haben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Zur Physiologie der Atmung.

Von **N. Zuntz**.

Die Lehre von der Immervation der Atmung ist in diesem Blatte schon mehrfach zusammenfassend behandelt worden (von Rosenthal Bd. I Nr. 3, 4 u. 6, von mir Bd. II Nr. 6, von Knoll Bd. VI Nr. 10). In Bd. VI S. 54 findet sich eine Mitteilung von Geppert und mir, in Bd. VII S. 444 eine daran anschließende von A. Löwy, welche die hauptsächlichsten Resultate unserer inzwischen in Pflüger's Archiv Bd. 42 ausführlich publizierten Experimentaluntersuchungen enthalten. Mit diesen Untersuchungen wurden an gleichem Orte einige weitere

in meinem Laboratorium ausgeführte Versuchsreihen publiziert, über welche ich hier kurz berichten möchte. —

Geppert und ich hatten dargethan, dass das Blut nicht nur durch seinen Gasgehalt auf das Atemzentrum wirkt, sondern dass diese Wirkung mehr noch durch gewisse im Blute gelöste Stoffe, welche namentlich bei der Muskelthätigkeit demselben in großen Mengen zugeführt werden, bedingt ist. — Es galt nun die Natur dieser Stoffe genauer zu ergründen, eine Aufgabe, welche C. Lehmann und A. Löwy von 2 verschiedenen Gesichtspunkten in Angriff genommen haben. Der letztere suchte zu entscheiden, ob die wirksamen Stoffe, welche ja wenige Minuten nach dem Aufhören der Muskelthätigkeit nicht mehr im Blute vorhanden sind, etwa durch die Nieren ausgeschieden werden. Er sammelte den Harn von Kaninchen während vollkommener Ruhe und während starker durch elektrische Reizung erzeugter Muskelthätigkeit. Proportionale Mengen wurden dann andern Kaninchen in eine Vene injiziert, während die Atemgröße an der Gasuhr gemessen wurde. Die Injektion hatte eine kurz dauernde mäßige Steigerung der Atemgröße zur Folge, welche aber bei Ruhe- und Tetanusharn gleich gering war.

Mit diesem negativen Resultat stimmt das Ergebnis einer zweiten Versuchsreihe, bei der gleich starker und gleich lang dauernder Tetanus in seiner Wirkung auf die Atmung vor und nach Zuzuschnürung der mit einer Fadenschlinge umgebenen Nierengefäße geprüft wurde. Der Effekt war in beiden Fällen von gleicher Stärke und Dauer. — Da sie nicht durch den Harn als solche eliminiert werden, müssen die reizenden Substanzen im Organismus in kurzer Zeit irgendwie unwirksam gemacht werden. Es liegt nahe anzunehmen, dass sie oxydiert werden, um so mehr als Pflüger und Alex. Schmidt die Gegenwart von oxydierbaren Substanzen im Blute, deren Menge nach Muskelthätigkeit vermehrt ist, nachgewiesen haben.

Einen etwas genauern Einblick in die Natur dieser Substanzen gibt die Arbeit von Lehmann. Derselbe ging bei seinen Untersuchungen von der Thatsache aus, dass bei der Muskelarbeit außer Kohlensäure auch feste Säuren gebildet und in solcher Menge ins Blut gebracht werden, dass dessen Alkalescenz unter Umständen erheblich abnimmt. Er konnte nachweisen, dass Abnahme der Blutalkalescenz die Atembewegungen verstärkt, Zunahme sie abschwächt. — Die Einführung der sauren resp. alkalischen Lösungen erfolgte in die Ader einer vorher motorisch und sensibel gelähmten Extremität und bei leichter gleichmäßiger Aethernarkose des Tieres, um jede Möglichkeit der Reizung sensibler Nerven auszuschließen. Ob die Säure die einzige bei der Muskelthätigkeit gebildete reizende Substanz sei, oder ob auch noch unbekannte leicht oxydierbare Stoffwechselprodukte beteiligt sind, muss vorläufig dahingestellt bleiben. —

Das schnelle Verschwinden der Atemsteigerung nach Aufhören

der Muskelthätigkeit ist leicht erklärlich, wenn die Ursache in den gebildeten Säuren gegeben ist. Der Organismus besitzt ja sehr wirksame Mittel zur Behauptung resp. Wiederherstellung der normalen Alkalescenz seines Blutes. Abgesehen von der Oxydation organischer Säuren spielt hierbei die Abspaltung von Ammoniak eine entscheidende Rolle. Bekanntlich haben Salkowsky und mehrere Schüler Schmiedeberg's nachgewiesen, dass eine solche Ammoniakabspaltung sich beim Fleischfresser in unvergleichlich größerem Maße vollziehen kann als beim Pflanzenfresser, und dass dementsprechend Kaninchen durch Säuremengen getötet werden, welche gleich schwere Hunde ganz ohne Schaden vertragen. Hiermit steht im Einklang, dass die nach Muskelthätigkeit auftretende Verstärkung der Atmung bei Hunden sehr viel rascher vorübergeht, als bei Kaninchen.

Der Umstand, dass die in den thätigen Muskeln gebildeten Säuren beim Hunde sehr rasch, beim Kaninchen erst in langer Zeit nach der Arbeit wieder neutralisiert, resp. eliminiert werden, bedingt einen charakteristischen Unterschied im Verhalten der Blut- und Atemgase beider Tiergruppen.

Der Kohlensäuregehalt des Blutes ist nach angestrenzter Muskelthätigkeit bei Hunden nur um wenige Prozente, bei Kaninchen um sehr viel niedriger als in der Ruhe.

Kräftiger Tetanus der Hinterextremitäten bewirkte z. B. beim Hunde Abfall der Kohlensäure im arteriellen Blute von 37% auf 35%, bei Kaninchen

von	53%	auf	39%
„	46,5%	„	16%
„	37%	„	31%

Entsprechend sind die Unterschiede in der Zusammensetzung der ausgeatmeten Luft. Dieselbe enthält beim arbeitenden Kaninchen außer der gleichzeitig gebildeten die aus dem Blute und den Gewebs-säften durch die Abnahme der Alkalescenz ausgetriebenen Mengen, und deshalb ist das Verhältnis der ausgeschiedenen CO₂ zum aufgenommenen O₂, der respiratorische Quotient, bedeutend erhöht, übersteigt häufig die Einheit, während beim Hunde dieser Quotient bei Ruhe und Arbeit nahezu konstant bleibt.

An den zitierten Stellen Bd. VI und VII dieser Zeitschrift sind die Beweise angeführt, welche darthun, dass die regulatorische Einwirkung des Blutes auf die Atmung durch direkte Beeinflussung der Centra in der Med. oblongata (eventuell auch cervicalis, wie durch die Beobachtungen von Langendorff und Wertheimer, Journ. d Anatomie u. physiologie 1886, sehr wahrscheinlich gemacht wird) zu stande kommt, dass zentripetale Nervenbahnen daran und speziell an der enormen Steigerung der Atmung bei starker Muskelthätigkeit keinen messbaren Anteil haben. In der Ruhe wirken alle sensibeln und psychischen Erregungen steigernd auf die Atmung; es dauert nach einer Beunruhigung der Versuchstiere eine Viertelstunde und länger, ehe die Atmung wieder auf den Ruhewert zurückgekehrt ist.

Das Plus an Lungenventilation, welches auf diese Weise zu stande kommt und welches im wachen Zustande des Menschen und der Tiere bei dem steten Zuströmen von Sinnesindrücken wohl nie ganz fehlt, können wir, einer Bezeichnung *Mosso's* folgend, Luxusatmung nennen. Immerhin darf dieser Ausdruck nicht zu wörtlich genommen werden.

In der Anregung, welche die Atmung durch psychische Affekte und die verschiedensten sensibeln Reize erfährt, können wir eine zweckmäßige Vorbereitung auf die solchen Einwirkungen meist folgenden Muskelaanstrengungen erblicken; es wird schon im voraus das Blut durch reichlichere Sauerstoffsättigung instand gesetzt, den zu erwartenden größern Anforderungen zu genügen. Hat erst eine ausgiebigere Muskelthätigkeit begonnen, so sorgt diese durch die gelieferten Stoffwechselprodukte in wirksamster Weise für entsprechende Verstärkung der Atmung. Während psychische Effekte die Atemgröße allenfalls für wenige Minuten verdoppeln, erzeugt schon mäßige Bewegung eine Erhöhung aufs drei- und vierfache, starke Arbeit eine solche aufs acht- bis zehnfache und zwar für die ganze Dauer der Arbeit und abnehmend noch einige Minuten nachher¹⁾.

Wenn wir hier sehen, dass sensible Erregungen nur nebensächlich bei der Regulation der Atmung mitwirken, muss es sehr unwahrscheinlich erscheinen, dass sie, wie *Preyer* glaubt bewiesen zu haben, beim Neugeborenen das ausschlaggebende Moment für das Zustandekommen der Atembewegungen seien. In der That konnten *Cohnstein* und ich (l. c.) beweisen, dass für das Eintreten des ersten Atemzugs die Beschaffenheit des Blutes ebenso maßgebend ist, wie später für die Stärke der Lungenventilation. Wir hatten Gelegenheit, einen lebensfrischen durch Eröffnen des Uterus freigelegten Schaffötus zu beobachten, welcher, so lange der Gasaustausch mit dem mütterlichen Blute durch die Placenta ungestört blieb, durch Hautreize zwar zu allen möglichen Reflexen, nicht aber zur Atmung angeregt werden konnte, welcher aber alsbald regelmäßig zu atmen begann, als der

1) Die verstärkte Atmung bei Muskularbeit pflegt eine gleichmäßige zu sein. In der Ruhe dagegen beobachtet man periodische Schwankungen sowohl in der Tiefe der einzelnen Atemzüge als auch in der mittlern Füllung der Lungen. Unsere zahlreichen Beobachtungen am Menschen, wie an Pferden, Hunden und Kaninchen bestätigen in dieser Hinsicht vollkommen die Angaben von *Mosso* (*Arch. italiennes de Biologie*, VII, 1 1886), welcher alle Übergänge von kleinen Schwankungen der Atemgröße bis zur vollständig intermittierenden Atmung durch seine Kurven demonstrierte. Das *Cheyne-Stokes'sche* Phänomen ist demgemäß nur der höchste Grad einer physiologisch stets nachweisbaren periodischen Schwankung in den Leistungen des Atemapparates, welche ähnlichen Schwankungen in den Leistungen anderer automatischer Nervencentra, speziell des Gefäßzentrums parallel geht (vergl. dieses Centralblatt II Nr. 6). — Bei diesen periodischen Schwankungen der Atemthätigkeit konnte *Mosso* durch gleichzeitige Registrierung der Bewegungen von Thorax, Abdomen und Gesichtsmuskeln die relative Unabhängigkeit der Bewegungen dieser Teile von einander darthun. Weder die relative Stärke der einzelnen Bewegungen noch ihr zeitliches Verhältnis zu einander ist konstant. *Mosso* verwertet diese Beobachtungen zu gunsten derjenigen Auffassung, welche den Ursprungszentren der motorischen Nerven der einzelnen Atemmuskeln eine relative Unabhängigkeit und selbständige Erregbarkeit zuerkennt.

Blutstrom in den Nabelgefäßen unterbrochen wurde. — Dieser Beobachtung gegenüber haben die gegenteiligen Angaben Preyer's deshalb keine Beweiskraft, weil die von ihm beobachtete Auslösung von Inspirationen durch Hautreize stets durch eine vorgängige Störung der Placentazirkulation vorbereitet war, wovon wir uns bei Wiederholung der Experimente überzeugen konnten. Preyer führt als Beweis der normalen Blutbeschaffenheit bei seinen auf Hautreize atmenden Föten die hellrote Farbe des Blutes in ihrer Nabelvene an. Wir konnten zeigen, dass diese hellrote Farbe grade der Beweis einer unvollkommenen Versorgung des Fötus mit Sauerstoff ist. Sie kommt nur dann zu stande, wenn das Blut abnorm langsam resp. in abnorm kleiner Menge die Placenta passiert. Nur dann bleibt die Spannung des Sauerstoffs im mütterlichen Blute der Placenta hoch genug, um das fötale Blut derart mit Sauerstoff zu sättigen, dass seine Farbe scharlachrot wird. Bei reichlicherer Zirkulation von fötalem Blute wird die Tension des Sauerstoffs im Gebiete der mütterlichen Placentargefäße durch den Abfluss ins fötale Blut soweit herabgesetzt, dass sie zur vollen Sättigung des Hämoglobins und damit zur Erzeugung der Scharlachröte in letzterem nicht mehr ausreicht.

Dem entsprechend konnten wir bei Föten von Meerschweinchen und Kaninchen die normale, etwa burgunderrote Farbe des Nabelvenenblutes durch partielle Kompression des Nabelstranges in eine scharlachrote verwandeln, während gleichzeitig die Neigung der Föten, auf Hautreize durch Inspiration zu reagieren, zunahm. Wir sehen also beim Fötus den Eintritt der ersten Atembewegung ebenso durch den „Blutreiz“ bedingt, wie später die Fortdauer derselben. — Nur quantitativ zeigt sich ein Unterschied insofern, als die Reize, welche beim Fötus den ersten Atemzug auslösen, viel stärker sind als die, welche später zur Unterhaltung der Atmung genügen. Die gasanalytischen Untersuchungen von C. und mir hatten ergeben, dass in den Arterien des Fötus ein Blut kreist, welches denselben CO_2 Gehalt wie das mütterliche hat, dabei aber relativ und absolut viel ärmer an Sauerstoff ist (vgl. Referat diese Zeitschrift IV S. 570). Wenn trotzdem der Fötus atemlos bleibt, so muss entweder die Erregbarkeit seines Atemzentrums bedeutend geringer sein, oder es müssen besondere Vorkehrungen bestehen, welche den Eintritt der Inspirationen erschweren. Beides ist nun, wie unsere Versuche lehren, gleichzeitig der Fall.

Die geringere Erregbarkeit des Atemzentrums besteht nicht nur intrauterin, sie lässt sich auch noch längere Zeit, allmählich abnehmend, beim Neugeborenen nachweisen. Man kann die Erregbarkeit des Atemzentrums ermessen aus dem Zuwachs der Lungenventilation, welchen ein Reiz von bestimmter Größe bewirkt. Als solcher meßbarer Reiz wurde Beimengung von CO_2 zur inspirierten Luft benutzt. Gleiche Mengen CO_2 wirkten in den ersten Stunden nach der Geburt viel schwächer als nach einigen Tagen, und das Maximum der Erregbarkeit wurde erst nach mehr als 8 Tagen erreicht.

Neben dieser geringen Erregbarkeit des Atemzentrums ist für die Atemruhe des Fötus eine Einrichtung bedeutungsvoll, welche bewirkt, dass jede einsetzende Inspiration sofort abgebrochen wird, so lange die Nasenöffnungen sich in Flüssigkeit, also etwa im Fruchtwasser befinden. Diese Einrichtung ist der von Rosenthal und Falk bei erwachsenen Tieren zuerst studierte sogenannte Tauchreflex. Dieser Reflex, bestehend in einer Hemmung der Atembewegungen beim Eintritt von Wasser in die Nasenöffnungen, ist beim Fötus und Neugeborenen viel stärker entwickelt als später. Wir konnten beobachten, dass vor kurzem geborne Tiere beim Untertauchen in blutwarmes Wasser auch dann für viele Minuten die Atmung vollständig unterbrachen, wenn die Trachea durch eine fest eingebundene Kanüle frei mit der Luft kommunizierte.

Es sei mir zum Schlusse noch gestattet, auf einige hier bisher nicht referierte Arbeiten der letzten Jahre kurz einzugehen, welche mit den eben besprochenen mehr oder weniger nahe Berührungspunkte haben. Da sei in erster Linie die umfangreiche Studie von Markwald über die Atembewegungen und deren Innervation beim Kaninchen genannt (Zeitschr. f. Biol. 23 S. 149). M. beschäftigt sich eingehend mit der Frage nach Sitz und Bedeutung des Atemzentrums in der *Med. oblongata*. Er bestätigt zwar die Angabe von Langendorff u. a., dass bei jungen Tieren, besonders wenn sie kleine Gaben Strychnin erhalten haben, Atmungen auch nach Abtrennung des Halsmarks beobachtet werden können, möchte aber doch an der dominierenden Bedeutung der *Med. oblongata* als Sitz des eigentlichen koordinierenden Atemzentrums, von welchem die gleichzeitigen bei der normalen Atmung zusammenwirkenden Innervationen der Atemmuskeln des Gesichts (Mund und Nasenflügel), des Kehlkopfs und der Thoraxmuskulatur ausgelöst werden, festhalten. Ueber die Art, wie die „automatische“ Erregung dieses Zentrums zu stande komme, hat M. eine Anschauung, welche mit den von Geppert, mir und Löwy gefundenen Thatsachen nicht ganz in Einklang zu bringen ist. Aus der gewiss richtigen Beobachtung, dass das Atemzentrum auch bei vollkommener Blutleere noch für einige Zeit Atembewegungen auslöst, folgert er, dass die normale Erregung des Atemzentrums nicht vom Blutreize abhängig sei, weder vom Sauerstoffmangel noch von dem Kohlensäureüberschuss des Blutes. Er vergisst hierbei, dass Blutleere eben den höchsten Grad von Sauerstoffmangel und Anhäufung aller in loco gebildeten Kohlensäure, wie aller übrigen Stoffwechselprodukte bedeutet, dass also das Atemzentrum unter diesen Umständen ähnlich stark erregt wird, wie wenn es von Erstickungsblut umspült wäre. Die Analogie der Dyspnoe bei akuter Anämie und bei Sauerstoffmangel tritt sehr evident in den Kurven hervor, welche Holovtschiner (Archiv f. Anat. u. Physiol. 1886 Suppl. S. 232) über die Atmung nach großen Blutentziehungen gegeben hat. So lange der Blutverlust nicht übermäßig wird, besteht die von Gad als

„pneumatoectische“ bezeichnete Atemform, die einzelnen Atemzüge sind sehr vertieft, ohne wesentliche Aenderung der Frequenz. Die Lebensgefahr beginnt, wenn diese Atemform in die „hypokinetische“ übergeht, charakterisiert durch frequente aber sehr flache Atemzüge bei andauernder Inspirationsstellung des Zwerchfells. Die Erlahmung des Atemzentrums spricht sich endlich aus in der synkoptischen Atmung, identisch mit der von Höggyes als terminale Atmung bei erstickenden Tieren beschriebenen: in langen Pausen folgen einander einzelne anfangs tiefe, dann immer mehr verflachende Inspirationen, zwischen welchen der Thorax in voller Kadaverstellung verharret.

Die sehr merkwürdige Form der Atmung, welche nach Abtrennung beider Vagi und der Verbindungen der Oblongata mit dem Hirn auftritt, ist von Marek wald genau studiert worden, seine Deutung dieser Atembewegungen als „Krämpfe“ wird von Löwy (l. c.) bekämpft. Derselbe zeigt, dass dieselben meist in regelmäßigem Rhythmus erfolgen und also prinzipiell nicht von den normalen Atembewegungen verschieden sind, wenn auch die Dauer der einzelnen Phasen enorm verlängert sein kann. Langendorff's Auffassung, dass die Störung nach Abtrennung der Hirnbahnen nicht, wie Marek wald will, auf Ausfall normaler Innervationen, sondern auf Reizungen von der Schnittfläche her zu beziehen sei, hat vieles für sich.

Unter den von M. studierten Reflexen auf die Atmung ist die vom Glossopharyngeus vermittelte Hemmung besonders interessant. Während die übrigen Hemmungsnerven (Trigeminus, Laryng. sup.) stets die Atmung in Expiration still stellen, findet bei Reizung des Glossopharyngeus eine Hemmung in der Stellung statt, welche der Atemapparat zufällig im Moment des Reizes hatte. Dies wird von Knoll bestritten. Die Hemmung ist eine Einrichtung zum Schutz gegen das Eindringen von Fremdkörpern in die Luftwege beim Schluckakt.

Sie wurde in einer neuern Arbeit von Marek wald (Zeitschrift f. Biologie 25 S. 1—54) im Zusammenhang mit dem Phänomen der sogenannten Schluckatmung nochmals genau untersucht. Die Schluckatmung, deren Existenz M. früher geleugnet hatte, ist nach diesen neuesten Untersuchungen eine in den Beginn des Schluckaktes fallende rudimentäre jähe Inspiration, welche etwa 2 bis 3 hundertel Sekunden nach der Kontraktion des Musc. mylo-hyoideus einsetzt und schon vollendet ist, ehe der Bissen den Aditus laryngis passiert. Sie bedingt daher keine Gefahr des Verschluckens. M. fasst sie in Harmonie mit Steiner als Irradiation der Erregung vom Schluck- auf das Atemzentrum auf. Ihr folgt alsbald die Hemmung der Atmung, welche die wesentlichste und funktionell allein bedeutungsvolle reflektorisch durch den Glossopharyngeus vermittelte Wirkung des Schluckaktes auf die Atmung ist.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1888-1889

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Zuntz Nathan

Artikel/Article: [Zur Physiologie der Atmung 506-512](#)