V. Altes und Neues über das Athmungscentrum.

Von H. Kronecker in Bern.

(Schluss aus No. 36.)

V. Rhythmische Bewegungen ohne Nervencentren.

Aber auch ganz unabhängig vom Rückenmark, können Muskeln rhythmische Bewegungen machen, und zwar nicht nur sogenannte organische Muskeln, wie im Herzen, Blutgefäßsystem, Darmcanal etc., sondern auch willkürliche.

Haller macht (Element. Physiol. Bd. IV) schon darauf aufmerksam, dass Muskeln völlig todter Thiere oft noch sich spontan rhythmisch contrahiren. Das Zwerchfell hat er am längsten sich contrahiren sehen (l. c. Bd. I, p. 466, Bd. III, p. 84). Solche „paralytische Oscillationen“ hat Valentin am Zwerchfell eben getödteter Thiere beobachtet. Und diese Bewegungen blieben, nachdem die N. phrenici durchschnitten worden. Remak bemerkte (J. Müller's Archiv 1843, p. 182), als er den hinteren durchsichtigen Theil des Zwerchfells eines 48 Stunden zuvor getödteten Kaninchens mikroskopisch untersuchte, dass die Muskelprimitivbündel langsame und mit einer gewissen Regelmässigkeit (etwa 6 pro 1 Minute) wiederkehrende Zusammenziehungen machten.

Solche paralytische flimmernde Oscillationen hat Schiff an der Zungenmuskulatur, 3 Tage nach der Durchschneidung des Hypoglossus, entdeckt (a. a. O. p. 177). Aehnliches fand er an paralytirten Gliedermuskeln, an der quergestreiften Iris der Vögel u. s. w. Mit diesen zuckenden Bewegungen ähnliche beschreibt Schiff (a. a. O. p. 179) von Muskeln anämischer Thiere; aber da sind die Bewegungen viel energischer, und zwar nicht nur, weil die Anämie die Centren reizt, sondern auch durch direkte Muskel-erregung.

Die Anämie-Zuckungen sind durch deutlichere und längere Ruhepausen getrennt, als die paralytischen. S. Mayer hat (Prager med. Wochenschrift 1881, No. 1) gezeigt, dass die „postanämischen Zuckungen durch eine bis zu einem Grade abgeschwächte Circulation befördert werden.“ Wenn der Blutdruck durch Ausschaltung des cerebralen vasoconstrictorischen Centrum oder starke Blutentziehungen längere Zeit sehr herabgesetzt worden, so traten an vielen Muskeln Oscillationen auf.

Kussmaul und Tenner fanden in ihren berühmten Untersuchungen (1857) „über den Ursprung und das Wesen der fallsuchtartigen Zuckungen“ (Moleschott's Untersuchungen Bd. II, Heft 3), dass Kaninchen, denen die Aa. Carotides und Subclaviae zugeklemmt worden, in heftige Convulsionen verfallen. Diese Krämpfe erklären sie: verursacht durch Mangel arteriellen Blutes im Gehirn.

S. Mayer hat, ausgehend von diesen und Schiff's Untersuchungen 1880, ein „Gesetz der Erregungen terminaler Nervensubstanzen“ (Berichte der Wiener Academie) gefunden und folgendermaassen formulirt: „Wenn die terminalen Nervensubstanzen einer Störung ihrer normalen Ernährung ausgesetzt werden, die eine bestimmte, für die verschiedenen terminalen Nervenapparate verschiedenen lange Zeitdauer nicht überschreiten darf, so beantworten sie den Wiederbeginn der normalen Ernährungsvorgänge mit der Auflösung eines mehr oder weniger intensiven Erregungsvorganges“. Ein Jahr später (Prager med. Wochenschrift 1881, No. 1) beschrieb er die postanämischen Oscillationen und Zuckungen gelähmter Muskeln, welche auch curarisirt nicht zur Ruhe kommen.

Danach muss also der Reiz zu diesen oft erstaunlich regelmässigen und kräftigen Bewegungen in den Nervenendgebilden oder vielleicht in der Muskelsubstanz selbst liegen.

Kühne hat in verdünnter Lösung von Kochsalz und Natriumphosphat den Froschsartorius bis 45 Minuten lang wie ein Froschherz zucken sehen (Untersuchungen aus dem physiol. Institute zu Heidelberg Bd. III, p. 16) und neuerdings (a. a. O. Bd. IV, p. 268) mit C. Jani unter dem Einflusse von Aldehyd Aehnliches beobachtet. Biedermann hat (Berichte der Wiener Academie 1880, Abth. III, p. 262) an einem in alkalische Salzlösung getauchten, mit Curare vergifteten stromlosen (also ohne Hering's Stromschlusszuckungen) Sartorius bei niedriger Temperatur (unter 10°) das Spiel rhythmischer Thätigkeit, durch kürzere und längere Ruhepausen unterbrochen, tagelang beobachtet. Besonders lehrreich für unsere Vergleiche ist Biedermann's Bemerkung (p. 263), „dass in einer grossen Zahl von Fällen die rhythmischen Bewegungen des in alkalische Salzlösung getauchten Sartoriuspräparates gerade dann am schönsten hervortreten, wenn der Muskel schon längere Zeit in der Flüssigkeit sich befand.“

VI. Ueber die Rhythmik des Herzschlages.

Der auch von Biedermann herangezogene Vergleich der rhythmisch zuckenden Muskeln mit dem schlagenden isolirten Herzen liegt jetzt ganz nahe, und eine Betrachtung dieses Organes wird, wie ich glaube, zur Verständigung über die Bedeutung der Rückenmarkathmung führen.

Ueber die Frage, von welchem nervösen Centrum die Herzbewegung beherrscht werde, existiren wohl hunderte von Abhandlungen. Seit den bekannten Stannius'schen Unterbindungsversuchen am Froschherzen (1851 Rostock) haben die Ansichten über den Sitz der den Herzschlag erregenden Nervencentren gar oft hin- und hergeschwankt. In den Sinus venosus, in die Vorhöfe, in die Vorhofkammerfurche, endlich in den Ventrikel verlegte man die Puls auslösenden Centren.

Langendorff weist in einer systematischen Untersuchung der Functionen am Herzmuskel und Herzganglien (du Bois-Reymond's Archiv 1884 Suppl.) die Quelle des Rhythmus in die Ganglien. Er nimmt an, dass der isolirte ganze Ventrikel (mit Ganglien) automatisch pulsirt, die Herzspitze „pseudoautomatisch“.

Freilich sind aber die Bedingungen, unter welchen zuerst Merunowicz 1875 in Ludwig's Institut die Froschherzspitze hatte regelmässig rhythmisch pulsiren sehen, gar nicht wesentlich verschieden von denjenigen, unter welchen auch der gesammte Ventrikel pulsirt.

Die mannigfachen Beobachtungen an schlagenden Froschherzen scheinen mir am besten vereinbar mit folgender Vorstellung:

Im Venensinus liegen die nervösen Centralorgane, welche in der Norm die Bewegung des gesammten Herzens anregen. In den Vorhöfen und in der Atrioventricularfurche liegen Ganglien, die um so stärkere Reize zu ihrer Anregung brauchen, je weniger noch erhalten waren. Endlich kann die Herzspitze in coordinirte Pulsation gerathen, wenn ihre Nervenetze durch cumulirte Reize erregt werden. — Die Analogie mit den Centren der Athemmuskeln liegt auf der Hand und ist auch von verschiedenen Autoren angedeutet worden.

Eine Besonderheit in dieser Analogie verdient hervorgehoben zu werden:

Von Bernstein und Bowditch ist hervorgehoben worden, was schon aus einem alten Versuche von Heidenhain (1854) hervorging, dass die Herzspitze nicht mehr mit dem übrigen Herzen pulsirt, wenn man sie durch Abschnüren oder Abklemmen von den ganglienhaltigen Herztheilen functionell getrennt hat. Die Spitze bleibt passiv, wenn auch die anatomische Verbindung wieder hergestellt worden, so dass sie von Blut geschwellt wird.

VII. Kriterien für centrale Innervation.

Das Centrum, welches die normale Athmung anregt, liegt im verlängerten Mark. Alle respiratorischen Muskeln, welche mit diesem Centrum in Verbindung bleiben, functioniren. Diejenigen, welche von diesem Centrum abgetrennt werden, stellen ihre normale Function ein. Sie können durch abnorme Erregung wieder in Thätigkeit treten, sei es, dass in Rückenmarkstheilen, wo die motorischen Athmennerven wurzeln, sich Reize anhäufen; sei es, dass in den Leitungsbahnen oder endlich in der Muskelsubstanz selbst klonisch erregende Stoffe sich bilden.

Wenn aber ein Theil der Athemmuskulatur normal weiter fungirt, nachdem ein anderer abgetrennt worden, so bleibt dieser abgetrennte Theil Tage lang unthätig. Nach Wochen können sich pathologische Veränderungen des Rückenmarkes ausbilden, die zu Krämpfen oder Zuckungen der vom Hirn gelösten Organe Anlass geben.

Bell erzählt (a. a. O. p. 324), dass ein Mann nach Fractur des sechsten und siebenten Halswirbels 6 Tage lang bis zu seinem Tode die Inspirations- und Expirationsmuskeln von Thorax und Bauch, welche vom dorsalen Mark entspringen, nicht mehr anregte, während das Zwerchfell und die Halsmuskeln fungirten.

Schiff berichtet (a. a. O. p. 290) über einen Versuch, in welchem er einem Hunde das Halsmark über dem Phrenicusursprung zur Hälfte quer durchtrennt hatte. Dieser konnte dann während seines ganzen übrigen Lebens (er wurde 10 Wochen aufbewahrt) mit der entsprechenden Zwerchfellseite keine Athembewegungen mehr machen.

Im Anschluss hieran hat Herr Dr. Marckwald weitere Beobachtungen gemacht, über welche er Ihnen berichten wird.

In der Medulla oblongata, wo die Kerne des Vagus, des Glossopharyngeus und des Trigemini in Verbindung treten, liegt das Centrum für die normalen Athembewegungen. Welche Bedeutung haben die anderen Orte des Gehirns und Rückenmarks, von denen man die Athembewegung beeinflusst sah?

Martin mit Booker und Christian haben in das Mittelhirn Athemcentren verlegt, weil sie durch ihre interessanten Untersuchungen Orte fanden, deren Reizung inspiratorische und expiratorische Athembewegungen auslöste. Das ist aber kein Be-

weis für Centren, denn man kann durch Hautreize und durch Lungenreize ebenfalls Athembewegungen hervorrufen. Die Ausschaltung jener „Centren“ stört aber in keiner Weise die Athmung, und sie vermögen für sich auch nicht die Athmung zu unterhalten, denn, wie schon Legallois gezeigt hat, fällt die Kopfatmung fort, wenn man die Gegend des Vaguskerne vom Hirn abgetrennt hat.

Auch die Rückenmarkcentren unterhalten, wie gezeigt ist, für sich nicht normale Athmung. — Die Vertheidiger der spinalen Athmungscentren müssen den Shock zu Hilfe nehmen, welcher in Folge der Durchschneidung oft für Stunden ihre Centren lähmen soll. Ja warum lähmt denn der Shock nicht die Centren im verlängerten Marke: weder, wenn der Schnitt über dem Vaguskerne, noch wenn er darunter geführt ist? Warum bleibt die spinale Athmung nicht bei im Winterschlaf geköpften Thieren, wo man keinen Shock beobachtet? Ich sehe keinen einzigen Grund, den Kerncomplex von Theilen des 5., 9. und 10. Paares seiner Souveränität als Athmungscentrum zu entkleiden. Freilich stehen unter dieser Centralherrschaft locale Executivgewalten, die keineswegs alle gleichzeitig in Anspruch genommen zu werden brauchen. Schon Traube hat (Abhandlungen I, p. 138 und anderen Orten) gezeigt, in welcher Reihenfolge bei Athemnoth die Hilfsathemmuskeln in Thätigkeit treten. Langendorff setzt (du Bois-Reymond's Archiv 1870, p. 542) als Ursache des Eintretens der Reserven in den Kampf ein allgemeines Erregungsprincip, „demzufolge Centralapparate von gleicher Erregbarkeit dem gleichen Reize durch gleichzeitige Thätigkeit antworten.“ „Die gleiche Erregbarkeit functionell zusammengehörender Centren ist die einzige Voraussetzung für das Zustandekommen ihrer einheitlichen Action“. Ein solches Princip würde, wie ich glaube, den normalen Athemtypus unmöglich machen, denn bei jedem Athemzuge genau gleiche Erregungen an verschiedensten Theilen des Hirnrückenmarkssystemes würde auch die sorgsamst geordnete Circulation kaum ermöglichen. Direkt gegen solche Hypothese aber spricht das Factum, dass nach Abtrennung der Medulla oblongata auch die spinalen Centren niemals wieder so fungiren wie zuvor. Im Anfang könnte der Shock dagegen geltend gemacht werden, aber wenn der (nach einigen Minuten) vorüber ist, warum treten die normalen Reize nicht wieder in Kraft?

Mosso formulirt in seiner inhaltreichen Abhandlung „Ueber periodische Athmung und Luxusathmung“ (du Bois-Reymond's Archiv 1886, Supl. p. 7) seine Anschauung vom Werthe des Athemcentrum etwa folgendermaassen: Die Athembewegungen des Gesichts, des Zwerchfells, des Thorax, des Abdomens repräsentiren verschiedene muskuläre Mechanismen, deren jeder sein eigenes Centrum besitzt. „Das verlängerte Mark dient zu ihrer Coordinirung.“ Mosso führt an späterer Stelle (p. 76) an: dass im Schlafe zuerst die Thätigkeit des Zwerchfells und erst später die des Thorax abnimmt, während in der Agonie allerdings die Bewegungen des Thorax zuerst aufhören. Dies zeigt, dass keineswegs die localen Centren gemäss ihrer verschiedenen Erregbarkeit nach einander in Thätigkeit gerathen.

VIII. Gestörte Athemharmonie.

Als richtige Lehrmeisterin für Physiologen zeigt sich die Pathologie beim Studium des Cheyne-Stokes'schen Athemphänomens.

„Alle Fälle, in welchen das Cheyne-Stokes'sche Phänomen zum Vorschein kommt, haben eine verminderte Erregbarkeit des respiratorischen Nervencentrum gemein“ sagt Traube (Gesammelte Abhandlungen, Bd. II, p. 112). Luciani (Del Fenomeno di Cheyne-Stokes, Firenze 1879) zeigte, dass eine partielle Verletzung des Athmencentrum das periodische Athmen hervorbringen könne. Marckwald hat diese Beobachtung bestätigen können und die experimentellen Bedingungen in folgenden Passus präcisirt (a. a. O. p. 196).

Kaninchen, deren Medulla oblongata, ohne beträchtliche Blutung, in der Höhe der Tubercula acustica¹⁾ vollkommen durchtrennt ist, athmen nach kurzer Pause weiter, nur noch gleichmässiger als zuvor, wie Maschinen; wenn sie nicht berührt werden. „Je weiter aber der Schnitt nach unten gefallen ist (und jeder kleine Höhenunterschied ist in dieser Gegend von grosstem Einflusse), desto mehr weicht die Athmung von der normalen ab. Anfangs bleibt sie regelmässig, wird aber bald langsamer und mühevoller und nimmt ganz den Charakter der Athmung an, wie ihn normale Thiere nach Vagusdurchtrennung darbieten. Ist noch tiefer abgeschnitten, bis an die äusserlich sichtbare Spitze der Alae cinereae, so wird die Athmung sofort durchaus periodisch. Auf lange Pausen folgt eine Reihe von

2, 3, 4 und zuweilen auch 5 Athmungen, von denen die erste stets die grösste ist, während die folgenden allmählich an Grösse abnehmen.“ „Aehnliches sieht man nach hoher Durchschneidung, wenn ein Blutextravasat in der Gegend der Alae cinereae das Athmencentrum drückt. Mit dem Entfernen des Extravasates wird die Athmung wieder regelmässig. Auch wenn die Rautengrube lange der Luft ausgesetzt blieb.“ — „Hat die Durchtrennung die Spitze der Alae cinereae berührt, so wird die Athmung aussetzend: in langen Zwischenräumen folgen sich einzelne krampfartige Athemzüge.“ „Bei noch tieferer Abtrennung erlischt die Athmung sofort und kann durch künstliche Ventilation nicht wieder neu belebt werden.“

Druck auf die undurchtrennte Rautengrube kann das Athmungscentrum lähmen (ohne periodische Athmung zu veranlassen). Hiermit stimmen die Beobachtungen überein, welche Traube 1867 und später 1871 machte. Auch Murri (Sull'origine patologica del respiro periodico. Rivista clinica di Bologna, Dicembre 1885) fand bei der Autopsie solcher Menschen, die an sehr ausgesprochener Cheyne-Stokes'scher Athmung gelitten haben, Tumoren an der Hirnbasis in der Gegend der Brücke. Murri betont mit guten Gründen, dass die Cheyne-Stokes'sche Athmung immer auf eine Schädigung des verlängerten Markes schliessen lasse, sei es nun, dass krankhafte Prozesse oder Druck oder Gifte, wie Morphinum, Chloral (Mosso), Chloroform, Muscarin und Digitalin (Langendorff) oder Asphyxie die Medulla afficirt haben. Den blossen tiefen Schlaf, welchen Mosso (a. a. O.) als Hauptursache der unregelmässigen Athmung ansieht, will Murri nicht als solche gelten lassen. Dieser Ansicht schliesst sich neuerdings auch Bordonì, ein junger italienischer Forscher (Sul tipo respiratorio di Cheyne-Stokes. Lavoro di laurea Siena 1886 p. 99) an. Hegelmaier (die Athembewegungen beim Hirndrucke, Heilbronn 1859) spricht nirgends von Auftreten periodischer Athmung. Leyden (Virchow's Archiv, Bd. 37, p. 554) sah das intermittirende Athmen auch bei Hirndruck auftreten, und ebenso haben Filehne und Lewandowsky (Berlin. klin. Wochenschrift 1874, p. 406) bei einem Kinde, das an Cheyne-Stokes'schem Athmen litt, durch Druck auf die Fontanelle (also auch auf Cerebrospinalflüssigkeit) dasselbe wieder hervorrufen können, wenn es aufgehört hatte. Langendorff setzt (Du Bois-Reymond's Archiv 1884, Supp. p. 127) diese Bedingungen analog den Erregungen von Hemmungsnerven, weil er bei morphinisirten Kaninchen Athmungsgruppen auftreten sah, wenn er die nasalen Trigeminusenden mit starken chemischen Reizmitteln behandelte.

Dieses Experiment beweist gerade, dass die Medulla oblongata stark vergiftet sein muss, um intermittirend erregt zu werden, denn es ist längst bekannt (Schiff, Falk, Frédéricq, Kratschmer), dass bei normalen Thieren starke Trigeminusreizung (in der Nase) die Athmung vollkommen hemmt.

Wenn also nicht etwa in den Langendorff'schen Versuchen die Schmerzreizung die Hemmung zeitweilig durchbrach, so würde man die Intermittenz auf die Vergiftung des Athmenscentrum (Filehne) zu schieben haben.

Marckwald (a. a. O. p. 209) fand „zum Zustandekommen der periodischen Athmung nöthig, dass mindestens ein Theil der oberen Hirnreflexe auf die Athmung ausgefallen ist, während die Vagi, wenn auch unvollkommen, noch fungiren.“ Diese experimentell geprüfte Angabe stimmt mit den oben erwähnten klinischen Beobachtungen von Traube und Murri. Wenn Marckwald (a. a. O. p. 199) die Rautengrube, deren Verbindungen unversehrt geblieben waren, drückte — durch belastende Gewichte —, so konnte er „eine reine Lähmung des Athmenscentrum, ohne concomitirende Krämpfe, aber keine periodische Athmung erzielen.“

Frédéricq gelang es (Du Bois-Reymond's Archiv 1883 Supp., Festschrift dem Herausgeber gewidmet, p. 55 ff.) bei Kaninchen, Huhn und Enten durch locale Abkühlung der Rautengrube die Athmung zu verlangsamten und aufzuheben, während Erwärmung die Respiration sogleich frequent machte. Auch er kam zu dem Schlusse, dass das Athmungscentrum nicht im Halsmarke, sondern in der Medulla oblongata gelegen sei.

Hiermit ist nun aber keineswegs gesagt, dass die Nackenmarkskerne¹⁾ allein ausreichen, um auf die Athemmuskelnbahnen normale Athemimpulse zu übertragen.

IX. Die Bedeutung des Vagus für die Athmung.

Nicht umsonst sendet der pneumogastrische Nerv Hauptäste zur Lunge. Freilich üben einige Fasern auch motorische Effecte auf die Muskeln der Bronchen, wie Røyt und Graham Brown 1885 gefunden haben, aber der grösste Theil der Aeste fungirt centripetal. Reizung der Vagi erregt reflectorisch das Athmungscentrum, etwa in derselben Weise, wie wenn man dieses selbst reizt. „Seit

¹⁾ Nach Steiner's praktischem Vorschlage nenne ich die Medulla oblongata auch Nackenmark.

¹⁾ Langendorff bemerkt richtig, dass Kaninchen keine Striae acusticae haben. Zur ungefähren Bezeichnung des Durchtrennungsortes war es Marckwald nicht schwer anzurechnen, wenn er die von der menschlichen Anatomie übernommene Bezeichnung brauchte, ähnlich wie man bei Kaninchen unrichtig von Sternocleidomastoideus spricht oder von hinteren und vorderen Nervenwurzeln.

Haller's Zeiten" — sagt Marckwald a. a. O. p. 247 — „sind die Vagi als die eigentlichen Athmungsnerven betrachtet worden; ihre Wirkung auf die Respiration gehört aber noch heute zu den viel umstrittenen Problemen der Physiologie.“

Tranbe war der Erste, der auf Grund exacter Versuche die Wirkungsweise der Vagi auf die Athmung zu präcisiren suchte. Er sagt 1847: „Es existiren in den pneumogastrischen Nerven nicht allein motorische Fasern, welche dem Larynx, Oesophagus etc. angehören, und sensible, deren Reiz Schmerz und expiratorische Bewegungen (beim Vorhandensein der Hemisphären), sondern auch centripetale Fasern, deren Erregung unwillkürliche Inspiration erzeugt.“ „Diese Lehre konnte diejenigen nicht überzeugen, welche bei Reizung der Vagi deutliche expiratorische Effecte neben den inspiratorischen gesehen hatten.“

Grützner hat in der Eingangs erwähnten Besprechung die wesentlichsten neuerdings vertretenen Anschauungen über die Vaguswirkung zusammengestellt; es scheint mir jedoch erforderlich, die in der Marckwald'schen Arbeit bewiesenen Anschauungen von der Function des Vagus etwas näher zu begründen, da Grützner die daraus gezogenen Schlüsse für unverständlich hält.

Oben ist ausgeführt, dass man das Gehirn von der Medulla oblongata trennen kann, ohne dass die Athmungen sich wesentlich ändern, während Reizungen des Nackenmarks irgend welcher Art die Athmungen beträchtlich modificiren. Daraus war zu schliessen, dass die Hirnbahnen zur regulären Athmung nicht nothwendig sind, jede Alteration der Vaguskernegegend das Athmencentrum trifft.

Wenn man aber nach Abtrennung des Hirns vom verlängerten Mark beide Vagi am Halse durchschneidet oder unterbindet oder (nach Gad's Methode) durchfriert, so ändert sich die Athmung sogleich in sehr auffallender Weise. Marckwald beschreibt dies (a. a. O., p. 219) so: „Das Zwerchfell geht unmittelbar nach Ausschaltung der Vagi allmählich — nicht plötzlich, wie wenn eine Hemmung fortgefallen wäre — in einen langen Inspirationskrampf über, und zwar jedesmal von der Phase aus, in welcher die Athmung sich befand, als die Ausschaltung zur Wirkung kam, sowohl während der Inspiration, als während der Expiration. Dabei geht das Zwerchfell in diesem Krampfe über die gewöhnliche Inspirationshöhe — zuweilen sehr bedeutend — hinaus, fällt dann plötzlich in Expirationsstellung zurück, häufig passiv, öfter aber auch von einer bedeutenden Zusammenziehung der Bauchmuskulatur unterstützt, namentlich dann, wenn der vorangegangene Krampf sehr stark und lang gewesen war, um sofort ohne Pause einem zweiten, etwas kürzeren Inspirationskrampfe Platz zu machen; zuweilen ist auch, umgekehrt, der erste Krampf der kürzere, der zweite der längere. Dann wechseln lange und kurze Inspirationskrämpfe mit kurzen passiven oder activen Expirationen ab. Während Anfangs gar keine Athempausen vorhanden waren, treten allmählich solche von kürzerer oder längerer Dauer ein. Ich habe häufig Inspirationskrämpfe von 1,75 Minuten Dauer und darüber beobachtet; bei denselben kann das Thier so dyspnoisch werden, dass während der Zwerchfelltetani thoracale Athmung eintritt.“ Hieraus darf man den wahrscheinlichen Schluss ziehen, dass neben dem Inspirationscentrum ein Expirationscentrum existirt, welches schwerer erregbar ist und dass mit wachsenden Impulsen vom Inspirationscentrum Hilfsathemmuskulatur innervirt wird. Auch wenn die Athmung periodisch war, weil das Athmencentrum verletzt worden, traten in Folge der Vagidurchtrennung Athemkrämpfe auf.

Dies bestätigt die Angabe von Tranbe, dass das Cheyne-Stokes'sche Phänomen nur bei intacten Vagi zu Stande komme. Reizt man jetzt die centralen Vagusstümpfe mit tetanisirenden Inductionsströmen beständig oder besser in regelmässigen Pausen, so entstehen aus den starken langen Krämpfen reguläre Athmungen, indem die Inspirationen viel flacher werden, als sie während der Krämpfe waren, und auch die activen Expirationen wegfallen. Deshalb nannte Marckwald auf meinen Rath den Vagus einen „Entlader“, denn seine Wirkung ist vergleichbar derjenigen einer Lane'schen elektrischen Maassflasche, welche so eingerichtet ist, dass die einer Leydener Flasche beständig zugeführte Electricität rhythmisch entladen wird, sobald eine gewünschte, kleine Spannung erreicht worden.

Es ist also der Vagus kein Inspirationsnerv, denn er verkleinert die ohne seine Mitwirkung erregten Inspirationen nach Höhe und Dauer zu einer Zeit, wo das Inspirationscentrum für die starken Reize, welche in der Medulla aufgestaut sind, noch lange nicht ermüdet ist. Er ist auch kein Expirationsnerv, denn er erregt — wenigstens beim grosshirnlosen, unempfindlichen Kaninchen — niemals active Expirationen. Auch gelang es niemals, durch Vagusreizung die passive Expiration zu verlängern.

Es kommt also unsere Anschauung der Rosenthal'schen nahe, aber wir lassen dem Athmencentrum nicht die Herrschaft, welche nur von den Vagis regulirt wird, sondern betrachten die Vagi als unentbehrliche Factoren für die maschinenmässige Athmung. Wenn

Thiere mit isolirter Medulla oblongata und durchschnittenen Vagis keine Athemkrämpfe mehr ausführen, so kann man anfangs oft durch continuirliche Tetanisirung der Vagi noch annähernd normale Athembewegungen auslösen: Inspirationen und Expirationen.

In ganz ähnlicher Weise wirken auch die undurchtrennten Vagi. Es ist also zur Erklärung des Athemrhythmus nicht nöthig, periodische Erregungen der Vagi oder wechselnde Reizung zweier Faserarten anzunehmen.

Die geistreiche Hering-Breuer'sche Selbststenerungstheorie, die in neuester Zeit wieder von Head, Hering's Schüler (Tageblatt d. Naturforscherversammlung zu Berlin 1886 p. 417 und Journal of Physiology, Vol. VII. 1887) gestützt worden, genügt nicht zur Erklärung der regulären Athembewegungen, da solche auch bei geöffnetem Brustkasten — wo also die Lungen nicht abwechselnd ausgedehnt und zusammengedrückt werden — am Zwerchfell beobachtet werden.

Ganz verschieden von den Vagi wirken die eigentlichen Hemmungsnerven der Athmung: die Trigemini, die Laryngei superiores, die Glossopharyngei.

Wenn in der Nase sich Erregungen summiren, so kommt es zum Athemstillstande, dann einer allmählich sich steigernden Inspirationsbewegung endlich zu einer krampfhaften Expiration: dem Niesen; ähnlich entsteht bei Reizung der Kehlkopfschleimhaut der Hustenstoss, bei Erregung der Rachenschleimhaut das Erbrechen. Wir können uns also vorstellen, dass die erregten Trigemini, Laryngei, Glossopharyngei die Spannung im Athmungscentrum vergrössern, dagegen die Vagi sie mindern.

Elektrische Reizung der Stämme des Trigeminus, des Laryngens superior, wie auch des Olfactorius und Splanchnicus hält oder bringt das Zwerchfell in Expirationsstellung. Durchschneidung dieser Nerven beeinflusst die Athmung nicht. Sie sind also in der Norm nicht tonisch erregt. Auch der Glossopharyngeus, welcher nach Marckwald's Entdeckung im gereizten Zustande die Athmung für kurze Zeit in jeder Phase zu halten vermag, besitzt keinen Tonus.

Nach Christiani's Untersuchungen (du Bois-Reymond's Archiv, 1880, p. 295) wirken die gereizten Optici, sowie die Acustici, stets inspiratorisch.

Die sensiblen Hautnerven beeinflussen ebenfalls die Athmung. Marckwald hat gezeigt, (a. a. O., p. 236) „dass auch während des Schlafes in den Fällen, wo die Reflexe der oberen Hirnbahnen noch fortwirken, Kneifen des Schwanzes und der Pfoten expiratorische Effecte im Gefolge haben. Im Allgemeinen aber ist bei normalen Thieren ein Einfluss leiser Berührungen der Haut auf die Athmung nicht sichtbar.“ Ist aber die Medulla oblongata von den oberen Hirntheilen getrennt, so werden derart geköpfte Thiere von der Haut aus reflectorisch sehr erregbar. Nicht nur Kneifen und schnelle Abkühlung, sondern auch schon Anblasen des Leibes verändert gewöhnlich die Athmung. Auch wird dadurch eine verlängerte Inspiration ausgelöst, oft schnellere Athembewegung des Zwerchfells von mittlerer Ex- oder Inspirationsstellung desselben; sehr selten (wenn Hirnbahnen nicht ganz durchtrennt waren) verlängerte Expiration. Hautreize können intermittirende Athmung regelmässig machen. Auch die Athemkrämpfe können durch Hautreize beeinflusst werden; und zwar im Sinne der Entladung: so dass in den Pausen der Eintritt der Inspiration begünstigt wird, während der Inspirationskrämpfe nicht selten das Ende des Krampfes verfrüht wird.

Aber die Hautnerven (samt den Splanchnici) sind in ihrer Wirkung auf die Athmung den Vagi nicht gleichwerthig: ihre Ausscheidung ändert die Athmung gar nicht; sie haben keinen Tonus, sie können ungereizt die Athemkrämpfe nicht verhindern. Das Athmencentrum wird von den ungereizten Rückenmarksbahnen nicht beeinflusst.

Die Gehirnbahnen in ihrer Gesammtheit haben einen Tonus, sie vermögen den Vagus zu vertreten, wenn auch nicht vollkommen und gleichmässig. Noch wissen wir nicht, welchen Nerven die Hauptrolle hierbei zufällt, denn die Trigemini Glossopharyngei, Acustici, Optici, Olfactorii sowie die Martin-Booker'schen und die Christiani'schen Kerngruppen kann man, jede für sich, abtrennen, ohne den Athemmodus eingreifend zu stören.

Demnach ist für ein Säugethier, damit es in normaler Weise athme, zum mindesten erforderlich: Das Athmencentrum in der Medulla oblongata mit den centripetalen Bahnen (Vagi) und den centrifugalen Nervenzügen: (Seitenstränge resp. Respirationsbündel).

Ein Centrum ist eben nur definirbar als ein Kreuzungsort sensibler und motorischer Bahnen. Alle Nerven, welche die Athmung beeinflussen, münden in dem Kerncomplexe, den wir Athmencentrum nennen.

Von dem Athmungscentrum werden auf motorischen Bahnen die bereits vertheilten Ladungen den Athemmuskeln zugeführt, wobei sie freilich (ebenso wie alle Willensimpulse) noch die Vorder-

hörnervganglien passiren müssen, bevor sie in die Nervenwurzeln treten.

Während des Druckes und der Correctur vorstehenden Vortrages sind einige unsere Frage so nahe berührende Arbeiten erschienen, dass ich sie noch mit besprechen muss.

Zunächst liegen von Langendorff drei weitere Mittheilungen (7. bis 9.) seiner „Studien über die Innervation der Athembewegungen“ (du Bois-Raymond's Archiv 1887, p. 237—253 und p. 285—295) vor. In der ersten Mittheilung tritt der Verfasser mit Wärme und geschickter Kritik für seine Ansicht ein, „dass die alte Vorstellung von einem einzigen Respirationscentrum aufgegeben werden müsse“ (p. 252). Am Schlusse seiner fernerer experimentellen Untersuchungen kommt er sogar zur These, „dass die Angriffspunkte für den respiratorischen Reiz überhaupt nicht in, sondern unterhalb der Oblongata gelegen sind, d. h. dass von den spiralen Athmungscentren der Athmungsantrieb ausgeht“.

Langendorff wendet sich in der ersten Mittheilung gegen die Untersuchungen von Fredericq, Mislawsky und Knoll, hauptsächlich aber gegen die Schlüsse Marckwalds.¹⁾ Da wir die Respirationen als kurze Tetani charakterisirt haben, von den Phrenicuskernen im Halsmarke auch reflectorisch Krämpfe auszulösen vermochten, endlich sogar die von ihren centripetalen Bahnen abgetrennte Nervenkernegruppe in der Gegend der Alae cinereae (das alte Athemcentrum), wie oben erwähnt, nur Athemkrämpfe erzeugen sahen, so meint Langendorff, dass Marckwald's Resultate für seine Anschauung sprächen.

Also weil die Respirationen Tetani der Athemmuskeln sind, sollen alle Krämpfe der Athemmuskeln als Respirationen erachtet werden?

Die Athmung besteht aus unter normalen Lebensbedingungen regelmässig rhythmisch verlaufenden Bewegungen.

Verletzungen der Medulla oblongata stören die reguläre Athmung nicht, wenn das Athemcentrum oder dessen wesentliche Bahnen nicht verletzt sind. Der Shock lähmt höchstens für einige Minuten. Für die Vertheidiger der spinalen Athmungscentren muss er oft stundenlang wirksam bleiben.

In das verlängerte Mark verlegt Langendorff „einen regulatorischen Apparat, der die von den Spinalmarkcentren ausgesendeten Impulse in zweckmässiger Weise zeitlich vertheilt, der Tiefe und Frequenz der Athembewegungen modificirt.“ Diese Rolle musste dem Kopfmarke zufallen, da in ihm die centralen Ursprünge der die Athmung beschleunigenden und verstärkenden, abschwächenden und verlangsamenenden, anregenden und hemmenden Vagusfasern sich finden“ (p. 239.) Einige Seiten später rügt er Marckwald, dass dieser den Vagus nicht als Hemmungsnerven der Athmung anerkennen wolle.

Langendorff entfernte in späteren Versuchen (a. a. O. p. 287) Fröschen „das Grosshirn und das Mittelhirn, Durchschnitt möglichst dicht unter dem Athmungscentrum (in der Medulla oblongata), das Mark und zerquetschte den peripheren Theil desselben, exstirpirte endlich die Lungen, einige Male auch das Herz . . . und sah in zahlreichen Fällen eine regelmässige, tiefe, frequente, durchaus nicht krankhafte Athmung zurückbleiben und viele Stunden dauern“ (p. 287). „Querschnitte durch die Mitte oder durch ein anderes Niveau der Rautengrube wirken stets athmungslähmend“ (p. 288 Anm.). Also waren auch die von spinalen Centren innervirten Athemmuskeln des Bauches gelähmt? Entschuldigt setzt Langendorff hinzu: „Wie viel hievon auf Rechnung eines irreparablen Shocks zu setzen ist, lasse ich unentschieden.“

A. Loewy hat unter Zuntz's Leitung (Verh. d. physiol. Ges. 1887. No. 15) „das Athemcentrum in der Medulla oblongata und die Bedingungen seiner Thätigkeit“ untersucht und hat die interessante Beobachtung gemacht, dass der Vagus von den Lungen her ausser den von Hering und Braun entdeckten Reizen noch andere stetige Erregungen zur Medulla oblongata leitet; aber „dass der Vagus von der völlig luftleeren (atelektatischen) Lunge keine Erregungen mehr erhielt, dass sein Tonus erloschen war. Durch Wiederaufblasen der atelektatischen Lunge wurde die frühere Frequenz wieder hergestellt, so lange der zugehörige Vagus intact war“.

Loewy bestätigte die Angabe von Marckwald, dass nach Isolation des Athemcentrum (von Mittelhirn und Vagi) die Athemfrequenz gewöhnlich auf 2—4 pro Minute sank, „dass der Rhythmus ein von der Norm vollkommen abweichender war, indem die Inspiration meist an Dauer die Expiration um ein mehrfaches übertraf. Zuweilen bestand sie allerdings nur aus einer kurzen Zwerchfellcontraction, der eine lange Erschlaffung folgte.“

Der Autor setzt hinzu: „entgegen den Marckwald'schen Angaben blieb die Athmung stets rhythmisch „arhythmische Athemkrämpfe“ wurden nie beobachtet“. Marckwald sagt in seinem

Satz 5: „Das automatisch thätige Centrum kann nur Athemkrämpfe auslösen, keine regelmässigen, rhythmischen Athembewegungen“. Hiefür hat Marckwald viele Belege, auch eine ganze facsimilirte Curventafel gegeben, und hiermit stimmt auch die oben gegebene Beschreibung von Loewy, Contraktionen der Athemmuskeln von 10 Sekunden bis 1 Minute Dauer (beim Kaninchen) muss man eben „Krämpfe“ nennen. Dass diese Krämpfe „rhythmisch“, also gleich lang, mit gleich langen Pausen seien, hat Loewy noch nicht bewiesen.

Endlich habe ich über eine wichtige Arbeit „Zur Physiologie des Froschgehirns“ zu berichten, welche Max E. G. Schrader unter Leitung von Goltz ausgeführt hat (Pflüger's Archiv Bd. 41 p. 75—91. Vorläufige Mittheilung). Darin finden sich folgende uns hier nahe interessirende Sätze:

„Trennt man in der Höhe der Spitze des Calamus scriptorius das Kopfmark vom Rückenmark durch einen glatten Querschnitt, so stellt sich sehr bald die Athmung von Nase, Kehlkopf und Mundboden wieder her, aber auch die Muskulatur des Rumpfes theilhaftig sich an den ausgiebigen Athembewegungen. Unterdrückt man die Respiration des Vorderthiers, so hört auch die des Rückenmarkthieres auf. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Reflexvorgang.“

„Entfernt man bis zur Spitze des Calamus scriptorius die ganze Medulla, so konnten die Thiere im Winter wochenlang beobachtet werden. Athembewegungen stellten sich nicht wieder ein.“

„Die für die automatische Athembewegung in Anspruch zu nehmende Gehirnpartie wäre sonach gelegen: zwischen dem Querschnitt parallel dem hinteren Rand der Kleinhirnleiste, und — wahrscheinlich — dem Niveau der Spitze des Calamus scriptorius.“

„Querschnitte durch die derartig begrenzte Region heben den normalen Rhythmus der Athmung auf. Dieselbe wird periodisch mit Minuten bis Stunden langen apnoischen Pausen.“

Hiernach läge also das Athemcentrum des Frosches gewiss in der Medulla oblongata.

¹⁾ Langendorff schreibt ihn stets Markwald.