(Aus dem physiologischen Laboratorium der University of London.)

Über die negative Schwankung in den Lungenfasern des Vagus.

Von

N. H. Alcock, M. D.

und

Dr. John Seemann,

Lecturer on Physiology St. Mary's
Hospital Medical School. London.

Privatdozent für Physiologie in Mar-
burg a./L.

(Mit 15 Textfiguren.)

Einleitung.

Hinsichtlich der Theorie von Hering und Breuer (1868)¹⁾ über die Selbststeuerung der Atmung durch Erregung von inspirationshemmenden Fasern des Vagus durch die Inspirationsstellung der Lungen und von inspiratorisch wirksamen Fasern in der Expirationsstellung haben manche Meinungsverschiedenheiten bestanden. Während über den ersten Teil der Theorie, die Inspirationshemmung, niemals Zweifel bestanden haben, hat der zweite Teil der Theorie, welche das Vorhandensein inspiratorisch wirksamer Vagusfasern annimmt, einige Anfeindungen erfahren.

Gad (1880)²⁾ hat die von Hering und Breuer entwickelte Vorstellung zunächst dahin modifiziert, dass er zwar die Deutung, welche diese Autoren dem inspiratorischen Effekt des Lungenkollapses gegeben haben, anerkennt, aber dieser inspiratorischen Erregung bei der normalen Atmung keine oder geringe Bedeutung zuschreibt.

Diese Anschauung ist dann durch Lewandowski (1896 und 1898)³⁾ noch weiter abgeändert, indem er die inspiratorischen Fasern und Erregungen im Vagus gänzlich leugnet und annimmt, dass die

1) Sitzungsber. d. Wien. Akad. 2. Abt. Bd. 53 S. 909. 1868.

2) Dubois' Arch. 1880 S. 1.

3) Dubois' Arch. 1896 S. 195 u. 483. Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 288 und Inaug.-Dissert. Halle a. S. 1898.

inspiratorische Wirkung des Lungenkollapses nicht Wirkung einer besonderen Reizung, sondern Folge des Ausfalles der Erregung von inspirationshemmenden Vagusfasern (Vagustonus Breuer's und Loewy's) sei, und dass „das automatisch tätige koordinierende Atemzentrum sich die Inspiration gegen die Vagi erzwingt“¹⁾.

Die wesentlichen Tatsachen, auf welche sich seine Anschauung stützt, sind zwei. Erstens ist die Atmungsform, welche auftritt nach Durchschneidung eines Vagus und Anlegung eines Pneumothorax auf der anderen Seite, nach Lewandowski (1896) genau dieselbe wie nach Durchschneidung beider Vagi; die inspiratorischen Veränderungen der Atmung nach Pneumothorax entsprechen also danach nicht denen der Reizung des Vagusstammes, sondern eben denen des Vagusausfalles. Die zweite Tatsache, welche als sehr beweisend angesehen wird, ist die, dass es Lewandowski (1898) nur gelang, einen Aktionsstrom im Vagus nach Lungenblähung, nicht nach Lungenkollaps zu beobachten²⁾.

Was das erstgenannte Experiment anbelangt, so hat schon Head (1889)³⁾ vor Lewandowski, was Lewandowski seinerzeit übersehen zu haben scheint, dasselbe Experiment in etwas vollkommenerer Weise angestellt. Head erhielt bei diesem Versuch⁴⁾ durch Einführen eines Rohres in den Bronchus der vagotomierten Seite und künstliche Ventilation der zugehörigen Lunge die Blutgase annähernd normal und vermied damit Dyspnöe des Atemzentrums (Apnoea vagi war durch die Vagotomie vermieden). In diesem Falle zeigte sich dann allerdings ein Unterschied in der Atmung, wenn nun die mit dem Atemzentrum durch den intakten Vagus in Verbindung stehende Lunge durch Anlegung eines Pneumothorax zum Kollabieren gebracht wurde, gegenüber der Atemform nach beiderseitiger Vagusausschaltung (Ausschaltung des normalen Vagus durch starke Abkühlung): im ersteren Falle resultiert ein weit längerer (bis eine Minute) und tieferer Inspirationstetanus. Head schloss also aus diesem Versuch, gerade das Gegenteil wie Lewandowski: es handelt sich nicht um

1) Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 290.

2) Auf die von Wolff (Pflüger's Arch. Bd. 105 S. 55) vor einiger Zeit veröffentlichte Arbeit näher einzugehen, können wir uns ersparen, da kürzlich von Schenck seine Ausführungen als gänzlich unbegründet nachgewiesen wurden (Pflüger's Arch. Bd. 106 S. 402).

3) Journ. of Physiol. vol. 10 p. 1 u. 279.

4) l. c. S. 57 u. 285.

den Ausfall der normalen tonischen Erregung inspirationshemmender Fasern, sondern um die Reizung besonderer im Vagus verlaufender inspiratorischer Fasern.

Mit abweichender, wesentlich einfacherer Methodik hat später Schenck¹⁾ die Frage nach dieser zweiten Art von Fasern von neuem aufgenommen. Wenn er durch Aussaugen der Lungen den bekannten inspiratorischen Reflex hervorrief und nun den Vagus durch Anelektrotonus oder durch Kälte reizlos ausschaltete, erhielt er lange tiefe Atemzüge mit verlängerter und vertiefter Expiration. Das zeigt also deutlich, dass vorher, während der inspiratorischen Reflexwirkung, im Vagus inspiratorisch wirksame Erregungen zum Atemzentrum verlaufen sein müssen. Für die normale Atmung kommt aber auch Schenck zu dem Schlusse, dass „bei gewöhnlicher Expiration nicht nur inspiratorisch wirksame Lungenvagusfasern nicht erregt werden, sondern es hört noch nicht einmal die Erregung der expiratorisch wirksamen Lungenvagusfasern ganz auf“²⁾. Das ersterwähnte Experiment zwingt zu dem Schlusse: „es gibt aber inspiratorisch wirksame Lungenvagusfasern, die allerdings erst bei starkem Lungenkollaps erregt werden“³⁾.

Mit diesen Ergebnissen steht eigentlich nur im Missklang Lewandowski's Experiment über die negative Schwankung. Bei unseren Versuchen, uns diese negative Schwankung zur Anschauung zu bringen, gelangten wir aber zu Resultaten, welche die Lewandowski'sche Beobachtung wesentlich erweitern; erst im Laufe unserer Untersuchung wurde es uns selbst klar, dass in der Deutung, die Lewandowski gibt, Fehler stecken, welche bisher nicht aufgedeckt sind. Wir müssen jetzt den Widerspruch dieser Experimente mit der herrschenden Lehre von der Existenz zweier Faserarten leugnen.

In seinen Versuchen hatte Lewandowski unter Verwendung eines sehr empfindlichen⁴⁾ Galvanometers nach Deprez-d'Arsonval

1) Pflüger's Arch. Bd. 100 S. 337.

2) Pflüger's Arch. Bd. 100 S. 344.

3) l. c. S. 346. — Vergl. hierzu Boruttau, Ergebn. d. Physiol. 3. Jahrg. 2. Abt. S. 98.

4) Bernstein, welcher dasselbe Galvanometer, wahrscheinlich bei gleicher Empfindlichkeit, zum Studium der reflektorischen negativen Schwankung am motorischen Froschnerven benutzte, gibt dieselbe an zu $0,078 \cdot 10^{-8}$ Amp. für 1 mm Ausschlag bei 1 m Skalenabstand (Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 376).

am Vagus von kurarisierten Kaninchen als Erfolg der Lungenausdehnung eine negative Schwankung bis zu zehn Skalenteilen beobachtet, die bei Lungenkollaps wieder zurückging. Der Erfolg des Kollabierens war entweder Null oder eine positive Ablenkung um ein bis zwei Skalenteile, nie eine negative Schwankung. Bei Spontanatmungen konnte er keine Schwankungen nachweisen. Versuche mit dem Kapillarelektrometer scheiterten, wie Lewandowski angibt, an der zu geringen Empfindlichkeit seines Instrumentes.

Es muss hier ausdrücklich erwähnt werden, um Missverständnissen gegenüber unseren späteren Ausführungen vorzubeugen, dass Lewandowski nicht ganz präzise in der Nomenklatur ist und darin auch von der sonst üblichen, von uns verwendeten etwas abweicht. Er gibt zwar an, dass er die Volumenverminderung der Lunge bei geschlossenem Thorax durch Ansaugen der Lunge von der Trachea aus, bei geöffneter Pleurahöhle durch Öffnen der Kanüle erzeugt habe. Bei der Mitteilung seiner Versuche¹⁾ versteht er dann aber unter „Kollaps“ doch zweierlei: einmal das weitgehende Zusammenfallen der Lungen bei offenem Thorax oder nach Ansaugen von der Trachea aus (Versuch 1 und 2 der Dissertation); in der Regel aber und gerade in dem in Pflüger's Archiv beschriebenen Versuche (5.) muss ihm „Kollaps“ offenbar gleichbedeutend sein mit dem Zurückgehen der Lungen in die Ruhestellung nach Aufhören der künstlichen Atmung (Versuch 3, 4, 5, 7) oder mit dem Zurückgehen nach Ablassen des Aufblähdruckes (Versuch 1, 3, 4, 5, 6 der Dissertation). Die „positive Schwankung“ bedeutet bei ihm in der Regel nur das Zurückgehen des Galvanometerspiegels bis in die Gegend des Ausgangspunktes, nicht über diesen hinaus. Dieses Zurückgehen erfolgte meistens nicht vollständig; die Nachwirkung beruht wahrscheinlich auf einer inzwischen stattgehabten Abnahme des Nervenstromes.

Wir werden unter „Kollaps“ nur das durch Ansaugen der Lungen hervorgerufene stärkere Zusammenfallen der Lungen verstehen und unter „positiver Schwankung“ das Sinken des Quecksilbers im Kapillarelektrometer unter die Nulllinie (also im Sinne einer Verstärkung des Demarkationsstromes).

1) Dissert. S. 23. — Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 295.

Versuchsmethodik und Versuche.

Wir haben unsere Versuche anfänglich mit Hilfe eines empfindlichen Galvanometers angestellt und dabei geringe Ausschläge nach Lungenaufblähung erhalten; wir haben uns dann aber für das Kapillarelektrometer als Beobachtungsinstrument entschieden, weil der Wechsel in der Potentialdifferenz der abgeleiteten Stellen wahrscheinlich zu schnell erfolgt, um das träge Magnetensystem in genügende Bewegung zu versetzen, ferner weil wir so imstande waren, eventuelle Bewegungen des Hg-Meniskus photographisch zu registrieren, und weil wir mit Hilfe des Elektrometers leicht eine Messung der zur Beobachtung gelangenden Potentialschwankungen vornehmen konnten, da wir vom Widerstand damit ganz unabhängig waren.

Ein empfindliches Kapillarelektrometer¹⁾ stand uns im Laboratorium der University of London zur Verfügung; wir sprechen Herrn Dr. A. D. Waller für die lebenswürdige Überlassung der Mittel seines Institutes und für das unserer Arbeit entgegengebrachte Interesse unseren besten Dank aus.

1) Zunächst hatten wir uns darüber vergewissert, ob das Instrument für unser Vorhaben empfindlich genug war, indem wir die (reflektorisch erzeugten) negativen Schwankungen im Ischiadicus des Frosches (cf. Bernstein, Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 376. 1898) und der Katze (F. Gotch u. V. Horsley, Phil. Trans. of the Royal Soc. vol. 182 p. 513 u. 514. 1891) zur Anschauung brachten, welche durch die Krämpfe von sehr schwach mit Strychnin vergifteten Tieren ausgelöst wurden.

Weil unseres Wissens Messungen der Grösse der Änderungen, welche die Potentialdifferenz unter den Bedingungen erleidet, bisher nicht bekanntgegeben sind, lassen wir die von uns beobachteten Daten kurz folgen:

Am Frosch beobachteten wir Ausschläge von 4—8 mm ($\frac{1}{1000}$ Volt bewirkte einen Ausschlag von 18 mm.

Bei Katzen erhielten wir Ausschläge von 4—7 mm ($\frac{1}{1000}$ Volt = 14 mm).

Die Änderungen der Potentialdifferenz betragen also:

für den Frosch $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$ Millivolt,

„ die Katze $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ „

Die bei künstlicher tetanischer Reizung der isolierten Nerven erhaltenen negativen Schwankungen sind weit grösser; sie betragen

für den Frosch (N. ischiadicus)¹⁾ bis zu 32 Millivolt,

für die Katze (N. ulnaris)²⁾ bis zu 1,2 Millivolt.

1) F. Gotch u. G. J. Burch, Proc. Royal Soc. vol. 63 p. 309.

2) Alcock, Proc. Royal Soc. vol. 73 p. 172.

Einen Teil unserer Beobachtungen am Vagus stellten wir durch direkte Beobachtung des Kapillarelektrometerbildes an, das auf eine Millimeterskala projiziert war. In den späteren Versuchen haben wir regelmässig die Bewegungen des Meniskus photographisch aufgenommen, anfänglich bei einer Vergrösserung von etwa 800mal, später von etwa 1400mal.

Als Versuchstiere benutzten wir Katzen und Kaninchen, die teils vorher durch Zerstörung des Gehirnes getötet waren — solche Tiere atmen nach einiger Zeit in der Regel spontan weiter, im anderen Falle wurden sie künstlich respiriert —, teils wurden die Tiere in Narkose durch Chloroform oder A.-C.-E.-Mischung gehalten; im letzteren Falle wurde natürlich das Narkotikum für die Minute, in welcher die Aufnahme der Kurven resp. die Beobachtung erfolgte, vom Tier entfernt.

Die Tiere wurden tracheotomiert und mit einer gläsernen, T-förmigen Trachealkanüle versehen. Dann wurde für die ganze Strecke seines Verlaufes am Halse der rechte Vagus frei präpariert; für das Gelingen des Versuches ist es besonders wichtig, alles perineurale Bindegewebe vom Nerven zu entfernen, ohne den Nerven selbst zu verletzen; meistens ist es nötig für die Ausführung der Präparation die Karotis und die Vena jugularis interna dieser Seite zu unterbinden. Nach der Präparation des Nerven wurde derselbe mit seinem Querschnitt und einer Stelle der Längsoberfläche auf zwei Tonzinksulfatzinkelektroden gelegt, welche mit dem Kapillarelektrometer verbunden waren, in allen Fällen derart, dass der Demarkationsstrom den Quecksilbermeniskus im Projektionsbilde nach abwärts bewegte. Der Nervenstrom wurde dann durch den passenden Bruchteil der Spannung eines Leclanchéelementes kompensiert. Wenn einige Beobachtungen gemacht waren, wurde ohne Änderung der ganzen Aufstellung zur Vornahme der Eichung ein Strom von $\frac{1}{1000}$ Volt Spannung durch die ganze Leitung geschickt. Wenn der Demarkationsstrom im Laufe eines Versuches stark abgenommen hatte, wurde vor der Fortsetzung der Beobachtungen ein neuer Querschnitt angelegt.

Selbstverständlich war eine Berührung der Elektrodenstative mit dem Tier selbst vermieden; die Weichteile des Halses wurden durch Gewichtshaken zurückgehalten, so dass der Nerv frei in der Luft zwischen den Elektroden schwebte. Dann und wann wurden die

Elektroden und der Nerv mit 0,9 %iger Kochsalzlösung angefeuchtet. Es erwies sich aber als nötig, den Nerven noch ein drittes Mal durch einen passend geformten Glasstab zu tragen, peripher von der Längsschnittelektrode derart, dass der Nerv einen Bogen bildete sowohl zwischen diesem Glasstab und der Längsschnittelektrode als zwischen ihm und dem peripheren Ende des Nerven, wie es in Figur 1 schematisch wiedergegeben ist.

Fig. 1.

Wenn das nicht geschah, so bewirkten stärkere Bewegungen des Thorax, welche wir mit der Hand vornahmen, Ausschläge des Elektrometers. Nach Verwendung dieses Glasstabes blieben sie auch bei starken Verschiebungen des Thorax nach der Seite hin aus.

Alle Versuche wurden durch Aufblähungen und Aussaugungen der Lungen entweder am vollständig toten Tier oder nach peripherer Quetschung des Nerven durch eine vorher locker geschlungene Ligatur kontrolliert. Unter diesen Bedingungen gaben Änderungen des Lungenvolumens keine Ausschläge des Elektrometers.

Wenn wir die unbeeinflusste Atmung (siehe unten) registrierten, haben wir den Tisch, auf dem das Tier aufgebunden war, auf Glasfüße gestellt; wenn wir die eigentlichen Versuche mit Aufblähung oder Aussaugung der Lungen vornahmen, haben wir davon Abstand genommen, weil wir dabei zu dem Tier hinführende Schlauchleitungen zu berühren hatten.

Das Aussaugen und Aufblähen der Lungen wurde in allen hier mitgeteilten Versuchen vorgenommen mit Hilfe von zwei Paaren Mariotte'scher Flaschen von verschiedenem Wasserniveau; vom einen Paar wurde die Druckflasche (1 m Wasserdruck), vom anderen die Saugflasche (negativer Druck von 2 m Wasser) durch eine Y-Kanüle mit dem einen Arm der Trachealkanüle verbunden. Durch Gummischlauch und Klemme konnte der zweite Arm der Trachealkanüle verschlossen werden. In einigen Kurven ist der Zeitmoment und die Dauer des Aufblasens oder Aufsaugens durch ein elektrisches

Signal angegeben; später wurde zu diesem Zweck die Trachealkanüle mit einem Marey'schen Tambour verbunden; in die Schlauchleitung zu diesem war dann ein zweites T-Rohr eingeschaltet, an dessen freiem Schenkel das ganze System geschlossen oder nach aussen ge-

Fig. 2 a.

Fig. 2 b.

öffnet werden konnte. Der Tambour war straff mit ziemlich dickem Gummi überspannt; nur bei vollkommen abgeschlossenem Schlauchsystem konnte deswegen die Atmung registriert werden. Die Geschwindigkeit, mit welcher die photographische Platte bewegt wurde, betrug 2,3, in einigen Fällen 3,3 mm pro Sekunde.

Von unseren Experimenten teilen wir im folgenden einige, durch eine Anzahl der erhaltenen Kurven illustriert, mit.

I. Katze. Gehirn durch Einstich vom Nacken her zerstört. Spontan atmend.

Fig. 2 a. Im Anfang Kapillarelektrometerschwankungen entsprechend drei Atemzügen. An den beiden durch das Signal markierten Stellen wurden die Lungen aufgeblasen resp. vom Druck entlastet. (Kurvenhöhe 5—6 mm.) Am Ende der Platte Eichung: 0,001 Volt = 24 mm Ordinatenhöhe.

Fig. 2 b. Dieselbe Katze. Nach einigen weiteren Versuchen wurde auf dieser Platte der Einfluss des Aussaugens der Lungen (durch die erste Bewegung des Signals markiert) untersucht; Sinken des Meniskus um 3 mm. Nach Einlassen von Luft steigt der Meniskus ein wenig: es folgen einige Atemzüge und der Effekt vom Aufblasen der Lungen. Im allgemeinen fällt der Meniskus etwas vom Anfang bis Ende der Platte.

Fig. 2 c.

Fig. 2 c. Nach einigen weiteren Beobachtungen, welche im gleichen Sinne ausfielen, wurde der Vagus peripher von dem Glasstabe durch eine vorher locker geschlungene Ligatur gequetscht und nun an den beiden durch das Signal bezeichneten Stellen die Lungen aufgeblasen. Keine Bewegung des Meniskus. Am Ende der Platte Eichung 0,001 Volt = 26 mm.

II. Während wir in allen Experimenten als Effekt des Aufblasens eine negative Schwankung beobachten konnten, verhalten sich die Versuche mit Aussaugen etwas verschieden. In einigen Fällen war es nicht möglich, irgend einen Effekt zu erhalten.

Ein Beispiel derart ist Fig. 3. Katze; Gehirn durch Einstich zerstört; spontan atmend.

Obere Kurve: Bewegungen des Tambourzeichners; untere Hg-Meniskus. Zunächst einige Atemzüge (kein Effekt auf das Elektrometer); dann Aussaugen der Lungen (kein Effekt). Nach dem Einlassen von Luft bleibt das Schlauchsystem eine kurze Zeitlang offen (geradlinige Zeichnerkurve), dann wird der freie Schenkel des T-Rohres wieder geschlossen (Atmung registriert) und dann die Lungen aufgeblasen (negative Schwankung) und darauf das Schlauchsystem wieder geöffnet (sehr geringer Abfall der Kurve).

Das Aussaugen hat keinen Effekt; das Aufblähen bewirkt eine negative Schwankung.

NB. Wir geben ausdrücklich ein solches negatives Resultat, das an sich natürlich nichts sagt, in einer Kurve wieder in Anbetracht der unten angestellten theoretischen Betrachtungen.

Fig. 3.

III. In den nun folgenden Fällen hatte auch das Aussaugen eine negative Schwankung zur Folge.

Je empfindlicher die Messinstrumente sind, mit um so zweifelhafteren Augen hat man die Resultate zu betrachten. Wir haben in einzelnen Fällen (nicht in allen) durch gleich kräftiges Berühren der Klemmen wie beim Öffnen derselben kleine Ausschläge des Kapillarelektrometers erhalten und geben im Interesse der Objektivität in Figur 5b ein Beispiel dafür. Die Verbindung der Saug- resp. Druckflasche und der Klemmen, mit deren Hilfe das ganze System nach aussen geöffnet wurde, und dem Tier war nur durch Glasrohr und Gummischlauch hergestellt, das einzige metallische Material waren die Klemmen selbst, welche weit entfernt vom Tier an der Schlauchleitung angebracht waren.

Wir sehen aber einmal darin, dass diese Erhebungen geringer sind als die durch wirkliches Ausaugen der Lungen hervorgerufenen, einen Beweis dafür, dass das Ausaugen allein imstande ist, eine negative Schwankung im Vagus zu bewirken; zweitens darin, dass

Fig. 4 a.

Fig. 4 b.

wir am toten Tier oder nach Aufhebung der Nervenleitung keine Schwankung erhielten. Ausserdem war für das Ausaugen wie Aufblähen die Berührung der Klemmen regelmässig eine Zeitlang vor ihrem Öffnen erfolgt, und Figuren wie die in 5 und 6 zeigen

deutlichst, dass die negative Schwankung erst einsetzt, oft sehr scharf, in dem Momente, wo wirklich ausgesaugt wurde.

Wir halten uns demnach für berechtigt, dem Aussaugen den Effekt einer negativen Schwankung im Vagus zuschreiben zu dürfen.

Von den hierhergehörigen Versuchen führen wir folgende an:

Fig 4a. Kaninchen. Gehirn zerstört. Anfangs spontan atmend (siehe Fig. 7). Während des Versuches, unmittelbar nach Aufnahme von Fig. 7, hört die Atmung auf, während das Herz noch eine Zeitlang weiter schlug.

Die obere Kurve: Tambourzeichner. Aussaugen: eine negative Schwankung ($2\frac{1}{2}$ mm) von einiger Dauer; die Kurve fällt ab, während die Lunge noch ausgesaugt ist; nach dem Öffnen und Einlassen von Luft Ansteigen des Quecksilbers: endlich Effekt vom Aufblasen der Lungen: dauernde negative Schwankung von 4 mm Ordinatenhöhe. Nach Ablassen des Druckes: Sinken des Meniskus.

Fig. 5a.

Fig. 4b. Danach wurde der Nerv durch eine Ligatur gequetscht und Platte b aufgenommen. Zweimaliges Aufblasen ohne Effekt. Eichung 0,001 Volt = 51 mm.

Fig. 5. Anderes Kaninchen. Gehirn zerstört, anfangs spontan atmend. Nachdem alles zum Versuch fertig war, hörte die Atmung kurz vor Anstellung des eigentlichen Versuches auf.

Fig. 5a. Zunächst zweimal Aussaugen und Einlassen von Luft; Effekt des Aussaugens: momentan beginnende, negative Schwankung um etwa 10 mm; am Ende des ersten Aussaugens Erhebung des Hg, am Ende des zweiten Tendenz desselben, zu steigen, plötzlich vermehrt.

Am Schlusse Aufblähen: negative Schwankung von etwa 14 mm; nach Beendigung desselben Abfall um etwa 11 mm.

Eichung auf einer anderen Platte 0,001 Volt = 50 mm.

Fig. 5 b. Die schon erwähnte Kurve. Mehrmaliges kräftiges Berühren der Klemmen, bei offener Schlauchleitung. Erhebung um $1-1\frac{1}{2}$ mm.

Fig. 5 c. Nach einiger Zeit (etwa $\frac{3}{4}$ Stunde), während welcher der Nerv mit 0,9%iger Kochsalzlösung feucht gehalten wurde, wurde ein Aussauge- und Aufblähversuch am vollkommen toten Tier angestellt. Kein Effekt.

Fig. 5 b.

Fig. 5 c.

Fig. 6 a.

6. Katze; chloroformiert.

Fig. 6 a. Schlauchsystem geschlossen (Atmung vom Zeichner registriert); sehr geringe Schwankungen des Quecksilbers, entsprechend den Atemzügen. An der schwarzen senkrechten Linie: Aufblähen der Lungen; negative Schwankung um 5 mm. Die Atmung hat nicht vollkommen aufgehört, nochmaliges Aufblähen: neue negative Schwankung um 3 mm. Nach dem Ablassen des Druckes nur ein sehr geringer Fall des Meniskus (Nachwirkung!). Eine kurze Zeitlang bleibt das Schlauchsystem offen, dann wird es wieder geschlossen (Atemzüge registriert).

Die Lungen neuerlich aufgeblasen für längere Zeit (bis zum Knick der Atemkurve), dementsprechend Ansteigen des Quecksilbermeniskus um 7 mm. Nach Öffnen des Schlauchsystemes Abfall um 6 mm. Das Schlauchsystem bleibt offen.

Fig. 6 b. Zunächst einige Atemzüge bei geschlossenem Schlauchsystem. Dann Aussaugen der Lungen: dementsprechend eine kurz dauernde negative Schwankung um 2 mm; es folgt ein Sinken des Meniskus um $2\frac{1}{2}$ mm (im Sinne einer „positiven Schwankung“). Nach Aufhören des Aussaugens steigt der Quecksilbermeniskus. Nach kurzer Zeit wird das bis dahin offene Schlauchsystem wieder geschlossen. Andeutung von respiratorischen Schwankungen des Quecksilbermeniskus. Eichung 0,001 Volt = $46\frac{1}{2}$ mm.

Ähnliche Kurven wurden am gleichen und ein paar anderen Tieren noch eine Reihe erhalten.

Nach Quetschung des Nerven durch Ligatur kein Effekt.

Fig. 6 b.

Vielleicht ist auch die Kurve der Fälle, für welche Fig. 2 b ein Beispiel ist, in der Weise zu lesen. In diesen Fällen war immer die Kurve des Kapillarelektrometers nicht besonders scharf, und gerade in dem Beispiel von Fig. 2 b hat es den Anschein, als ob der „positiven“ Schwankung eine kurze negative vorausging.

Zusammenfassung und Theoretisches.

Ein Ergebnis dieser Versuche ist über allen Zweifel klar: dass nämlich die Ausdehnung der Lungen eine negative Schwankung hervorruft. Die Änderung der elektrischen Spannung zwischen Längsschnitt und Querschnitt dauert an, solange die Ausdehnung der Lungen besteht. Nach dem Aufhören der Dehnung geht die Negativität zurück, meistens aber nicht vollständig, es bleibt also in der

Regel eine mehr oder weniger grosse gleichsinnige „Nachwirkung“ zurück.

Dieses Zurückgehen der Negativität, wie wir es nennen, hat Lewandowski als positive Schwankung bezeichnet, das Ablassen des Druckes als Kollaps der Lungen. Die Tatsachen werden durch unsere Beobachtungen bestätigt; wir geben ihnen aber einen anderen Namen und eine andere Deutung, weil uns auch die zeitlichen Verhältnisse bekannt geworden sind.

Unsere Kurven zeigen, dass während der Lungendehnung dauernd Erregungen im Vagus verlaufen, dass also die Lungendehnung ein Dauerreiz¹⁾ ist. Die zunächst manchem frappant erscheinende dauernde Negativität des Längsschnittes während der Lungendehnung darf nicht so sehr überraschen, weil bei der Langsamkeit der Plattenbewegung eine Verschmelzung eventuell vorhandener Einzelerregungen wenigstens in ihrer Wirkung auf das Kapillarelektrometer eingetreten sein muss. Ob wirklich die Lungendehnung eine rhythmische, d. h. sich aus einzelnen zueinander summierten Erregungen zusammensetzende, oder ob sie eine tonische, d. h. eine gleichmässige und konstante Reizung hervorruft, das bedarf weiterer Untersuchung. Aber selbst für den letzteren Fall, dass es sich um eine gleichmässige Bewegung des Elektrometers ohne Schwankungen handelt, wäre in der Kapillarelektrometerkurve der Veratrinkontraktur²⁾ ein Analogon dazu bekannt.

Bisweilen zeigt die Kurve einen allmählichen Abfall während der Periode der Aufblähung der Lungen; vielleicht beruht das auf Ermüdung oder Erregbarkeitsänderung³⁾ der Vagusenden; vielleicht ist aber darin dieselbe Erscheinung ausgedrückt, welche auch die „Nachwirkung“ nach dem Aufhören der Lungendehnung hervorruft.

Wie diese „Nachwirkung“ zu erklären ist, lassen wir einstweilen ebenfalls unentschieden. Sie besteht in einer Verminderung des Demarkationsstromes; möglicherweise hat sie ihren Grund in einer Nachwirkung des Reizes in den Nervendigungen, oder wahrscheinlicher ist eine während der Erregung des Nerven eintretende und dann andauernde chemische Veränderung am abgeleiteten Querschnitt die Ursache.

1) cf. Lewandowsky, Pflüger's Arch. Bd. 73 S. 294.

2) J. Burdon-Sanderson, Journ. of Physiol. vol. 18 p. 142, u. Schäfer's Text-Book vol. 2 p. 425. — F. Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 63 S. 337. — Fl. Buchanan, Journ. of Physiol. vol. 27 p. 95.

3) cf. Schenck, Pflüger's Arch. Bd. 106 S. 411.

Die Aussaageversuche haben scheinbar stark untereinander abweichende Resultate geliefert: negative Schwankung, positive Schwankung und keinen Effekt. Diese Resultate lassen sich aber doch in einheitlicher Weise erklären. Für die Besprechung der Deutung, welche wir den Kurven zu geben geneigt sind, ist es zweckmässig, mit der kompliziertesten Kurvenform zu beginnen, die wir erhalten haben; Fig. 6b von der Katze ist dafür ein Beispiel. Die Kurve zeigt eine kurz dauernde negative Schwankung, daran anschliessend eine länger dauernde positive und nach dem Aufhören des verminderten Druckes in dem Bronchiensystem eine neue Bewegung nach der negativen Seite. Die beiden negativen Schwankungen, die erste relative kurz dauernd, die zweite anhaltend, zeigen Erregungen an. Die „positive“ Schwankung muss dagegen aufgefasst werden als verursacht durch die Verminderung einer bestehenden Erregung. Eine solche Erregung dauernder Art ist bekannt in dem Tonus der Lungenfasern des Vagus, der zuerst von Breuer beobachtet wurde, und dessen Natur von Loewy analysiert ist. Vor einiger Zeit hat Schenck wiederum gezeigt, dass im Expirationszustand der Lungen nicht die Erregung der inspirationshemmenden Fasern aufhört.

Gesetzt, es sind wirklich zwei Arten von Vagusfasern vorhanden, so muss man vom Aussaugen der Lungen einen doppelten Effekt erwarten:

1. eine dauernde Herabsetzung des Tonus der inspirationshemmenden Fasern;
2. eine Erregung der inspiratorisch wirksamen Fasern.

Beide Phänomene sind in unserer Kurve ausgedrückt; der Nachweis dieser Kurvenform bringt darum nicht nur eine Bestätigung für die Anschauung, dass auch Kollaps der Lungen eine Erregung von Vagusfasern bewirkt, sondern auch dafür, dass die inspirationshemmenden Fasern, bei der Katze wenigstens, tonisch erregt sind; wie dieser Tonus zustande kommt, dafür liegt eine Erklärung, welche mit den Loewy'schen Untersuchungen übereinstimmt, in dem Ergebnis der Aufblähversuche: die Lungendehnung wirkt an sich als Dauerreiz.

Da nun diese beiden Änderungen in der Erregung der hypothetischen Vagusfasern elektrisch entgegengesetzte Phänomene hervorrufen, müssen ihre Wirkungen auf das Kapillarelektrometer miteinander interferieren; und mindestens der Anfang der Kurve bringt keine von beiden rein zur Anschauung. In welcher Weise die algebraische Summe

erscheint, das hängt von Umständen ab: von der Grösse des Vagustonus, von dem Grade des Ausaugens, von dem Verhältnis der beiden Fasernarten zueinander, von ihrer gegenseitigen Lage zu den Elektroden usw., lauter Dinge, welche generell und individuell Differenzen aufweisen müssen. Es kann in geeigneten Fällen gerade eine Kompensation beider eintreten, oder es kann von vornherein die positive Schwankung das Übergewicht bekommen — vielleicht sind so die Kurven 2b und 3 aufzufassen —; oder aber es kann von vornherein die negative Schwankung die Überhand haben, welche durch die Erregung der zweiten Art von Vagusfasern hervorgerufen wird. Das Phänomen wird man besonders dann erwarten, wenn der Vagustonus gering ist. Es bestehen auch sonst Anzeichen dafür, dass der Vagustonus¹⁾ geringer ist bei Kaninchen als bei Katzen. In unseren Versuchen fanden wir nun auch bei Kaninchen regelmässig eine negative Schwankung als Folge der Volumensverkleinerung der Lungen und oft auch von etwas längerer Dauer. Hier besteht allerdings ein Gegensatz zwischen Lewandowski, welcher nur mit Kaninchen arbeitete, und uns. Der Gegensatz wird aber nahezu aufgeklärt teils durch Lewandowsky's etwas abweichende Nomenklatur, teils dadurch, dass er manchmal ein schon verkleinertes Lungenvolumen als Ausgangsstellung benutzte; in einem solchen Falle blähte er vom kollabierten Zustand aus die Lungen auf und beobachtete dann beim darauf folgenden neuen „Kollabieren“, d. h. Zurückgehen in die Ausgangsstellung, eine „positive“ Schwankung, d. h. ein Zurückgehen des Galvanometerspiegels nach der Seite der Ruhelage hin (z. B. Versuch 3 der Dissertation).

Was nun die Hauptfrage anlangt, zu deren Lösung Lewandowsky und wir unsere Versuche unternommen haben, nämlich die Frage nach einem Beweis für oder gegen die Existenz der zweiten Art von Fasern im Sinne der Hering-Breuer'schen Theorie, so müssen wir am Ende unserer Untersuchung gestehen, dass uns jetzt die Methode selbst lange nicht in dem Masse kompetent zu sein scheint, wie sie es im Anfang war. Jedenfalls kann man von ihr nur dann auf die gestellte Frage eine direkte Auskunft, welche sie zu versprechen scheint, erwarten, wenn man einfache und positive Resultate erhält. In beiden Beziehungen hält die Methode aber ihr Versprechen nicht.

1) cf. J. Seemann, Pflüger's Arch. Bd. 91 S. 333.

Aus oben ausgeführten Gründen ist es verständlich, warum man unter Umständen mit Hilfe des Kapillarelektrometers keinen Ausschlag erhalten kann, selbst wenn tatsächlich zwei Faserarten bestehen. Ein negatives Resultat darf niemals Beweiskraft haben gegen die Existenz der Fasern. Ein positiver Befund ist allein zuverlässig; diesen glauben wir allerdings aus unseren Kurven herauslesen zu müssen.

Und zweitens geben die Versuche mit dem Kapillarelektrometer an sich nur Auskunft über die im Vagus ablaufenden „Erregungen“, nicht über die Existenz zweier verschiedener „Faserarten“, da möglicherweise beide Erregungen in derselben Bahn verlaufen könnten. Darum sagen uns auch in dieser Beziehung die Versuche über die Reflexwirkung mehr, weil sie zeigen, dass zentralwärts die beiden Erregungen verschiedene Bahnen einschlagen. Wir glauben aber in der Fig. 6b einen neuen Beweis auch für die Existenz zweier Faserarten zu sehen. Das Aussaugen bewirkt in diesen Fällen sowohl eine negative wie eine positive Schwankung im Gesamtvagus, eine Erregung und eine Herabsetzung einer Erregung-zugleich; das wird ohne die Annahme zweier Faserarten kaum verstanden werden können.

Alles in allem sind die Ausschläge des Kapillarelektrometers nach Aussaugen der Lungen gering, nicht zu vergleichen mit denen, welche durch Lungenblähung erhalten werden können; wir befinden uns an der Grenze der Empfindlichkeit unseres Instrumentes. Aber selbst wenn man einstweilen unseren Versuchen eine grosse Beweiskraft im positiven Sinne noch nicht zusprechen oder vielleicht auch unseren Kurven eine andere Auslegung geben will, können wir doch das mit Sicherheit sagen, dass in der gegebenen Weise unsere Kurven einfach gedeutet werden können, und dass darum der eingangs erwähnte Widerspruch zwischen den Reflexversuchen und Prüfungen der elektrischen Phänomene am Vagus nicht mehr besteht.

Wir wiederholen daher:

Lewandowsky's Befunde sind durchaus richtig, sie müssen aber auf Grund unserer Versuche erweitert werden und zum Teil anders verstanden werden. Soweit nach dem Gesagten Kapillarelektrometerversuche überhaupt diese Frage entscheiden können, stehen sie im Einklang mit der sonst begründeten Vorstellung:

dass zwei Arten von Fasern des Lungenvagus existieren, von denen die eine durch Lungendehnung, die andere durch Lungenkollaps erregt wird.

Negative Schwankungen im Vagus bei normaler Respiration.

Gelegentlich dieser Untersuchungen haben wir die Schwankungen, welche die Potentialdifferenz im Verlaufe normaler ungestörter Atmung erfährt, bisweilen deutlich beobachten können. Wir bringen einige unserer besten Kurven in Fig. 7 bis 9 zum Abdruck.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 7. Kaninchen (dasselbe wie in Fig. 4). Gehirn zerstört. Spontan atmend.

Der eine freie Schenkel der T-förmigen Trachealkanüle war mit dem Tambour verbunden; der andere stand unmittelbar mit der Aussenluft in Verbindung, so dass die Atmung möglichst wenig gestört war.

Fig. 8. Katze. Gehirn zerstört (dieselbe wie Fig. 3).

In diesem Falle war auch der andere Schenkel der Trachealkanüle durch Gummischlauch und Klemme verschlossen.

Fig. 9. Katze, chloroformiert; von dieser Katze haben wir eine Reihe vorzüglicher Kurven erhalten.

In diesem Falle war ein empfindlicher Tambour, mit dünner Membran überspannt, mit dem einen Schenkel der Trachealkanüle verbunden; durch den anderen Schenkel der Trachealkanüle konnte das Tier frei atmen. Die Kurve des Zeichners (oben) gibt bei der ganzen Anordnung die Richtung an, in welcher die Luft im Atmungskanal bewegt wird; wenn Luft eingesogen wird (Inspiration) geht er nach abwärts und umgekehrt. Es werden durch die Kurve nur die Momente des Inspirations- resp. Expirationsbeginnes wiedergegeben.

Fig. 9.

Die Kapillarelektrometerkurve zeigt, dass eine Zeit, nachdem die Inspiration begonnen hat, also die Lunge in merklichem Grade gedehnt ist, eine negative Schwankung im Vagus eintritt. Diese negative Schwankung erreicht allmählich ihr Maximum, verbleibt auf demselben eine Zeitlang und fällt mit dem Moment, in dem die Expiration beginnt, ab, und zwar scharf; dafür ist besonders die fünfte Zacke ein gutes Beispiel.

Vielleicht ist die letztere Erscheinung ein Ausdruck dafür, dass bei ungestörter tiefer Atmung die Erregung der zweiten Art von Vagusfasern nicht in Betracht kommt (Gad, Schenck); wäre dies der Fall, so würde man nicht einen scharfen Absatz, sondern einen abgerundeten Übergang in den absteigenden Schenkel erwarten. Beweisend ist dafür die Kurve natürlich nicht, schon aus dem Grunde, weil sich die Katze in tiefer Narkose befand und wir nicht wissen, wie sich die Vagusenden gegenüber dem Chloroform verhalten.

Die Höhe der Kurven beträgt 7—10 mm, das entspricht also einem Wechsel um ca. $\frac{1}{6}$ Millivolt.

Durch diese Kurven ist zum erstenmal **der direkte** Nachweis von Erregungen im Vagus erbracht, welche synchron mit den Atembewegungen verlaufen.

S ä t z e :

1. Aufblähen der Lungen bewirkt eine dauernde negative Schwankung im Vagus.
 2. Ausaugen der Lungen kann im Vagus ebenfalls eine negative Schwankung erzeugen. Bisweilen überwiegt die durch Verminderung des Vagustonus hervorgerufene „positive“ Schwankung.
 3. Synchron mit den Atembewegungen lassen sich im Vagus Schwankungen des Demarkationsstromes nachweisen.
-