(Aus dem Laboratorium f. allgem. u. vergl. Physiol. des physiol. Institutes der böhm. Universität Prag.)

Über die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Panzerechsen (Crocodiliern).

Von

Prof. Dr. **Edward Babák.**

Unter der Mitwirkung des Cand. med. **J. Hepner.**

(Mit 14 Textfiguren.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	572
II. Bisherige Kenntnisse	573
III. Eigene Untersuchungen	577
1. Objekte	577
2. Befestigung der Versuchstiere und Registriermethoden.	577
3. Atemkurven der Lungenventilation.	578
4. Kehloszillationen.	584
5. Abänderungen der Atembewegungen	586
6. Normaler Atemrhythmus und seine (insbesondere reflektorische) Beeinflussung	588
7. Einfluss des Sauerstoffmangels auf den Atemrhythmus.	591
8. Einfluss des Kohlendioxyds auf den Atemrhythmus	595
9. Gleichzeitige und sukzessive Kombination des Sauerstoffmangels und des Kohlendioxydüberschusses.	596
IV. Zusammenfassung	598

I. Einleitung.

Über die Atembewegungen der bedeutungsvollen Reptiliengruppe der Crocodilier liegen, wie im weiteren angeführt wird, bisher nur mehr gelegentliche, unzureichende Kenntnisse vor; über die Regulationsverhältnisse ihrer Atemzentren gar keine. Die in der

vorhergehenden Abhandlung¹⁾ über die Atemregulation der Lacertilier vorgelegten Ergebnisse haben zur Genüge dargetan, dass sich die Reptilien in hohem Grade zu den Untersuchungen über die Tätigkeit der Atemzentren eignen (wir haben nachgewiesen, dass die ausserordentliche Lebenszähigkeit der Lacertilier weitreichende Eingriffe in den Mechanismus ihrer Atemzentren gestattet, so dass bei den Homoiothermen unmögliche Versuchsanordnungen an ihnen mit Erfolg unternommen werden können).

Die Crocodilier bilden eine eigentümliche, scharf von den übrigen Reptilien abgegrenzte Gruppe, mit einer Fülle von wichtigen morphologischen Abweichungen, denen gewiss auch weitreichende physiologische Eigentümlichkeiten entsprechen werden, über die heutzutage aber sehr wenig bekannt ist. Tatsächlich konnten wir in unseren Untersuchungen über die Eigenschaften ihrer Atemzentren erhebliche Unterschiede von den Lacertiliern feststellen (grössere, als wir erwartet haben), welche für die allgemeine Physiologie der Atemzentrentätigkeit von Bedeutung sind. Über andere physiologische Fragen haben wir an ihnen ebenfalls Beobachtungen angestellt und wollen darüber an anderer Stelle berichten.

II. Bisherige Kenntnisse.

Schon als typische Wassertiere nehmen die sämtlichen Panzerechsen unter den Reptilien eine Sonderstellung ein. Mit dieser Lebensweise ist weitgehend die ganze Architektur ihres Körpers in Beziehung zu bringen, insbesondere aber eine Reihe von morphologischen und physiologischen Anpassungen.

Die Nasengänge ziehen bei ihnen als lange, in Knochen eingesenkte Röhren von den weit distal gelegenen, in eine geräumige Pharynxhöhle mündenden Choanen bis zu den auf einer proximalen Erhebung befindlichen Nasenöffnungen (diese ragen beim im Wasser untergetauchten Tiere mit den Augen allein über die Wasseroberfläche hervor). Auf diese Weise vermögen die Tiere, während sie lange Zeit Beute im offenen Maule halten oder mit herabhängendem Unterkiefer auf die Beute lauern, bequem zu atmen, denn die Mundhöhle ist durch den leistenförmig erhobenen und mit einem ähnlichen Ge-

---

1) E. Babák, Über die Atembewegungen und ihre Regulation bei den Eidechsen (Leguanen). Pflüger's Arch. Bd. 156 S. 531. 1914.

bilde des Gaumens sich verbindenden hinteren Rand der Zunge vollkommen von der geräumigen Rachenhöhle abgeschlossen. Der Nasenverschluss wird [Bruner¹⁾] durch halbkreisförmigen *M. constrictor naris*, die Eröffnung durch *M. dilatator naris* besorgt.

Die lange Luftröhre führt zu den mächtigen Lungensäcken, in denen der Hauptbronchus bis zum distalen Ende gerade nach hinten zieht und in regelmässigen Abständen sekundäre Bronchi abgibt. Ausgiebig ist die blasebalgartige [Pagenstecher²⁾] Ventilationsvorrichtung der Lungen; es nimmt sowohl der Thorax als auch das Abdomen daran Anteil, indem gewisse von den Abdominalrippen ziehende Muskelzüge zwerchfellartig funktionieren. Bei Pagenstecher finden wir eine eingehende Schilderung der Skeletteile und der Muskeln, teilweise auch bei Gadow³⁾ und Couvreur⁴⁾; was speziell den „Diaphragma“-Muskel betrifft, so entspringt er dem letzten Paar der Abdominalrippen und erstreckt sich als breite Membran frei in der Bauchwand proximalwärts, um aponeurotisch in die zwischen (dem Sternum) den Lungen, der Leber und dem Magen in Gestalt einer Scheidewand zwischen der Thorax- und Bauchhöhle entwickelten starken Peritonealmembranen überzugehen. Insbesondere Couvreur schildert die Tätigkeit dieses Muskelapparates; er hat beobachtet, dass zugleich mit dem Expirationsstrom aus der Trachea eine deutliche Aufblähung des Abdomens registriert werden konnte. Dadurch aufmerksam gemacht, konnte er feststellen, dass bei jeder Inspiration das Herz, die Leber und der Darm distalwärts gezogen werden, wobei die Region hinter dem Sternum einsinkt, um bei der Expiration sich wieder auszudehnen (einerseits passiv, andererseits durch die Tätigkeit gewisser Abdominalmuskeln); es lässt sich durch direkte Reizung des obenerwähnten Muskels eine longitudinale Vergrößerung der Thoraxhöhle auslösen. Pagenstecher vergleicht die äusserlich kenntliche Bewegungsart bei der Atmung der Crocodilier mit derjenigen eines Blasebalges, auch insofern die knorpeligen Mittelstücke der Rippen sowie die rippenlose Seitenwand der Lumbalgegend und die Schilder in der Seitenlinie gleich dem Leder an einem Blase-

---

1) H. L. Bruner, New nasal muscles in the Reptilia. Anat. Anz. Bd. 13 S. 217. 1897.

2) H. A. Pagenstecher, Allgem. Zoologie Bd. 2. Berlin 1880.

3) H. Gadow, Amphibia and reptiles. Cambr. Nat. Hist. vol. 8. 1901.

4) E. Couvreur, Recherches sur la respiration du caïman. Mém. de la Soc. de Biol. 1888 p. 6.

balg die beiden festen Wände voneinander zu entfernen und einander zu nähern gestatten, welche Ähnlichkeit noch dadurch vermehrt ist, dass der Brustkasten vorn enger und wegen der geringen Länge der Rippenmittelstücke weniger dehnbar ist.

P. Bert's¹⁾ experimentelle Untersuchungen am Kaiman wurden hauptsächlich so ausgeführt, dass einem jungen Tiere eine respiratorische Kappe auf den proximalen Abschnitt des Kopfes aufgesetzt wurde oder dass die Pelotte einer Marey'schen Trommel zur Oberfläche eines grossen Exemplars genähert wurde, so, dass die Exkursionen registriert werden konnten. Die Exkursionen findet der Autor im transversalen Durchmesser am bedeutendsten, was bei dem Aufliegen des Bauches auf der Erde zweckmässig ist. Die Atemkurven erscheinen zu zwei oder drei gruppiert (selten isoliert); die Gruppen sind durch lange inspiratorische Pausen ($\frac{1}{2}$ Minute bis über 2 Minuten) getrennt; nebstdem treten 30- bis 40 mal frequentere Bewegungen der Kehlgegend auf, ähnlich den Kehloszillationen der Schildkröten usw., und sind insbesondere am gereizten Tiere auffällig: sie füllen fast die ganze Inspirationspause aus und erneuern, wie sich durch Registrierung mittelst der Kappe direkt nachweisen lässt, teilweise die Luft in der Pharynxhöhle. P. Bert hat die eine Nasenöffnung verstopft und aus der anderen Kurven aufgezeichnet, die vollständig mit den normalen übereinstimmen, so dass es sich bei der Inspirationspause sichtlich um eine hinter den Nasenöffnungen befindliche Schlusseinrichtung handelt ohne irgendwelche wesentliche Beteiligung des Nasensphinkters. Der Verschluss findet in der Atemspalte statt, denn nach Einlegen einer Kanüle in die letztere wird die andauernde Aufblähung vereitelt; dabei sucht das Tier durch vermehrte Inspirationen vergeblich die Lungen ausgedehnt zu halten (es folgen bis zehn bis zwölf heftige Atemakte hintereinander).

P. Bert gegenüber hat Siefert²⁾ an einem tracheotomierten Alligator vollends gleiche Atemkurven wie bei den übrigen Reptilien erhalten, nämlich dreiphasige Atemzüge (wo von der Phase in mittlerer Inspirationslage eine volle Expiration, unmittelbare Inspiration und

---

1) P. Bert, Des mouvements respiratoires chez les batraciens et les reptiles. Journ. de l'anat. et de la physiol. t. 6 p. 113. 1869.

2) E. Siefert, Über die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflüger's Arch. Bd. 64 S. 321. 1896.

partielle Expiration nacheinander folgen) erhalten, im Grunde denjenigen bei anderen Reptilien ähnlich; es wäre also kaum daran zu denken, dass die Atemspalte durch ihr Spiel die Spaltung der Expiration bedingt.

Nach Couvreur (l. c.) wiederum ist die Expiration zweiphasig, aber so, dass die aus den Lungen gepresste Luft sich vorerst in der Pharynxhöhle anhäuft und die Kehlgegend auftreibt, um erst nachträglich durch die Kontraktion dieser Gegend nach aussen entleert zu werden, was er durch die am Abdomen und in der Kehlgegend gleichzeitig aufgenommenen Kurven belegt (insbesondere klar, wenn das Tier gereizt ist). Diese Kehlbewegungen müssen von den sogenannten „Kehloszillationen“ (Couvreur schreibt mit Unrecht „Schluckatmungen“), die während der grossen Pausen der Lungenatmung vorkommen, grundsätzlich unterschieden werden. Sonst beschreibt er den Atemrhythmus ähnlich wie P. Bert: Gruppen von je zwei bis drei Atemzügen in 1—2 Minuten in der Ruhe, von bis zwölf nach der Reizung. (Couvreur hat nebstdem die Vaguswirkung auf die Atmung erforscht und hält dafür, dass sie nur in zentripetaler Innervation besteht: es wird inspiratorischer Atemstillstand vom Vagus ausgelöst.)

Bei Schiff¹⁾ haben wir gelegentlich eine Bemerkung gefunden, dass nach Brown-Séguard (die Quelle wird nicht genau angegeben) Bennett Dowler bei Alligatoren nach der Durchschneidung des Halsmarkes Rumpfatmung gesehen hatte.

Den Einfluss der Wärme in Hinsicht auf die sogenannte thermische Polypnoë haben Langlois und Pellegrin²⁾ an Krokodilen untersucht: die Zahl der Atemzüge ist bei fortschreitender Erwärmung bis auf 60 in einer Minute gestiegen, aber später wieder auf 15—20 (in 10—15 Minuten) gesunken (38° C.); 39° C. Körperwärme ist tödlich. Keine Polypnoë (welche die Wüstenreptilien gegen 39° C. als ein plötzlich ausbrechender, ungemein frequenter Atemrhythmus auszeichnet und als Schutzeinrichtung gegen Überhitzung aufgefasst wird) ist da aufgetreten.

---

1) M. Schiff, *Gesammelte Beiträge zur Physiologie* Bd. I S. 4. 1894.

2) J. P. Langlois et J. Pellegrin, *A propos de la régulation thermique des reptiles*. *Compt. Rend. Soc. Biol.* t. 55 p. 875. 1903.

III. Eigene Untersuchungen.

1. Objekte.

Unsere Beobachtungen wurden an drei Alligatoren (*Alligator mississippiensis*) und einem Nilkrokodil (*Crocodilus niloticus* s. *vulgaris*) ausgeführt. Den grössten von den Alligatoren halte ich schon auf das fünfte Jahr in einem grossen Aquaterrarium, wo er von etwa 25 cm Länge auf 120 cm ausgewachsen ist; unter denselben Verhältnissen — wohl infolge, trotz der Heizung, ungünstiger Temperaturbedingungen — ist das Krokodil, ursprünglich etwa gleich gross, weit hinter dem Alligator im Wachstum zurückgeblieben. Der mittlere Alligator (zweijährig, 32 cm lang) bewohnt ein kleineres Terrarium (mit einem grossen *Varanus bengalensis*). Das kleinste Stück war 25 cm lang. Der grosse Alligator ist sehr zahm (wenigstens bei Anwesenheit der gewohnten Personen), der jüngere ist scheu, der jüngste völlig zahm; sie lassen sich ohne starke Abwehr- oder Angriffsbewegungen fangen und sogar lange in den Händen halten oder befestigen. Sie leben oft ganze Tage lang draussen im Zimmer, wobei der grosse ganz genau seine Wohnung aufsucht und trotz des schwierigen Zuganges hineinkriecht. Demgegenüber ist das weit kleinere Krokodil (etwa 70 cm lang) unzähmbar und durch seine katzenartigen, plötzlichen Angriffe und äusserst genaues Zielen mit dem schrecklichen Gebiss sehr gefährlich; nur bei geschickter Manipulation kann es festgenommen werden (unmittelbar hinter dem Kopfe und am Becken).

Die Beobachtung der Panzerechsen geschah einerseits unter den normalen Verhältnissen, in ihrem Terrarium, ohne Registrierung, durch blosse Inspektion, oder die Tiere wurden behufs Registrierung befestigt.

2. Befestigung der Versuchstiere und Registriermethoden.

Unsere Registrierung wurde grösstenteils vermittelt der Marey'schen Trommel vollführt, welche mit Gummisäckchen verbunden waren, die etwas aufgeblasen den verschiedenen Regionen des Rumpfes seitlich anlagen oder unter die Kehle angebracht wurden; zur Kontrolle wurden auch einige Aufzeichnungen vermittelt einer direkt mit der Aussenfläche des Thorax verbundenen Hebelvorrichtung ausgeführt. Es handelte sich uns nicht so sehr um eine genaue Aufzeichnung des Verlaufes der einzelnen Atemakte als um Registrierung der Grösse (Tiefe) und Frequenz der Atmung, zu welchem

Zwecke wohl diese äusserst einfache und bequeme Methode hinreichend ist. Das Tier musste schonend befestigt werden, was wir nach langem Herumprobieren endlich am besten auf die Weise vollführt gefunden haben, dass die ventrale Fläche des Rumpfes einem langen engen Brettchen, das vorn und hinten an Füsschen stand, auflag, wobei aber die Extremitäten sich nicht aufstemmen konnten; dies wurde dadurch erzielt, dass wir vermittelst breiter weicher Binden (bei dem kleinen Alligator, während bei den grossen weich untergelegte Riemen benutzt werden mussten) den Vorderkörper in der Gegend des Schultergürtels, den Hinterkörper in der Gegend des Beckens an das Gestell gut befestigten, wobei die Extremitäten frei in die Luft hervorragten und keinen festen Punkt berühren konnten. Der Schwanz, besonders bei grösseren Tieren eine ungemein kräftige Waffe, wurde, vermittelst der Binden in ganzer Länge umwickelt, an das Gestell befestigt. So ist nur der Rumpf frei geblieben und gestattete bequem die Registrierung seiner Bewegungen. Das Verhalten des Tieres ist bald ganz ruhig; aber der Atemrhythmus ist, der Norm gegenüber, dauernd gleichmässig verändert (s. weiter).

Zur Ermöglichung der Lungenventilation mit verschiedenen Gasen diente eine Gummikappe, welche auf die Schnauze eingesteckt und vor den Augen ganz leicht zugebunden wurde, so dass das vorn einströmende Gas auf dieser Stelle entweichen konnte; die genügend ausgiebige Durchströmung verhinderte dabei das Einatmen der Luft von hinten. Auch diese einfache Vorrichtung hat sich für den Zweck unserer Versuche als völlig hinreichend erwiesen.

3. Atemkurven der Lungenventilation.

Die Atemkurven, welche mit der meist von uns benutzten Methode der Luftübertragung vermittelst der am Körper angebrachten Gummisäckchen und der Marey'schen Trommeln gewonnen wurden, waren fast durchwegs typisch dreiphasig, ähnlich wie dies mit ähnlicher Methode verschiedene Autoren bei den Reptilien überhaupt und im besonderen Siefert bei dem Alligator (bei tracheotomiertem Tiere) sichergestellt haben. Mit der Hebelvorrichtung (ein leichter Hebel war da durch einen Seidenfaden direkt mit der Thoraxwand verbunden) wurden Atemkurven mit ebenfalls deutlich ausgeprägter Dreiphasigkeit erhalten (s. Fig. 8 u. 9), solange

das Tier aus der Kopfkappe atmete; aber bei freier Atmung aus der Atmosphäre war die Dreiphasigkeit weit schwächer ausgeprägt (Fig. 8), bis auch fast rein zweiphasige Atemkurven erschienen (insbesondere wenn der Hebel mit dem mittleren oder proximalen Thoraxabschnitte verbunden war, deren Exkursionen kleiner sind als die des distalen Abschnittes). Mit blossem Auge ist die Dreiphasigkeit der Rumpfbewegungen in der Regel ganz deutlich verfolgbar.

P. Bert's zweiphasige, fast sinusoidale Atemkurven (vermittelt einer mit Marey'scher Trommel verbundenen Schnauzenkappe beim Alligator erhalten) lassen sich kaum auf die Weise erklären, dass durch den Schluss der Atemspalte die dritte Phase (= partielle Expiration resp. Einstellung des Atemapparates in weitreichend noch inspiratorisch aufgeblähtem Zustande) ausgeschaltet wäre, denn P. Bert hat solche zweiphasige Kurven angeblich auch von der Aussenfläche des Rumpfes an einem grossen Kaiman (mittelt eines „tambour à pied“) aufgezeichnet und ebenfalls nach der Intubation des Larynx. Vielleicht lässt sich P. Bert's Ergebnis so erklären, dass an grossen Tieren zweiphasiger Atemtypus vorkommen kann, worüber unsere weiteren Befunde einzusehen sind, nach denen bei einem 120 cm langen Alligator fast reine zweiphasige Kurven aufzutreten pflegen, indem die Pause zuweilen so verkürzt wird, dass sie sich nur durch Auszackung des Expirationsschenkels der Atemkurve kundgibt (Fig. 3 u. 4).

Wenn wir nun bei den mittelst der an den Körper angebrachten und mit Marey'schen Trommeln verbundenen Gummisäckchen gewonnenen Kurven des mittelgrossen Alligators bleiben (Fig. 1), so sieht man, dass in der Regel aus der auffällig ausgeprägten Ruhelage eine jähe Senkung der Schreibfeder — zweite Phase der Expiration — erfolgt, dann ein gewöhnlich ebenfalls rasches Ansteigen — Inspiration —, aber weit über die angeführte Ausgangslage hinaus —, folgt und unmittelbar hierauf eine Senkung — erste Phase der Expiration —, die in eine mehr oder weniger (was die Lage und Länge betrifft) mit der vorangehenden übereinstimmende apnoische Pause übergeht. Wir wollen nun die Verhältnisse dieser Phasen im einzelnen näher betrachten, und zwar zuerst auf Grund der Versuche am mittelgrossen Exemplar.

Zuweilen sieht man längere Zeit hindurch ganz regelmässige Atmungen derart, dass sämtliche Pausen annähernd gleich

lang und in gleichem Niveau liegen und die expiratorischen Zacken unterhalb mit den inspiratorischen oberhalb der Abszisse fast gleich sind. Diese Gleichheit betrifft aber nur die Höhe, nicht die Form, denn die untere Zacke ist gewöhnlich mehr bauchig (Fig. 3, 4, 12 u. 13), während die obere spitzig ausgezogen zu sein pflegt; die untere beginnt plötzlich, fast senkrecht von der Ruhepause herab, die obere —

Fig. 1. Atemkurven eines kleinen Alligators (mittels Marey'scher Vorrichtungen registriert.) Erste und zweite Reihe: regelmässiger Lungenatemrhythmus mit den seinen Pausen entsprechenden Perioden der Kehloszillationen. Dritte und vierte Reihe: ein etwas gestörter Lungenatemrhythmus mit den seinen Pausen entsprechenden Perioden der Kehloszillationen (die Störung wurde durch verschiedene mechanische Reize künstlich herbeigeführt). 1 cm Abszisse = 5,7 Sek. (in nicht verkleinerten Bildern).

zuerst steil — kehrt im späteren Verlaufe allmählich im Bogen in das Niveau der (weiteren) Ruhepause zurück.

Aber gewöhnlich hat die Atemregistrierung keine so regelmässigen Kurven zu verzeichnen. Auch bei annähernd gleichem Niveau der aufeinanderfolgenden Pausenlinien pflegt die obere Zacke deutlich bis auffallend kleiner zu sein (Fig. 1, 2, 11 u. 12), das heisst, die erste Phase der Expirationsbewegung ist geringer als die zweite, was umgekehrt für die betreffenden (imaginären, da die Inspiration in Wirklichkeit in einem Zuge verläuft)

Teile des Inspirationsschenkels gilt (wenn man sich die letztere durch die Pausenlinie zerteilt denkt).

Die Höhe der Atempause erhält sich oft sehr konstant; aber es ist durchaus nicht möglich, mit Siefert von einer „Ruhepause im strengsten Wortsinne zu sprechen, während der keinerlei Muskelkräfte in Wirksamkeit treten“ und der Thorax sich „in seiner elastischen Gleichgewichtslage = Kadaverstellung befindet“. Auch unter den normalen Bedingungen finden wir oft, dass die nacheinanderfolgenden Pausenlinien verschieden hoch sein können; insbesondere wird beobachtet, dass eine stärkere (und schnellere) Inspiration die Lage der nachfolgenden Pause auffällig erhebt (Fig. 2, s. auch Fig. 5 u. 6), worauf zuweilen eine mächtige

Fig. 2. Atemkurven eines kleinen Alligators (etwas unregelmässiger Typus bei mechanischer künstlicher Reizung des Tieres.) Oben Lungenatmungen, unten Kehloszillationen.

Expiration, gefolgt von schwacher oder gedehnter Inspiration, mehr oder weniger genau das frühere Niveau herbeiführt; gewöhnlich aber sinken die Pausenlinien von einigen folgenden Atemakten allmählich zu dem früheren Niveau, worauf sich das ganze Phänomen gleichsam periodisch wiederholen kann. Man darf also behaupten, dass keine konstante Ruhelage des Atemapparates besteht.

Die Pausenlinien, die nach den ersten Phasen der Expirationen folgen, sind zuweilen fast genau horizontal; aber öfters sieht man, dass der absteigende Schenkel der oberen Zacke der Atemkurve sich allmählich in die Pausenlinie fortsetzt und mehr oder minder stark geneigt ist, das heisst, der Thorax stellt seine erste expiratorische Senkung überhaupt nicht ein, sondern verkleinert noch weiter allmählich seinen Umfang, bis plötzlich die zweite Phase der Expiration erscheint (Fig. 3 u. 4) (s. noch unten über die Verhältnisse bei dem grossen Alligator).

Die Dauer der Atempausen ist oft sehr regelmässig konstant,

insbesondere wo gleichgrosse Inspirationen vorhanden sind; sonst folgen den mächtigeren Inspirationen längere Pausen nach.

Verbindet man durch eine Gerade die Gipfel der Zacken von zwei Atemakten, die zum Beispiel 5 Minuten weit voneinanderliegen, so sieht man sehr schön, dass die Lagen der unteren Zacken der zwischen ihnen liegenden Kurven (wo zweite Phasen der Expirationen in Inspiration übergehen) untereinander übereinstimmen, ja sogar genau die Gerade berühren, während die oberen (Inspirations-)Zacken weitgehend differieren. Man könnte also die den Gipfeln der unteren Zacken entsprechende Thoraxlage, das heisst die expiratorische Lage, für den Gleichgewichtszustand des Thorax halten, wie es für andere Reptilien Kahn¹⁾ hervor-gehoben hat.

An den Pausenlinien und teilweise auch in der letzten Phase des ersten Abschnittes der Expiration, welcher in die Pausenlinie übergeht, werden oft feine Wellen aufgezeichnet (s. Fig. 1), welche man durch die gleichzeitig erfolgenden Kehlbewegungen bedingt halten könnte. Wir haben in einigen Versuchsreihen, welche die normale Atmung während längerer Zeit untersuchen sollten, zugleich auch die Kehloszillationen aufgenommen (vermitteltst eines kleinen Gummisäckchens, dessen Luftschwankungen auf eine Marey'sche Trommel übertragen wurden, s. weiteren Abschnitt); es hat sich da herausgestellt, dass der Rhythmus der Kehloszillationen weit schneller ist als die in den Pausen der Lungenatemkurven registrierten Wellenbewegungen, so dass es sich im letzten Falle wohl um den Einfluss der Herztätigkeit handelt.

Es ist von Bedeutung, auch die Stelle, woher wir die Thorax-exkursionen aufzeichnen, zu berücksichtigen: es lässt sich da insbesondere vermittels der von uns verwendeten Hebelvorrichtung das auch schon bei blosser Inspektion deutliche Verhalten graphisch demonstrieren, dass die Exkursionen distal grösser sind als in der Mitte des Rumpfes oder proximal. Die in der Mitte oder vorn aufgenommenen Atemkurven geben oft die erste Phase der Expiration fast gar nicht kund.

Zwischen dem kleinen und grossen Exemplar des Alligators konstatiert man gewisse Unterschiede, die, obgleich nicht wesentlich,

---

1) R. H. Kahn, Zur Lehre von der Atmung der Reptilien. Arch. f. Physiol. 1902 S. 29.

doch äusserlich von erheblichem Betrage zu sein pflegen. Auf der ersten Stelle könnte man sagen, dass bei dem ersteren die Atempausen, auch wenn sie bei weitem nicht konstante Höhe einnehmen, doch nur gewissermaassen — durch ihren weitreichend horizontalen Verlauf — in dem Atembilde so imponieren, dass man sie unwillkürlich zum Ausgangspunkte der Bewegungsphasen des Atemapparates wählt; demgegenüber fallen in dem Atembilde des grossen Alligators die Bewegungsphasen weit mehr auf (Fig. 3 u. 4), und die Atempausen treten in den Hintergrund; denn einerseits sind die letzteren bei manchen Atemakten klein, ja fehlen fast vollständig, so dass die zweite Phase der Expiration unmittelbar nach dem zweiten verlangsamten Abschnitte der ersten expiratorischen

Fig. 3. Atemkurven eines grösseren Alligators. (Verkleinert $\frac{5}{6}$.)

Phase rasch einsetzt; andererseits erlangen die unteren (expiratorischen) Zacken eine bauchige Aushöhlung, d. h. der Übergang der Expiration in die Inspiration ist gedehnt; die oberen (inspiratorischen) Zacken sind oft klein, d. h. die erste Phase der Expiration ist stark verkürzt gegenüber der zweiten, zuweilen wieder sehr auffällig. Auf diese Weise könnte man vielleicht begreifen, wie die zweiphasigen Atemkurven P. Bert's bei grossem Kaiman erlangt worden waren (siehe oben).

Oft sieht man bei dem grossen (fixierten) Alligator gewisse Periodizität, indem nach (einem) zwei bis drei (bis fünf) mehr weniger gleichartigen Atemakten mit kurzen Pausen eine längere zustande kommt (s. Fig. 4).

Im Vergleiche mit den von uns untersuchten Leguanen (Pflüger's Arch. Bd. 156 S. 531) lässt sich insbesondere folgender Unterschied im Aussehen der Atemkurven hervorheben. Die Crocodilier zeigen (unter gleichen Bedingungen der Versuchsanordnung)

deutliche interexpiratorische Atempause, während dieselbe bei den Eidechsen oft kaum angedeutet ist; auch bei der durch die Temperatur viermal der Norm gegenüber vermehrten Atemfrequenz werden völlig ausgesprochene, regelmässige Pausen verzeichnet. Die Dreiphasigkeit kennzeichnet also die Atemkurven der Crocodilier weit mehr als diejenigen der Leguane resp. Eidechsen.

4. Kehloszillationen.

Die Kehloszillationen, denen wir während der weiteren Versuchsanstellungen keine grössere Aufmerksamkeit geschenkt haben, füllen in verschiedener Anzahl die Ruhepausen zwischen den Lungenatmungen aus. Während langer Pausen sind sie also sehr zahlreich (an freien Tieren haben wir bis Hunderte gezählt); sie werden durch die bevorstehende zweite Phase der Expiration gehemmt (siehe weiter).

Bei frei beobachtetem Tiere werden die Kehloszillationen zuweilen mit merkwürdiger Gleichmässigkeit vollführt; unter gewissen unbekannten Bedingungen aber ist ihr Rhythmus sehr veränderlich, ebenso wie die Grösse der Exkursionen; regelmässiger kommt es vor, dass sie in der ersten Zeit nach dem Lungenatemakte schwach sind (oder sogar fehlen), um allmählich verstärkt und dann gleichmässig fortgesetzt zu werden; weiter pflegen sie sich auch, wenn das Tier die Augen schliesst, zu vermindern und sogar zu verlieren (oft kommt da ein periodischer Rhythmus zum Vorschein), und nach Eröffnung der Augen setzt zuerst ein schwacher und seltener, später erst starker und häufiger beständiger Rhythmus ein; auch nach Unruhe werden sie oft vermisst. (Über den Einfluss der Temperatur siehe S. 590.)

Fig. 4. Atemrhythmus von periodischem Aussehen bei dem grösseren Alligator. (Verkleinert $1/2$.)

Wir haben (siehe oben) in vielen Versuchen an normal aus der Atmosphäre atmendem Tiere die Kehloszillationen zugleich mit den Thoraxatemakten registriert (Fig. 1, 2 u. 6). Man sieht da, dass die Hemmung der Kehloszillationen oft schon $\frac{1}{2}$ —1 Sekunde vor dem Beginn der zweiten expiratorischen Senkung zustande kommt, andermal fast synchron, oder es folgen sogar noch eine, höchstens zwei Kehloszillationen am Anfange der Expiration. Während der Inspiration ist in der Regel eine Ruhepause des Kehlrhythmus vorhanden; aber zuweilen beginnt der letztere schon am Ende der Inspiration, öfters am Beginne des ersten Abschnittes der Expiration, während des Überganges derselben in die Pausenlinie oder im späteren Verlaufe der letzteren. Oft sind die ersten Kehloszillationen klein, um allmählich sich zu vergrößern (und zuweilen auch schneller zu werden).

Es lässt sich da vielleicht — im Anschluss an die Kehloszillationen bei den Amphibien — von einem Kehl- und von einem Lungenatemzentrum sprechen [siehe Babák¹⁾]; allerdings ist die respiratorische Bedeutung der Kehloszillationen bei den Reptilien noch problematischer als bei den Amphibien: während bei diesen energischere Bewegungen der Kehle den integrierenden Bestandteil des Lungenatemaktes bilden und die schwächeren wenigstens den Luftinhalt der (gaswechselverrichtenden) Mundhöhle erneuern, sind bei den Reptilien — die „Schluckatmungen“ ausgenommen — die Kehlbewegungen aus dem Mechanismus der Lungenatmung ausgeschaltet, und die Kehloszillationen vollführen keinen Luftwechsel in der Mundhöhle, sondern könnten nur, wie es P. Bert (s. schon oben) für die Crocodilier angibt, indirekt die Luft in der von der Mundhöhle völlig abgetrennten (s. S. 573) Pharynxhöhle partiell erneuern (unserer Meinung nach eher nur durchmischen). Eigentliche „Schluckatmungen“, über welche das Wesentliche bei Babák (l. c. und in Winterstein's Handbuche der vergleichenden Physiologie, I. 2, Mechanik und Innervation der Atmung, Abschnitt Reptilien) zu finden ist, kommen wahrscheinlich bei den Crocodiliern nicht vor.

Mit diesem Vorbehalt könnte man sagen, dass die Tätigkeit des Lungenatemzentrums diejenige des Zentrums für Kehloszillationen oder des „Kehloszillationszentrums“ hemmt.

---

1) E. Babák, Über die Kehl- und Lungenatembewegungen der Amphibien und ihre Regulation. Pflüger's Arch. f. Physiol. Bd. 154 S. 66. 1913.

5. Abänderungen der Atembewegungen.

Als Abänderungen der Atembewegungen sind insbesondere folgende Erscheinungen anzuführen. Zuweilen geht die Inspiration in eine einheitliche, dem Betrage nach der letzteren gleiche Expiration über (s. Fig. 1 am Anfange der dritten Kurvenreihe, weiter Fig. 5 u. 6), was sich sogar wiederholen kann. Die Exkursionen pflegen gewöhnlich kleiner zu sein als in der Norm, das heisst die obere (Inspirations)-Zacke ist niedriger (sie erreicht sogar oft

Fig. 5. Atemkurven eines kleinen Alligators, von deutlich unregelmässigem Typus (unten Kehlbewegungen).

Fig. 6. Atemkurven eines kleinen Alligators, von deutlich unregelmässigem Typus (bei künstlicher Reizung des Tieres, unten entsprechende Kehlozillationen).

nur die Höhe der vorigen Pausenlinie), während die untere normal verbleibt. Dabei ist vollkommene Ruhe des Tieres hervorzuhehen.

Während der Unruhe werden (abgesehen von den unregelmässigen Störungen der Atemkurven) am gereizten Tiere insbesondere verkleinerte, aber zahlreiche Atmungen konstatiert, wobei das eben berührte Verhalten in stärkerem Maasse sich kundgibt: es folgen mehrere seichte Expirationen und Inspirationen nacheinander, wobei der gedehntere Verlauf im letzten Abschnitte der absteigenden (expiratorischen) Schenkel der Kurven deutlich ist. Vielleicht sind die an erster Stelle erwähnten Vorkommnisse nur schwächere Fälle dieser zuletzt erwähnten.

Während des Reizzustandes, insbesondere bei Erstickung, wurden, gleich aus der Ruhepause ausgehend, zuweilen ungemein ausgiebige Inspirationen wahrgenommen (s. Fig. 13).

Die „Quakbewegungen“, die aber nicht immer mit einem tönenden Quakgeräusch verbunden zu sein brauchen, haben wir während der Temperatur- und Erstickungsversuche sehr oft registriert. Es handelt sich da um periodisch rhythmische Erscheinung (Fig. 7); oft werden drei bis auch fünf und mehrere Gruppen von mächtig abgeänderten Atembewegungen verzeichnet. Von der Pausenlinie des letzten, gewöhnlich schon abnormalen Lungenatemzuges erhebt sich (starke Inspiration!) die Feder plötzlich in die Höhe, um rasch nach unten und wieder nach

Fig. 7. Atembewegungen bei fortgeschrittener Einwirkung von hoher Temperatur, mit Quakperioden.

oben zu oszillieren; die ersten Oszillationen erreichen gewöhnlich höchstens das Niveau der Pausenlinie, nachher senken sie sich tiefer; dann erfolgt eine gedehntere Inspiration und neue Gruppe rascher Oszillationen, wo die unteren Zacken, zuerst klein, progressiv tiefer und tiefer reichen und die oberen zugleich sich erniedrigen; die Periode kann sich wiederholen, um endlich durch eine oder zwei gedehntere Gruppen in eine Pausenlinie überzugehen; nachher können normale Atemzüge erscheinen, dann neue Quakperioden usw.

Was das Vorkommen dieser Quakbewegungen betrifft, so haben wir sie einerseits (wie oben dargelegt wurde) bei Erstickungsversuchen beobachtet, als sich das Tier unwohl fühlte; anderseits kamen sie bei dem kleinen Alligator auch vor, wenn er längere Zeit ausserhalb des mässig geheizten Terrariums verweilte und sich wahrscheinlich „kühl fühlte“, dann aber auch als Reaktionen auf die Nähe des grossen Exemplars: es konnte z. B. verzeichnet werden, dass das kleine Tier lebhaft quakte, wenn das

grosse im Zimmer umherkroch oder (wobei das Gesicht ausgeschlossen war) wenn es sich unter seinem Behälter längere Zeit aufhielt (oder wenn das kleine Tier in der Nähe des grossen Behälters weilte, wobei allerdings nicht ausgeschlossen war, dass es sich um Unwohlsein infolge der Kälte handelte); sehr bemerkenswert waren dann die „Verständigungszeichen“ vermittelt des Quakens: ein ganz kleines (25 cm) Exemplar hat durch sein lebhaftes Verhalten das mittlere Tier zu wiederholtem Quaken gebracht, worauf das grosse im Zimmer umherkriechende Tier ebenfalls zu „quaken“ begonnen hat (allerdings erinnert hier das Geräusch mehr ans Brüllen); umgekehrt hat wieder das grosse Exemplar auf die Weite die kleineren zum Quaken bewegt.

Bei freien Tieren wird auch lautes Zischen beobachtet (als Schreckmittel), beim Krokodil ausserdem ein starkes „Anfauchen“.

6. Normaler Atemrhythmus und seine (insbesondere reflektorische) Beeinflussung.

Das frei in seinem Behälter sich aufhaltende (z. B. sonnende oder am warmen Boden sich erwärmende) Tier weist periodischen Atemtypus auf, indem, wie es schon P. Bert angegeben hatte, meistens Gruppen von zwei, seltener drei Atembewegungen auftreten (nach unseren Beobachtungen sieht man noch seltener Gruppen von mehreren oder nur vereinzelte Atemakte), durch verschieden lange, bisweilen sehr lange Pausen getrennt, die von mehr oder minder gleichgrossen und frequenten Kehloszillationen ausgefüllt sind.

Auch bei fixierten (Fig. 8) Tieren sieht man im Grunde ähnliches Verhalten, doch etwas unregelmässigeres, indem Gruppen von drei Atemakten öfters und ebenfalls oft Gruppen von vier (Fig. 9) bis sogar acht Atemakten, ausserdem in kürzeren Intervallen, ausgeführt werden, obwohl hier und da auch durch längere Zeit regelmässiges Auftreten von je zwei Atemkurven (in weitreichend gleichen, langen Intervallen) beobachtet werden kann. — Dabei kommt oft vor, dass der erste Atemakt kleiner als der zweite ist oder, bei grösseren Gruppen, dass fortschreitend sich vergrössernde Exkursionen auftreten (Fig. 10). Nebstdem zeichnen sich die Atemkurven innerhalb der Gruppe dadurch aus, dass keine Pausen zwischen ihnen vorkommen. Aber ganz deutlich lässt sich beobachten, dass die jederseits von der Atemgruppe befindlichen Ruhe-

pausen [ebenfalls wie bei dem gleichmässigen (nicht periodischen) Atemrhythmus des aus der Kopfkappe atmenden Tieres, s. oben, sowie weiter] etwas höher liegen als die Gipfel der unteren Zacken der Atemkurven, d. h. dass sie der Atemlage in der Inspirationsblähung, nach partieller Expiration, entsprechen.

Während die Fixierung das Verhalten des Atemrhythmus nur unbedeutend verändert, folgt dem Aufsetzen der Kopfkappe (Fig. 8) (behufs Zuleitung von verschiedenen Gasgemischen) eine wesentliche Abänderung nach. Nach vorübergehender reflektorischer Atemeinstellung erscheint nämlich an Stelle der periodischen Atmung ein beständiger Atemrhythmus, der unbegrenzt lange ganz regelmässig sich erhält (solange um Lufterneuerung in der Kappe gesorgt wird); dabei verhält sich das Versuchstier vollständig ruhig. Insbesondere bei dem mittelgrossen Alligator haben wir da oft genau gleiche und genau gleich voneinander durch

Fig. 8. Periodischer und beständiger Atemrhythmus (registriert direkt mittels Hebelvorrichtung). Erste Reihe: normale Perioden von zwei Atemakten, bei ruhigem, fixiertem Tiere (ohne Kopfkappe). Zweite bis vierte Reihe: beständiger Atemrhythmus desselben Tieres nach Aufsetzung der Kopfkappe.

Ruhepausen in der Inspirationsblähung (nach partieller Expiration) getrennte Atemakte verzeichnen können, so dass dieser Atemrhythmus sich sehr gut zum Ausgangspunkte verschiedener weiteren Versuchsanstellungen benützen lässt. Im ganzen pflegt die Atemfrequenz (auf Zeiteinheit im Durchschnitte bezogen) bei diesem beständigen Atemrhythmus sich annähernd zwischen gleichen Grenzzahlen zu bewegen, wie bei der periodischen Atmung.

Diese Beeinflussung des Atemrhythmus verdient gewiss Aufmerksamkeit, und wir haben die Absicht, uns mit dieser Erscheinung in einer speziellen Untersuchung eingehender zu beschäftigen. An

Fig. 9. Periodische Atmung (mittels Hebelvorrichtung registriert).

Fig. 10. Atempériode mit fortschreitend anwachsenden Atemakten (mit Hebelvorrichtung registriert).

dieser Stelle führen wir nur noch an, dass, wenn man auf ein regelmässig periodisch atmendes, freies Tier verschiedene Reize einwirken lässt, das Atemzentrum nach jeder Atemgruppe gleichsam eine refraktäre Phase aufweist: unmittelbar oder gewisse Zeit hierauf (bis fast 1 Minute!) applizierte Reize sind wirkungslos; aber etwas später ruft ein Geräusch, eine Erschütterung oder Beschattung eine Atemgruppe hervor (d. h. sie erscheint früher, als sie beim ungestörten, gleichmässig periodisch atmenden Tier erscheinen würde).

Um einige Zahlen anzuführen, geben wir an, dass bei 20° C. bei gleichmässig periodisch atmendem (freiem) Tiere eine Gruppe von zwei Atemakten auch nur in 3, ja 7 Minuten gezählt werden kann, wobei die Zahl der Kehloszillationen sich auf 40—60 in 1 Minute belief. Bei 28° C. wies dasselbe Tier eine Atemgruppe in $\frac{1}{2}$ bis $1\frac{1}{2}$ Minute auf, mit 70—90 Kehloszillationen in 1 Minute. Bei all-

mählicher Erwärmung des Kopfes resp. des Gehirns durch eine in der Nähe angezündete Glühlampe vermehrt sich beim fixierten Versuchstiere (mit Kappe) die Frequenz des Atemrhythmus bis viermal (Fig. 11), wobei aber schon als Anzeichen des Unwohlseins Quakbewegungen entstehen (s. oben Fig. 7) und das Tier weit das Maul öffnet; gleichzeitig werden sehr fréquente und ausgiebige Kehloszillationen beobachtet. Aber, wie schon Langlois angibt, keine Polypnoë („thermische Polypnoë“, als Schutzregulation gegen Überhitzung) wird wahrgenommen.

Bei mechanischer Reizung der Haut (Fig. 1 unten, Fig. 2 u. 6) wird der normale Atemrhythmus verschiedenartig abgeändert: sowohl die Höhe der Exkursionen als auch die Frequenz resp. die Länge der Atempausen wird entweder vergrößert oder vermindert, die Lage

Fig. 11. Beschleunigung des Atemrhythmus durch die Temperatur (bei Bestrahlung des Kopfes mit einer Glühlampe; verkleinert $\frac{1}{2}$).

der Pausen wird dabei weitgehend verschoben, und sogar der Verlauf der Atemphasen selbst wird verändert, indem (s. schon oben) verkürzte Inspirationen (welche z. B. nur die Höhe der vorigen Pause erreichen) oder vereinzelt bis auch gruppiert ununterbrochen (d. h. ohne Pausen!) Inspirationen—Expirationen zum Vorschein kommen; bisweilen kann sogar von der Atempause aus eine erneute Inspiration erfolgen, von welcher dann die frühere Pause erreicht wird.

7. Einfluss des Sauerstoffmangels auf den Atemrhythmus.

Bei dem kleinen Alligator wurden bei Erniedrigung des Sauerstoffpartiardrucks in geatmetem Gemische unter 10 % deutliche Anzeichen der Beeinflussung des Atemrhythmus gefunden: schon in kurzer Zeit hat die Zahl der Atemakte zugenommen (Fig. 12), oft mit gleichzeitiger Verringerung ihres Umfanges; ja es ist sogar eine merkliche Aufblähungstendenz erschienen, es kamen mächtige, gleich aus der Ruhepause ausgehende Inspirationen zustande, dann folgte Unruhe, Quakbewegungen,

Atemeinstellung, Unruhe; nachher bestanden seltene, sehr verkleinerte Atemakte, deren Frequenz und Grösse wieder allmählich anstieg, bis sich eine deutliche Dyspnoë, insbesondere Frequenzdyspnoë, entwickelte (mit merklich beschleunigtem Verlaufe der Expiration—Inspiration, Verkürzung der Pause usw.).

Bei Anwendung von Wasserstoff allein zur Lungenventilation ist die Frequenzdyspnoë nicht immer so deutlich, wenigstens am Anfange des Erstickungsversuches, zum Vorschein gekommen, ja bisweilen wurden zuerst sogar Hemmungserscheinungen beobachtet; insbesondere bei dem grossen Alligator haben wir erst nach 15 Minuten eine kleine, erst nach 30 Minuten

Fig. 12. Sauerstoffdyspnoë bei Einatmung eines etwa 7% Sauerstoff enthaltenden Wasserstoff-Luftgemisches. (Verkleinert $\frac{2}{3}$.)

eine stärkere Verringerung der Atemfrequenz wahrgenommen, wobei die vergrösserten Pausen gleichmässiger waren als bei der normalen Atmung (wo oft unregelmässig periodischer Atemtypus vorkommt, indem nach ein bis drei und mehreren Atemakten mit ungefähr gleichen kurzen Pausen eine länger andauernde Atemeinstellung aufgezeichnet zu werden pflegt); die Atemkurven wurden da kleiner, mit bauchigen unteren und vergrösserten oberen Zacken.

In den typischen Fällen wurde auch bei Ventilation mit reinem Wasserstoff zuerst (oder nach einer vorübergehenden Verlangsamung) eine Beschleunigung des Atemrhythmus (mit Zuspitzung der unteren Zacken der Atemkurven) gesehen, dann Unruhe, mächtige Inspirationen aus der Ruhepause ausgehend, Atemeinstellung, Auftreten von kleinen selteneren Atemakten (an denen oft insbesondere der Übergang von der Pause in die Expiration unregelmässiges Aussehen aufwies und

der Übergang in die Inspiration plötzlich geschah), Quakbewegungen (und Unruhen) (Fig. 13), lange Ruhepausen, verkleinerte Atemakte (mit auffallend grossen oberen Zacken und unregelmässigen unteren); in einem Versuche wurde die Erstickung noch weiter geführt (bis die unteren Zacken fast verschwunden waren und ganz unregelmässige, fast krampfartige Bewegungen des Atemapparates in langen Pausen erschienen), worauf völlige Atemeinstellung zustande gekommen ist; es bestand da nach 25 Minuten völlige Paralyse des Atemzentrums (auch die Kehloszillationen sind verschwunden), ja sogar des Zentralnervensystems überhaupt (nur vom Schwanze aus liessen sich durch Zusammendrücken Reflexe auslösen; die Augenlider waren verschlossen, die stark dilatierten Pupillen reagierten nicht auf Lichtreize). „Künstliche Atmung“ — durch manuelle Auspressung der Luft aus den Lungen und Erweiterung des Thorax durch Ziehen an Vorderextremitäten — hat nicht einmal nach $\frac{1}{2}$ Stunde zum Ziele geführt; das Herz aber, wohl auch infolge der mechanischen Reizung, schlug weiter, und, nachdem durch den Larynx frische Luft in die Lungen eingeblasen und ausgepresst wurde, nach weiteren 15 Minuten sind ganz vereinzelte, sehr seltene Lungenatmungen aufgetreten (während der die Augenlider eröffnet und wieder verschlossen wurden); die Zahl der Atemakte nahm dann allmählich zu; es konnten Reflexbewegungen auch von den hinteren Extremitäten hervorgebracht werden, im weiteren auch von den Vorderextremitäten. (Bei jeder Expiration hat sich die Pupille zuerst stark dilatiert, nachher kontrahiert; zu dieser Zeit reagierten auch schon die Pupillen auf Lichtreize. Die Erholung schritt weiter fort; aber noch lange waren die Vorderextremitäten wie erschlaft, der schwere Kopf konnte nicht aufrecht gehalten werden, das künstlich eröffnete Maul blieb offen usw.) Die Kehloszillationen waren noch nach $1\frac{1}{2}$ Stunden nicht vorhanden.

Bei der Erholung aus einem bis zu wiederholten Quakanfällen getriebener Erstickung ist zuerst der Atemrhythmus sehr verlangsamt (die unteren Zacken der Atemkurven sind zuweilen auffällig bauchig, die Inspirationen gedehnt) und deutlich der Norm gegenüber verkleinert; aber allmählich wird sowohl die Frequenz als auch der Umfang der Atemakte vergrössert und die nacheinanderfolgenden Pausen sowie die Spitzen der oberen Zacken der fortschreitenden Atemakte werden immer höher verlegt (= Aufblähung), bis auch deutliche Dyspnoë sich entwickeln kann.

Fig. 13. Erstickungsversuch (Ausschnitte). Erste Reihe: bei *H* beginnt die Wasserstoffatmung; bald werden die unteren Zacken verengt, d. h. der Atemakt verläuft jäh; am Ende der Reihe schon eine aus der Pausenlinie erfolgende Inspiration. Zweite Reihe: gleich am Anfange zwei mächtige, von der Pausenlinie erfolgende Inspirationen, dann stark verkleinerte Atemakte, eine neue von der Pausenlinie erfolgende Inspiration, weiter kleine Atemakte. Dritte Reihe: eine Quakperiode; im zweiten Teile gedehnte Inspiration von der Pausenlinie aus, kleine Atemakte. Vierte und fünfte Reihe: von *V* Luftentatmung, Beschleunigung der Atmung (kleine Erholungsdyspnoe) und teilweise auch schon Rückkehr der Atemkurven zur Normform. (Verkleinert $\frac{1}{10}$.)

Im Vergleiche mit den Versuchsergebnissen an den Leguanen (s. oben zitierte Arbeit) sind die erregenden Wirkungen des Sauerstoffmangels auf das Atemzentrum bei den Panzerechsen bedeutend geringer, sogar auch in der Erholungsphase der Erstickungsversuche. Es ist weiter bemerkenswert, dass es sich bei den Panzerechsen fast nur um Vermehrung der Frequenz, nicht aber um Verstärkung der Amplitude der Atemakte handelt, im Gegensatz zu der starken Intensitätsdyspnoë der Leguane.

8. Einfluss des Kohlendioxyds auf den Atemrhythmus.

Im Vergleiche mit unseren Versuchsergebnissen an den Leguanen weisen die Panzerechsen wesentliche Abweichung darin auf, dass weder kleine (1 %) noch grosse (20 %) Konzentrationen des Kohlendioxyds in der Atemluft erregende Wirkungen auf das Atemzentrum ausüben, im Gegenteil starke Hemmungsfolgen haben. Die Atempausen werden verlängert, bis so weit, dass bis 5, ja 10 Minuten lang vollständige Ruhe des Atemapparates besteht; allmählich werden die Atempausen, und zwar auch bei höheren Prozentsätzen, verkleinert (um aber der Norm gegenüber immer noch verlängert zu bleiben); doch diese Erscheinung lässt sich wohl durch den infolge des stark gehemmten Atemrhythmus zustandekommenden Sauerstoffmangel erklären; wenn man die mit Kohlendioxyd geschwängerte Luft kürzere oder längere Zeit (insbesondere bis z. B. 1—2 Stunden) einatmen lässt, so erfolgt dann bei der Ventilation aus der Atmosphäre auf kürzere bis auch lange Zeit eine deutliche Steigerung der Atemfrequenz der Norm gegenüber. Der Verlauf der Atemakte wird auch abgeändert (es können die unteren Zacken der Atemkurven spitzig werden, der Übergang aus der Pause in die zweite Expirationsphase kann unregelmässig verlaufen usw.).

Nicht nur die Frequenz, sondern auch die Amplitude der Atemakte wird bei den Panzerechsen durch Kohlendioxyd gar nicht vergrößert.

Die Verlängerung der Atempausen kommt auch bei kleinen Konzentrationen des Kohlendioxyds fast unmittelbar zum Vorschein, so dass es berechtigt ist, diese Wirkung für reflektorisch bedingt anzusehen; aber, wie insbesondere aus den Versuchen mit höheren Kohlensäuremengen sowie aus den in folgendem Abschnitte angeführten Beobachtungen hervorzugehen scheint, es ist auch die

zentrale Einwirkung der im Blute enthaltenen grösseren Kohlensäuremenge durch Hemmungserscheinungen charakterisiert.

9. Gleichzeitige und sukzessive Kombination des Sauerstoffmangels und des Kohlendioxydüberschusses.

Bei den Leguanen haben wir bei Verwendung von mit Wasserstoff und Kohlendioxyd vermengter Luft zur Einatmung (z. B. 5 % Sauerstoff, 2 % Kohlendioxyd) äusserst starke dyspnoische Zustände ausgelöst; der Gedanke, dass sich der anscheinend multiplizierte Effekt — den Ergebnissen nach Applikation des betreffenden Sauerstoffmangels allein oder der betreffenden Kohlendioxydmenge allein gegenüber — so auffassen liesse, dass der Sauerstoffmangel das Atemzentrum für die Einwirkung des Kohlendioxyds sensibilisiert, hat eine ausgiebige Stütze durch solche Versuchsanordnung erhalten, wo nach voriger partieller Erstickung des Tieres schwache Konzentrationen von Kohlendioxyd während der Erholung eingeatmet wurden: auf der Basis des durch den Sauerstoffmangel herbeigeführten Erregungszustandes des Atemzentrums haben sich da auffällige und sehr lange andauernde dyspnoische Atemrhythmen entfaltet.

Solche Versuchsanstellungen haben aber bei den Panzerechsen zu keinen ähnlichen Ergebnissen geführt. Bei Verwendung von etwa 5 % Sauerstoff und 2,5 % Kohlendioxyd enthaltendem Gasgemisch haben wir in gewissen Fällen im ganzen ein ähnliches Atembild erhalten wie bei Einatmung von 5 % Sauerstoff (siehe den vorigen Abschnitt), nur dass die Verkleinerung der Atemkurven und Unruhe auffälliger waren (Fig. 14) und sogar wiederholt Anfälle von Quakbewegungen, als Äusserung von Unwohlsein des Tieres, beobachtet wurden (die folgende Erholung in der Luft zeichnete sich durch starke Dyspnoë = Folge der sehr geringen Ventilation mit sauerstoffarmem Gasgemisch, zuweilen auch im Anfange durch sehr unregelmässige Atemkurven aus). In anderen Versuchen bestand aber ein ähnliches Atembild wie bei der Ventilation mit der bloss 1—5 % CO₂ enthaltenden Luft: d. h. starke Hemmungswirkung, Entwicklung von langen Atempausen, und höchstens nur die häufigen Unruhen und nachfolgendes Auftreten von stark verkleinerten und abgeänderten (siehe den vorigen Abschnitt 7) Atemakten zeugen von der Betätigung des Sauerstoffmangels, der sich da wohl bei der geringen Ventilation mit sauerstoffarmem Gasgemisch entwickelte. Demgegenüber rief

die unmittelbar vorher oder nachher bereitete Ventilation mit Luft, deren Sauerstoffgehalt vermittelst des Wasserstoffs auf etwa 5 % oder 7,5 % erniedrigt war, ganz deutliche Frequenzsteigerung hervor.

Wurde nach einer kurzen Erstickung im Wasserstoff, nachdem starke Unruhe und nachfolgende sehr verkleinerte Atembewegungen erschienen sind, zur Erholung Luft mit 2,5 % CO_2 angewendet, so wurden keine dyspnoischen Zustände beobachtet; im Gegenteil, es sind da oft ungemein grosse Pausen zwischen den vereinzelt auftretenden Atemakten aufgetreten; also es wurde die unter normalen Verhältnissen nach Applikation von CO_2 zustandekommende Hemmung noch verstärkt; allmählich jedoch wurden die Pausen kürzer (wenn auch der Norm gegenüber noch sehr verlängert), um erst bei der Lufteinatmung die Norm zu erreichen, ja eventuell abnormal kurz zu werden (= Folge des Sauerstoffmangels).

Diese Ergebnisse führen uns zur Anschauung, dass die durch Kohlendioxydeinatmung bei den

Fig. 14. Einfluss von Sauerstoffmangel und Kohlendioxyd (Einatmung eines Luftgemisches mit Wasserstoff und Kohlendioxyd; 5 % Sauerstoff und 2,5 % Kohlendioxyd). Erste Reihe: Norm. Zweite Reihe: Einatmung des Gemisches: Unruhe, stark verkleinerte Atmungen, bald Verlangsamung des Atemrhythmus, die besonders in der dritten Reihe zutage tritt. (Verkleinert $\frac{1}{2}$.)

Panzerechsen hervorgebrachte Hemmung nicht nur peripherer, sondern auch zentraler Herkunft ist; denn wird durch den Sauerstoffmangel eine Erregung des Atemzentrums herbeigeführt (die sich in der bei nachfolgender Erholung in reiner Luft zuweilen sehr deutlichen Dyspnoë kundgibt), so reagiert das letztere auf Kohlendioxydeinwirkung in der gleichen Richtung wie sonst, d. h. durch Hemmung, aber stärker; es wird da die dyspnoische Wirkung des Sauerstoffmangels durch die verstärkte (zentrale) Hemmungswirkung des Kohlendioxyds unterdrückt (in einigen Fällen kommt allerdings das Übergewicht der Hemmungswirkung des Kohlendioxyds nur schwach zum Vorschein). Wenn die Erregbarkeit des Atemzentrums durch den Sauerstoffmangel sehr verstärkt gefunden war (was sich durch auffällige Dyspnoë schon während der Einatmung des sauerstoffarmen Gases kundgegeben hat), so pflegte auch die nachfolgende hemmende Wirkung der kohlendioxydhaltigen Luft ausserordentlich ausgeprägt zu sein, um allmählich sich zu vermindern, wie die Erregbarkeit des Atemzentrums abnahm.

IV. Zusammenfassung.

1. Freie Panzerechsen (Crocodilier) weisen in der Regel gleichmässig periodischen Atemrhythmus auf, indem meistens Gruppen von zwei (drei) Atemakten, die pausenlos nacheinanderfolgen, durch weitgehend gleiche Atempausen voneinander getrennt auftreten. Durch geeignete Fixierung wird die Periodik des Atemrhythmus gewöhnlich nur so weit beeinflusst, dass die Zahl der Atemakte in den Atemgruppen meist vermehrt (zuweilen verringert) und das Atembild unregelmässiger wird. Durch das Aufsetzen einer Kopfkappe — behufs Änderung der Zusammensetzung des eingeatmeten Gases — wird die Periodik in beständige, gewöhnlich regelmässige Rhythmik verwandelt, wobei mehr oder minder gleiche Pausen die einzelnen Atemakte trennen. Das periodisch tätige Atemzentrum weist nach jeder Atemgruppe gleichsam ein refraktäres Stadium auf.

2. Bei blosser Inspektion zeigt der Atemakt in der Regel einen dreiteiligen Verlauf, indem die Expiration in zwei Phasen geschieht. Mittelst der Registrierungsmethode, wo die Thoraxwandexkursionen direkt auf eine Hebelvorrichtung

übertragen werden, gewinnt man Atemkurven, wo die erste, in Ruhepause übergehende Phase der Expiration deutlicher ausgeprägt ist, nur wenn man die Bewegungen des distalen Rumpfabschnittes aufzeichnet (in der Mitte und noch mehr proximal sind überhaupt kleinere Ausschläge der Respiration bemerkbar) und besonders nach Aufsetzen der Respirationskappe auf den Kopf (s. 1.). Mittelst der anderen (am meisten von uns benutzten) Methode, wo Volumschwankungen der in Kautschuksäckchen, die an den Rumpf angebunden waren, verschlossenen Luft die Feder der Marey'schen Trommel bewegten, kommt die Spaltung der Expirationsbewegung sehr deutlich zum Vorschein. Bei grossem Alligator war die Ruhepause zuweilen nur durch Zackenbildung angedeutet (auch nach Aufsetzung der Respirationskappe sind da periodische Erscheinungen aufgetreten, indem gewöhnlich eine Gruppe von Atemakten mit kleiner Atempause von einer längeren Atempause gefolgt wurde). Die Lage der Ruhepausen ist veränderlich (es besteht da also keine konstante Gleichgewichtslage des Thorax, die Siefert für identisch mit Kadaverstellung hielt). Die äussersten Lagen der Expirationen zeichnen sich durch merkwürdige Konstanz aus im Vergleiche mit den Inspirationsgipfeln.

3. Die Pausen zwischen den Atemgruppen der periodischen oder zwischen den einzelnen Atemakten der beständig rhythmischen Respiration sind mit Kehloszillationen ausgefüllt, deren Rhythmus gewöhnlich schon bei Vorbereitung des Lungenatemaktes (oder bald nach Beginn des letzteren) gehemmt wird.

4. Als Abänderungen der Atembewegungen sind besonders die (nicht immer mit auffälligem Geräusch verbundenen) Quakbewegungen anzuführen, welche als periodisch rhythmische Erscheinung, aus Gruppen von rasch alternierenden Expirationen und Inspirationen bestehend, beim Unwohlsein der Tiere (zum Beispiel während des Erstickungsversuches) oder als Reaktion auf die Annäherung eines anderen Exemplars (bzw. als „Verständigungszeichen“) angetroffen werden. Eigentliche Schluckatmung haben wir bei den Crocodiliern nicht beobachtet.

5. Durch verschiedene Reize wird sowohl die Frequenz als auch die Grösse und der Verlauf der Atembewegungen reflektorisch abgeändert; insbesondere können auch die Pausen des beständigen rhythmischen Atemtypus verkürzt bis unter-

drückt oder ihre Lage verschoben werden. Durch fortschreitende Erwärmung des Kopfes resp. Gehirns wird die Atemfrequenz sowie die Frequenz und Stärke der Kehloszillationen vermehrt, ungefähr nach der RGT-Regel ($Q_{10} > 2$); es kommt aber keine „thermische Polypnoë“ als regulative nervöse Einrichtung (der Wüstenreptilien) zum Vorschein.

6. Der Sauerstoffmangel ruft mehr oder minder auffällige dyspnoische Erregung des Atemzentrums hervor, welche aber sowohl während der Erstickungs- als auch während der Erholungsphase des Versuches bedeutend hinter derjenigen unter den gleichen Bedingungen von uns bei Leguanen sichergestellten bleibt und allein die Frequenz der Atemakte, nicht ihre Grösse betrifft. Bei protrahierter Erstickung zum Vorschein kommende sehr verkleinerte (oft seltene und auch qualitativ abgeänderte) Atemakte führen dann schon zur Lähmung über, welche trotz der Lebensweise der Panzerechsen (die oft längere Zeit unter Wasser zu verbleiben gewohnt sind) nicht später einzutreten scheint als zum Beispiel bei den Leguanen.

7. Durch Kohlendioxydgehalt der Atemluft wird gar keine Dyspnoë hervorgebracht, weder durch kleine noch durch starke Konzentrationen, sondern es erfolgen nur Hemmungserscheinungen (teilweise peripher, teilweise wohl auch zentral bedingt). Dies ist ein überraschendes Ergebnis im Vergleiche mit der äusserst feinen Beeinflussbarkeit des Atemzentrums der von uns untersuchten Leguane, wo insbesondere mächtige Vergrösserung der Atemexkursionen schon bei Applikation geringer Kohlensäuremengen resultierte.

8. Damit in Zusammenhang ist auch das völlig abweichende Verhalten der Panzerechsen bei Einatmung von sauerstoffarmer und kohlendioxydhaltiger Luft, wo — augenscheinlich durch Multiplikation der Einzelwirkungen — bei den Leguanen die denkbarstärksten dyspnoischen Zustände hervorgebracht wurden. Die Panzerechsen weisen da entweder ein ähnliches Bild auf, wie bei blossen Sauerstoffmangel (nur mit grösserer Unruhe) oder — weit häufiger — stärkere Hemmungswirkungen der Atemzentrumstätigkeit als bei blosser Applikation der angewendeten Kohlendioxydmenge allein. Es ist selbstverständlich, dass

dann auch die weitere Versuchsanordnung — Applikation von Kohlendioxyd nach vorherigem kurzen Erstickungsversuche — zu völlig abweichenden Folgen von den bei Leguanen gewonnenen Ergebnissen geführt hat. Das Atemzentrum der Panzerechsen scheint durch Kohlendioxyd dyspnoisch nicht beeinflusst zu werden, nicht einmal, wenn es vorher durch Sauerstoffmangel erregt worden war, während der letztere den zentralen Atemapparat der Leguane für die erregende Kohlendioxydeinwirkung geradezu sensibilisiert. Im Gegenteile, es treten in diesem Falle noch stärkere Hemmungswirkungen auf als sonst.

9. Die Atemzentren der Panzerechsen unterscheiden sich also in vielfacher Hinsicht, insbesondere aber was die Regulation durch Blutgase betrifft, von den Atemzentren der (bisher allein unter den Reptilien von uns studierten) Eidechsen (Lacertilier).