

(Aus dem k. k. physiologischen Institut der böhm. Universität in Prag.)

Über den Atemrhythmus und die Ontogenie der Atembewegungen bei den Urodelen.

Von

Prof. Dr. **Edward Babák** und cand. med. **M. Kühnová.**

I.

Die Untersuchungen der Mehrzahl der Autoren über die Bedingungen des Atemrhythmus der anuren Amphibien haben ergeben, dass die ausgewachsenen Geschlechtstiere ein automatisches, von normalen Oszillationen, ja selbst extremen Änderungen des Sauerstoffgehaltes im Blute unabhängig tätiges Atemzentrum besitzen, welches allerdings in hohem Grade reflektorisch beeinflusst wird, aber selbst nach grösstmöglicher Isolation von der Peripherie fast nur bei alleiniger Verbindung mit den Atemmuskeln fortfährt, rhythmische Atemimpulse auszusenden. Wir könnten diese Automatie gleichsam als „primär“ der „sekundären“ gegenüber bezeichnen, welche durch Blutreize mitbedingt ist^{1) 2)}).

Unsere Arbeit über den Einfluss des Sauerstoff- und Kohlensäuregehaltes des äusseren Mediums auf die Anurenlarven¹⁾ führten aber zum Nachweis, dass die Jugendformen der Anuren im Sauerstoffmangel typische Intensitäts- und Frequenzdyspnoë aufweisen, bei ausgiebiger Sauerstoffversorgung dagegen apnoisch werden (die Kohlensäure aber als Atemreiz ohne Belang ist), ähnlich wie es unsere früheren

1) E. Babák, Über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren und seine automatische Tätigkeit. Pflüger's Arch. Bd. 127 S. 481—506. 1909.

2) E. Babák und J. Roček, Über die Temperaturkoeffizienten des Atemrhythmus bei reicher und bei ungenügender Versorgung des Atemzentrums mit Sauerstoff. Pflüger's Arch. Bd. 130 S. 477. 1909.

Arbeiten an Süsswasserfischen¹⁾ und Arthropoden²⁾ sichergestellt hatten. Während der Metamorphose verliert das Atemzentrum der Anuren diese Fähigkeit, auf die Oszillationen des Sauerstoffgehaltes im Blute durch Regulation der Atembewegungen zu reagieren, was ohne Zweifel mit der allgemeinen Entwicklung der Resistenz ihres Zentralnervensystems gegen Sauerstoffmangel³⁾ und der allgemeinen Erniedrigung der Intensität des Stoffwechsels in Verbindung steht.

Die Erforschung der Bedingungen des Atemrhythmus der Amphibien, insbesondere soweit es sich um die Beziehung des Sauerstoffgehaltes des äusseren (und inneren) Mediums zu den dyspnoischen und apnoischen Zuständen handelt, hat unserer Meinung nach eine grosse Bedeutung für die Frage über die phylogenetische Entstehung des Atemzentrums der Homoiothermen.

Unsere Untersuchungen über den Atemrhythmus der Anurenlarven zeigen anschaulich, dass es besonders die ökologischen Bedingungen sind, denen sich der die Respirationsbewegungen regulierende Teil des Zentralnervensystems anpasst, indem bei der Metamorphose mit dem Wechsel des Mediums und mit der Änderung der Stoffwechselverhältnisse das Atemzentrum seine Charaktere wesentlich verändert. Wahrscheinlich lassen sich die Eigenschaften der Atemzentren der Vögel und Säugetiere von diesem vergleichend physiologischen Standpunkte aus etwas beleuchten. Es ist aber nötig, die bisher ungenügend durchforschten Amphibien sowie die Reptilien in den Kreis der Beobachtung zu ziehen.

Neben der vergleichendphysiologischen Untersuchung ermöglicht dann die ontogenetische Betrachtung neue Gesichtspunkte

1) E. Babák, Zur Frage über das Zustandekommen der Atembewegungen bei Fischen. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 21 S. 1—5. — E. Babák und B. Dždek, Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süsswasserfischen. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 483—529. 1907.

2) E. Babák und O. Foustka, Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Libellulidenlarven (und Arthropoden überhaupt). Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 530—548. 1907.

3) K. Amerling, Über die Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffmangel usw. während der Ontogenie des Frosches. Pflüger's Arch. Bd. 121 S. 363. 1908.

zu gewinnen, wie in Beziehung auf die Entstehung des automatischen Atemrhythmus, als auch mit Rücksicht auf die Erscheinung und Entwicklung der Atembewegungen und ihrer Koordination.

II.

Über die ältere Literatur betreffend die Anuren haben wir in der oben erwähnten früheren Abhandlung über die Ontogenie des Atemzentrums der Anuren referiert.

Seit der Zeit ist eine Mitteilung von Nikolaides¹⁾ über die Atembewegungen der Amphibien erschienen, in der mittels geeigneter Registriermethode genauer verfolgt wurde, dass beim Frosche die zentripetalen Impulse auf die Tätigkeit des Atemzentrums einen so grossen Einfluss haben, dass durch diese hauptsächlich bei ihm die Tätigkeit des Atemzentrums unterhalten wird; dies gilt besonders von den Hautreizungen, was allerdings der Autor unter anderem durch ein viel zu grobes Experiment — das Abziehen der Haut — veranschaulicht. Nach dem Abziehen der Haut werden die Atembewegungen sistiert; nur nach Intervallen von 1 Minute und mehr erscheinen kurzdauernde Atembewegungen bei geöffnetem Munde, welche Nikolaides für dyspnoische Erscheinung hält. („Wenn die Hautatmung aufhört, wird das Atemzentrum auch autochthon gereizt durch die Blutbeschaffenheit, d. h. durch den Mangel an O und besonders durch die Anhäufung der CO₂.“) Diese Auffassung der Erscheinungen nach der Abhäutung lässt sich kaum halten; ohne Zweifel handelt es sich um Shokwirkungen, da eine überaus grosse Anzahl von zentripetalen Bahnen durch die Manipulation plötzlich mächtig gereizt wird. Dass aber die nachher erscheinenden ungleich seltenen Atembewegungen keine „Dyspnoë“ vorstellen, ist einerseits durch den Inhalt des Begriffes der Dyspnoë dargetan (worunter man doch häufige und intensive Atemzüge versteht, wogegen hier sehr seltene und „kurzdauernde“ Atembewegungen vorkommen), andererseits durch die von einer Reihe von Autoren gewonnenen Erfahrungen bewiesen, dass im Sauerstoffmangel, welcher unvergleichlich grösser war als derjenige, welchen Nikolaides durch die Vernichtung der Hautatmung erzielt zu haben glaubt, nämlich in reiner Wasserstoffatmosphäre oder im

1) R. Nikolaides, Die Atembewegungen der Amphibien und ihre Registrierung. Zentralbl. f. Physiol. Bd. 22 S. 753. 1908.

Vakuum, keine typischen dyspnoischen Erscheinungen zustande kommen (siehe meine oben zitierte Abhandlung); dass aber die Kohlensäureatmosphäre nicht durch die zentrale Reizung die vertieften und frequenten Atemzüge hervorruft, sondern durch peripherische Reizung, hat Winterstein¹⁾ nachgewiesen. Das Aufsperrn des Maules endlich verdient kaum als dyspnoische Erscheinung gehalten zu werden, da es selbst in reiner Wasserstoffatmosphäre oft gar nicht beobachtet wird, andererseits aber sich durch bloße Verklebung der Nasenlöcher erzielen lässt, obgleich hierbei keine das Leben schädigende Änderung des Gaswechsels eintritt [siehe auch Baglioni²⁾]. — Die Kokaineinwirkung wird wohl Nikolaides noch weiter verfolgen müssen, um sie eingehender zu analysieren. —

Über die Atembewegungen der urodelen Amphibien haben wir in der Literatur nur gelegentliche Bemerkungen aufgefunden, eine systematische Arbeit darüber scheint überhaupt zu fehlen.

Die Urodelen, unter denen³⁾ Amphiumidae, Salamandridae, Proteidae und Sirenidae zusammengefasst werden, sind eine eigenartig adaptierte Ordnung der Amphibien neben den Apoden (Coeciliidae) und Anuren. Sie entwickeln wie die übrigen Amphibien (und von den Fischen die Crossopterygier und Dipnoer) äussere Kiemen, später auch Lungen; manche von den Urodelen behalten die Kiemen lebenslang, zugleich mittels Lungen atmend (sog. Perennibranchiaten, welche allerdings aus Proteiden, Sireniden und manchen Individuen von Amblystoma [von den Salamandriden] ganz heterogen bestehen); auf der anderen Seite wird bei manchen Salamandriden auch vollständiges Fehlen der Lungen angeführt.

Die drei Paare der äusseren Kiemen der Urodelen sind den dorsalen Hälften der drei Kiemenbogen aufgesetzt, gerade in den Winkeln der Kiemenspalten; jede Kieme trägt wenigstens zwei Reihen feiner Kiemenplättchen, welche herabhängen und durch das aus den vier Kiemenspalten herausgetriebene Wasser umspült werden. Dieser Wechsel des wässerigen Mediums, mit welchem die

1) H. Winterstein, Über die Wirkung der Kohlensäure auf das Zentralnervensystem. Engelmann's Arch. f. Physiol. Supplbd. 1900 S. 177.

2) S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus des Frosches. Engelmann's Arch. f. Physiol. Supplbd. 1900 S. 33.

3) H. Gadow, Amphibia and Reptiles. Macmillan, London 1901.

durch Kiemenplättchen bedeutend vergrösserte äussere Körperoberfläche in Berührung kommt, wird durch zeitweise erfolgende Atembewegungen besorgt, ähnlich wie bei den Fischen, deren innere Kiemen allerdings eine wesentlich morphologisch verschiedene Einrichtung sind, bei gleicher physiologischer Bedeutung. (Die sog. „inneren“ Kiemen der Anurenlarven sind eigentlich eigenartige, nach den äusseren Kiemen, welche bald verschwinden, sekundär sich entwickelnde Abarten der äusseren Kiemen und haben morphologisch mit den inneren Kiemen der Fische nichts zu tun).

Wir haben vorwiegend an der Larvenform einer *Amblystoma*-art experimentiert, welche wahrscheinlich *Amblystoma mexicanum* Cope (oder *Amblystoma tigrinum* Laurenti) ist; wenigstens finden wir die wesentlichen Zeichen, welche Gadow¹⁾ für die Wasserform dieser Art anführt, bei unseren Tieren anwesend; dafür spricht auch die Schwierigkeit, welcher wir begegnet sind bei unseren Versuchen, durch Metamorphose die Landform zu bekommen; sowohl Zernecke²⁾ als auch neuerdings Geyer³⁾ gaben an, dass die Larven von der nächstverwandten Art *Amblystoma mavortium* (oder *Amblystoma tigrinum* Green) sich erheblich leichter umwandeln als der mexikanische Axolotl. Es ist möglich, dass seit den Versuchen von Fräulein von Chauvin⁴⁾, welche ganz leicht Metamorphosen der kleineren Exemplare vom mexikanischen Axolotl erzielt hatte, sich diese Fähigkeit durch fortgesetzte Zucht der Wasserform abgeschwächt hat; ähnlich wie es Geyer auch von *Amblystoma mavortium* berichtet. Für die Larvenform dieser Art bildete die Umwandlung früher sogar die Regel, während er in den letzten Jahren Jungtiere erhielt, die ebenfalls keinerlei Neigung zur Umwandlung zeigen; nun ähneln aber dieselben den Axolotln so sehr, dass er sich nicht getrauen würde, sie mit Sicherheit voneinander zu trennen, wenn sie in einen Behälter zusammengesetzt würden, während eine Verwechslung der metamorphosierten Tiere unmöglich ist. Während die Herstellung

1) Gadow, l. c. S. 111.

2) E. Zernecke, Leitfaden für Aquarien- und Terrarienfrennde S. 152. Berlin 1897.

3) H. Geyer, Bemerkungen über den Axolotl und eine verwandte Art, seine Zucht und Pflege. — Die Umwandlung des Axolotl in die landbewohnende Form. Blätter f. Aquarien- und Terrarienkunde Bd. 20 S. 370 usw. 1909.

4) v. Chauvin, Über die Umwandlungsfähigkeit des Axolotls. Zeitschr. f. wissensch. Zool. 1884 S. 369.

sämtlicher nach Angaben zur Verwandlung regelmässig führenden Bedingungen weder bei grösseren noch bei kleineren Exemplaren die Metamorphose erzielt hatte, konnten wir bei einigen grossen Larven (auch bei zwei albinotischen), welche im Wasser zusammen mit gleichen und vollständig ausgewachsenen Wasserformen gehalten wurden, wahrscheinlich aus unbekannten inneren Gründen eine auffällige Verkümmernng der Kiemen beobachten, bei vollständig erhaltenem Flossensaum des Schwanzes; vielleicht handelt es sich in diesen Fällen um abortive Metamorphose (Neotenie); die sämtlichen Tiere sind gestorben.

Die Atembewegungen der Amblystomalarven sind von zweierlei Art: einerseits von weiten aus sichtbare peitschende Bewegungen der äusseren Kiemen, andererseits, wie weiter auseinander-gesetzt werden wird, die Mundhöhlenbodenbewegungen oder Kehlbeugungen, welche mit den Bewegungen der äusseren Kiemen oft koordiniert vorkommen. Zwischen verschiedenen Individuen von derselben Zucht bestehen bedeutende Unterschiede in der Entwicklung der Kiemen, auch wenn sie unter ganz gleichen Bedingungen aufwachsen; im allgemeinen weisen die mit grossen Kiemen ausgestatteten Tiere öftere Atembewegungen derselben auf als die Individuen mit geringen Kiemen. Die grossen Kiemen werden charakteristisch getragen (ähnlich wie bei den mit grossen Kiemen ausgestatteten Salamanderlarven), indem das erste (grösste) Kiemenpaar gerade nach oben, die Endpartie nach hinten gebeugt, das zweite Paar mehr seitlich nach hinten, das dritte (kleinste) seitlich absteht.

Schon ganz junge Amblystomalarven fangen an die Lungen zu ventilieren; bei grossen Exemplaren lässt sich leicht beobachten, wie die von der Wasseroberfläche durch weit geöffnete Mundöffnung rasch aufgenommene Luft mit grosser Kraft in die Lungen gepresst, gleichsam „verschluckt“ wird, wobei oft Luftblasen zwischen den ungenügend aneinandergelegten Kiemenbogen ins Wasser durchgepresst werden. Dieser Mechanismus der Lungenventilation wird wohl auch bei metamorphosierten Tieren vorkommen, und sein Endabschnitt wird wohl mit den von Gaupp¹⁾ und Baglioni²⁾ studierten

1) E. Gaupp, Anatomie des Frosches Bd. 3 (1) S. 200—202.

2) S. Baglioni, Der Atmungsmechanismus des Frosches. Engelmann's Arch. f. Physiol. Supplbd. 1900 S. 33.

Lungenatmungsbewegungen bei Geschlechtstieren von Anuren wesentlich in Übereinstimmung sein. Brunner¹⁾ hat diesbezügliche Untersuchungen an Salamandriden angestellt und, wie Gaupp bei den Anuren, gefunden, dass bei den metamorphosierten Urodelen einerseits frequente oszillierende Kehlbewegungen vorkommen, welche die Aufgabe haben, die Luft in der Mundrachenhöhle zu erneuern, was bei kleinerem Atmungsbedürfnisse dem Tiere vollständig genügen kann, da die Mundrachenschleimhaut respiratorisch tätig ist; bei der eigentlichen Lungenatmung aber wird erstens die Phase der Aspiration unterschieden, wo durch Abwärtsbewegung des Mundhöhlenbodens durch die geöffneten Nasenlöcher bei geschlossenem Aditus laryngis Luft eingesaugt wird, zweitens Exspiration, wobei durch Kontraktion der Bauchmuskeln etwas Luft aus den Lungen in die erweiterte Mundhöhle herausgepresst wird, drittens Inspiration der in der Mundhöhle befindlichen Luft in die Lungen bei geschlossenen Nasenlöchern und geöffnetem Aditus laryngis usw. Während aber Gaupp den bisher angenommenen Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Fröschen nicht gefunden hat, existieren nach Brunner bei den Salamandriden zwei Nasenflügelmuskeln (constrictor und dilatator naris); es ist beachtenswert, dass sich dieser Nasenlöcherverschlussapparat auch bei lungenlosen Salamandriden sicherstellen lässt, was Brunner durch die Notwendigkeit beim Leben im Wasser das Eindringen desselben in die Nasenhöhlen zu verhindern, erklärt.

Der Gaswechsel wird bei den Urodelen nicht nur durch die Lungen und hauptsächlich während des Larvenlebens durch die Kiemen verrichtet, sondern auch durch die äussere Haut (wahrscheinlich kann man die mächtigen flossartigen Säume des Schwanzes, wie dieselben während des Larvenlebens vorkommen, ebenfalls von diesem Standpunkte betrachten); dann ist auch die Mundhöhlen- bis sogar auch die Ösophagusschleimhaut respiratorisch tätig. Wilder²⁾ hat amerikanische lungenlose Salamandriden untersucht, besonders von den Desmogna-

1) H. L. Brunner, Ein neuer Muskelapparat zum Schliessen und Öffnen der Nasenlöcher bei den Salamandriden. Arch. f. Anat. u. Entwickl. 1896 S. 395.

2) H. H. Wilder, Lungenlose Salamandriden. Anat. Anzeiger Bd. 9 S. 216—220. 1894.

thiden *Desmognathus fusca* und *ochrophae*, von den *Plethodontiden* *Plethodon erythronotus* und *Gyrinophilus porphyriticus* (welcher bis zur Länge von 25 cm anwachsen kann); es fehlen hier die Lungen, Trachea, ja sogar Larynx vollständig, bei *Plethodon* ist die Glottiseinstülpung kaum von anderen Schleimhautfalten unterscheidbar, bei *Gyrinophilus* kommt überhaupt keine Glottisfalte vor (aber die Larynxmuskulatur ist noch vorhanden). Camerano¹⁾ hat italienische lungenlose Salamandriden durchforscht; *Spelerpes fuscus* gleicht in bezug auf die Reduktion der Luftatmungsorgane vollständig dem amerikanischen *Plethodon*, bei *Salamandrina perspicillata* misst das ganze Rudiment davon etwa 1 mm²). Die Tiere zeichnen sich durch überaus frequente und relativ grosse Atembewegungen des Mundhöhlenbodens aus und leben nach Verhinderung derselben (es wird Näheres nicht angegeben) um 20° C. nicht länger als 20 Stunden, während sie schon nach 7 Stunden asphyktische Erscheinungen zeigen. *Salamandrina perspicillata* lebt im Wasser, wenn sie Luft von der Wasseroberfläche aufzunehmen gehindert wird, aber Atembewegungen der Mundhöhle (?) vollführen kann, höchstens 47 Stunden (15°), nach Verhinderung derselben nur 29 Stunden: es genügt also die Hautatmung zur Verrichtung des gesamten Gaswechsels allein nicht.

Bethge²⁾ hat die Frage über die Bedeutung der Haut- und Mundhöhlenatmung bei den Urodelen durch anatomische Untersuchung zu lösen versucht, indem er das Blutgefässsystem makroskopisch sowie das mikroskopische Verhalten der Kapillaren in der Haut, in der Mundhöhlen- und Ösophagussschleimhaut (nach Injektionen) studierte; er glaubt schliessen zu dürfen, dass bei *Salamandra* ausser in der Lunge Gaswechsel auch in der Haut, in der Mundhöhle und im Ösophagus stattfindet, bei Triton nur in der Mundhöhle und in der Haut, wo durch die grössere Weite der Kapillaren die respiratorische Oberfläche vergrössert zu sein scheint; bei *Spelerpes* wird die fehlende Lungenatmung durch entsprechende Einrichtungen des Kapillarsystems in der Haut, Mundhöhle und im Ösophagus kompensiert; dass sich Kapillardivertikel auch beim Frosch finden, erklärt der Verfasser durch das den Urodelen gegen-

1) L. Camerano, Ricerche anatomofisiologiche intorno ai Salamandridi normalmente apneumoni. Anat. Anzeiger Bd. 9 S. 676—678. 1894.

2) l. c. S. 111.

über erheblich stärkere Atmungsbedürfnis. Die Hautatmung schätzt Bethge bei Spelerpes weit höher ab als Camerano: er findet, dass die Bewegungen des Mundbodens hier sehr unregelmässig sind, und weist auf das Verhalten des Hautgefässsystems als weiteren Beleg hin.

III.

Wir haben von den metamorphosierten Urodelen eine Reihe von Untersuchungen an *Salamandra maculosa* durchgeführt, um die Beziehung des Atemrhythmus zum Sauerstoffgehalt des äusseren Mediums und also auch des Blutes sicherzustellen. Von den larvalen Stadien haben wir Amblystomalarven von der Entschlüpfung aus der Eihülle bis zum vollendeten Wachstum studiert (allerdings keine metamorphosierten Tiere; siehe oben), und hier haben wir einerseits die Beziehungen der Kiemenatmungsbewegungen, der Mundhöhlenatmungsbewegungen und Lungenventilation zum Sauerstoffgehalt des äusseren Mediums und dem durch Temperatur geänderten Atmungsbedürfnis, andererseits die Beziehungen dieser Atmungsarten gegeneinander und die ontogenetische Entwicklung derselben durchforscht.

Bezüglich der Methodik genügen folgende Bemerkungen. Da es von den sämtlichen Untersuchungen über den Atemrhythmus der poikilothermen Wirbeltiere bekannt ist, dass die peripherische Reizung die Atemtätigkeit ausserordentlich beeinflusst, haben wir ebenfalls wie in unseren Versuchen an Fischen von der Registrierung Abstand genommen; da wir eben sicherstellen wollten, ob die Tätigkeit des Atemzentrums der Urodelen durch die Blutreizung reguliert wird, haben wir auch womöglich alle äusseren Reize zu entfernen versucht; das Tier wurde in einem Gefäss bei womöglich konstanter Temperatur beobachtet, *Salamandra* in gewöhnlicher Atmosphäre oder in Sauerstoff oder im Wasserstoff, durch welche Gase das zuerst bis zum Stöpsel reichende Wasser bis auf etwas Feuchtigkeit am Boden entfernt wurde, Amblystomalarven im gewöhnlichen filtrierten Leitungswasser oder im mit Sauerstoff durchgeschüttelten oder im gut ausgekochten Wasser, welches entweder freie Oberfläche besass oder mit Glasplatte hermetisch zugedeckt wurde (oder auch Sauerstoffatmosphäre bekam). Wo es sich um konstante hohe Temperatur

handelte, war das Gefäss in ein anderes gelegt, wo durch geeignete Einrichtung die gewünschte Temperatur erhalten wurde.

Durch womöglich nicht deformierende Glaswände wurde das Tier beobachtet; bei seinen Lokomotionsbewegungen musste man allerdings die Möglichkeit allseitigen Beschauens haben, ohne das Tier durch Umdrehung des Gefässes oder Erschütterungen zu beunruhigen. Bei kleinen Larven wurde hier mit grossem Erfolg die Beobachtung in Spiegeln bei geeigneter Beleuchtung verwendet, hauptsächlich in der Weise, dass ein allseitig bewegliches Spiegelchen unter den Gefässboden gestellt wurde, so dass die feinen Mundbodenbewegungen (und allerdings auch die Kiemenbewegungen) leicht zu sehen waren. Für die einzelnen Bewegungserscheinungen wurden womöglich einfache Schriftzeichen erwählt, wodurch das sämtliche Verhalten des Tieres genau beschrieben werden konnte, ohne dass man während einer ganzen Stunde die Augen von demselben abzuwenden brauchte; die Grenzen der Viertelminuten wurden durch elektrische Glockeneinrichtung signalisiert. —

A. Versuche an Salamandra.

Zuerst werden wir die Beobachtungen schildern, welche am ausgewachsenen, vom Frühjahr bei künstlicher Ernährung in voller Gesundheit in der Anstalt gehaltenen Salamandraweibchen durchgeführt wurden.

Um das Verhalten der Atembewegungen bei verschiedenen in unseren Versuchsanordnungen nötigen Manipulationen sicherzustellen, haben wir eine Reihe von Beobachtungen gemacht, welche ganz auffallend die grosse reflektorische Beeinflussbarkeit des Atemrhythmus an den Tag legten, wodurch wiederum die Berechtigung unserer Behauptung (siehe die oben zitierten Arbeiten an Fischen und Anuren) dargetan wurde, dass man bei den Untersuchungen über den „Atemreiz“ bei den Poikilothermen womöglich natürliche Bedingungen (ohne Fixation, Registrierung usw.) erhalten soll.

(Siehe Tabelle 1 auf S. 454.)

Vor der Beobachtung B und C wurde das das Tier enthaltende Gefäss jedesmal mit Wasser (von derselben Temperatur wie der Gasinhalt) gefüllt, welches dann in B durch atmosphärische Luft, in C durch reinen Sauerstoff verdrängt wurde (bis auf kleinen Rest am Gefässboden). Diese Manipulation führt zur merk-

Tabelle I.
Der Atemrhythmus des Salamanders bei verschiedenen Manipulationen.

	Erste 5 Min.	Zweite 5 Min.	Dritte 5 Min.	Vierte 5 Min.	Fünfte 5 Min.	Sechste 5 Min.	In ganzen 30 Min.
A. Beobachtung in der Luft- atmosphäre ohne irgendwelche Manipulation	523	580	502	428	443	396	2872
B. Beobachtung in der Luft, nach- dem das Gefäß zuerst mit Wasser gefüllt worden war, welches dann durch Luft verdrängt wurde	6	9	5	6	3	7	36
C. Beobachtung in reinem Sauer- stoff, durch welchen der ganze Wasserinhalt des Gefäßes entfernt wurde	431	517	464	487	442	443	2784
D. Beobachtung in der Luft, nach- dem das Sauerstoff enthaltende Gefäß des vorigen Versuches bloss geöffnet wurde	27	16	10	11	7	11	82
	414	202	315	325	235	401	1892
	24	17	15	9	7	—	72
E. Ein selbständiger normaler Luft- versuch	663	639	645	540	624	453	3564
	1	5	2	5	10	9	32
	350	455	541	307	290	205	2148
F. Ein selbständiger normaler Luft- versuch	—	—	1	—	—	—	1
	418	580	437	499	597	310	2841
	—	—	1	1	—	—	2

lichen Zunahme der Lungenventilationen, im Vergleiche mit der Beobachtung A und D. Die Kehlatmungsbewegungen werden dadurch kaum verändert, wenn man die Beobachtungen A und B vergleicht; in C erscheint aber merkliche Abnahme ihrer Frequenz, was man mit dem Sauerstoffmedium in Zusammenhang bringen könnte; denn nach dessen Entfernung kommt wiederum merkliche Zunahme der Atemfrequenz zustande. In einer anderen Versuchsreihe, wo eine vollständig ähnliche Manipulation wie in B und C vollführt wurde, haben wir während 30 Minuten im Sauerstoff nur 676 Kehlatmungsbewegungen gegenüber 2148 in der Luft zählen können (siehe Tabelle 2), endlich in einer noch anderen Versuchsreihe, wo zuerst das Sauerstoffmedium verwendet wurde, 2602 gegenüber 2843. Diese Ergebnisse könnten also für eine hemmende Einwirkung des Sauerstoffmediums auf die Kehlatemrhythmik zeugen, und zwar — da aus weiteren Untersuchungen zentrale Einwirkung unwahrscheinlich ist — auf reflektorischem Wege; es müssten allerdings neue Versuchsanordnungen angestellt werden; dass der Partiardruck des Sauerstoffes aber kein gleichgültiger Umstand ist, werden wir auch aus weiteren Versuchen an Amblystomalärven sehen (und in unserer älteren Arbeit an Süßwasserfischen haben wir Ähnliches beobachtet).

Aus den einzelnen Beobachtungen ist ersichtlich, dass der Kehlatmungsrhythmus überhaupt, auch bei völlig gleichartigen Verhältnissen, sehr unregelmässig ist, so z. B. in den nacheinanderfolgenden 5-Minuten-Intervallen der Beobachtung A, E, F; diese Unregelmässigkeit ist allgemein vorhanden und wird auch bei den Lungenventilationen allgemein angetroffen, welche allerdings unter normalen Verhältnissen oft überhaupt fehlen können (siehe weiter unten).

In Anbetracht dieser Befunde entstehen bei den Untersuchungen über die zentrale Einwirkung des Sauerstoffmangels oder Sauerstoffüberflusses grosse Schwierigkeiten; diese werden noch dadurch vermehrt, dass man unter normalen Verhältnissen an verschiedenen Tagen auffallende Unterschiede in der Frequenz der Kehlatmungsbewegungen und Lungenventilationen konstatieren kann, ohne ihre Begründung entdecken zu können, obwohl wir den Einfluss der Temperatur, der Nahrungsaufnahme usw. im Auge behalten haben. Demzufolge ist es nötig, jede Untersuchungsreihe in einem Zuge durchzuführen. Wenn man dann Asphyxieversuche mit den

normalen Beobachtungen vergleicht, kommt man zu folgenden unzweideutigen Resultaten.

Tabelle 2.

Atemrhythmus bei ausgewachsenem Weibchen von *Salamandra maculosa* in Beziehung zum Sauerstoffgehalt der Atmosphäre bei derselben Temperatur in je 30 Minuten.

Zahl der Versuchsreihe		Folge der Versuche		
		1. Versuch	2. Versuch	3. Versuch
I	Zahl der Kehlatmungsbewegungen	Wasserstoffatmosphäre 931	Luftatmosphäre 1180	Sauerstoffatmosphäre 1552
	Zahl der Lungenventilationen	13	401	268
	Aufblähung der Mundhöhle mit Aufsperrren des Mundes	41	—	—
		Luftatmosphäre	(Sauerstoffatmosphäre)	Wasserstoffatmosphäre
II	Zahl der Kehlatmungsbewegungen	2148	(676)	1213
	Zahl der Lungenventilationen	1	(7)	54
	Aufblähung der Mundhöhle mit Aufsperrren des Mundes	—	(—)	88
		(Sauerstoffatmosphäre)	Luftatmosphäre	Wasserstoffatmosphäre
III	Zahl der Kehlatmungsbewegungen	(2589)	2841	1304
	Zahl der Lungenventilationen	(13)	2	35
	Aufblähung der Mundhöhle mit Aufsperrren des Mundes	(—)	—	55
		Wasserstoffatmosphäre	Luftatmosphäre	Sauerstoffatmosphäre
IV	Zahl der Kehlatmungsbewegungen	1357 u. 1211	1569	1661
	Zahl der Lungenventilationen	64 u. 25	262	172
	Aufblähung der Mundhöhle mit Aufsperrren des Mundes	147 u. 65	—	—

Die Tabelle 2 veranschaulicht die bedeutenden Unterschiede des Verhaltens der Atembewegungen, wenn das Tier in reiner Wasserstoffatmosphäre gehalten wurde, gegenüber den Luft- oder Sauerstoffversuchen, und wiederum wesentliche Unterschiede des Verhaltens in Luft- oder Sauerstoffatmosphäre, je nachdem eine normale Beobachtung oder eine solche nach vorherigem Aufenthalte in Wasserstoffatmosphäre durchgeführt wurde.

Nachdem das Tier in Wasserstoff hermetisch verschlossen wurde, sank die Frequenz der Kehlatmungsbewegungen (gegenüber der Norm) bedeutend herab (Versuchsreihe II und III); nachdem sich das Tier nach dem Wasserstoffversuche erholte, stieg die Frequenz der Kehlatmungsbewegungen an (Versuchsreihe I und IV). Wir sehen also in dem Verhalten des Kehlatmungsrhythmus keine dyspnoische Erscheinung; im Gegenteil: die Atembewegungen werden in den Erstickungsversuchen durchweg verlangsamt, und diese Verlangsamung dauert lange Zeit während der Erholung an. (In den Versuchsreihen I und IV erreicht die Atemfrequenz während einer ganzen folgenden Stunde bei weiten nicht die normale Höhe, welche in den anfänglichen Beobachtungen der Reihen II und III sichergestellt wurde.)

Ganz anders verhalten sich die Lungenventilationen: dieselben sind in den normalen Anfangsversuchen der Reihen II und III kaum anzutreffen (in den Sauerstoffversuchen [siehe oben angeführte Bemerkungen in bezug auf den Einfluss der verschiedenen Manipulationen] ganz spärlich); demgegenüber werden dieselben in den folgenden Wasserstoffversuchen auffallend zahlreich, sowie in den einleitenden Wasserstoffversuchen der Reihen I und IV. (Hier besteht insofern eine Abweichung voneinander, als die Wasserstoffbeobachtung I erst nach einer Viertelstunde nach der Einschliessung des Tieres begonnen hat, während in IV fast sogleich, und zwar in 30-Minuten-Intervallen nacheinander.)

Dass diese Steigerung der Lungenventilationen als typische dyspnoische Erscheinung aufzufassen ist, bedingt durch zentralen Einfluss des Sauerstoffmangels auf das betreffende Atemzentrum, darüber besteht kein Zweifel, wenn man die folgenden Erholungsversuche der Reihen I und IV berücksichtigt. Bei der Erholung aus der Sauerstoffmangelparalyse — und so weit wurden die Wasserstoffversuche geführt! — geht das Zentralnervensystem durch ganz ähnliche Stadien einer ungenügenden Sauerstoffversorgung durch, welche es passieren musste (um mit Bethe zu sprechen), bevor der Paralysezustand erschienen war; und so sehen wir während der Erholung eine ungemein grosse Anzahl der Lungenventilationen, so dass ein (allerdings unregelmässiger) Rhythmus derselben zustande kommt, welcher normal nicht vorhanden ist.

Dass es sich um eine zentrale Sauerstoffmangelerscheinung handelt und nicht um eine reflektorische Wasserstoffeinwirkung, dies folgt einerseits daraus, dass noch ganze Stunden nach der Wasserstoffentfernung die Vermehrung der Lungenventilationen besteht, und dass sie grösser ist als während des Wasserstoffaufenthaltes selbst, andererseits aus dem Vorkommen einer eigentümlichen Erscheinung, welche höchstwahrscheinlich durch periphere Wasserstoffreizung bedingt ist. Es sind dies gewöhnlich die nach einer Anzahl von verkleinerten Kehloszillationen (bei tonisch weit emporgehobenem Mundboden) folgenden Bewegungen; dabei wird die Mundhöhle mächtig erweitert („aufgebläht“), dann der Mund weit geöffnet (und vielleicht auch das Volumen des Körperstammes durch Herauspressung von etwas Gas aus den Lungen ein wenig verkleinert). Diese Bewegungserscheinungen dürfen wir wohl mit denjenigen von verschiedenen Autoren bei Fröschen in Wasserstoff- und Vakuumversuchen beschriebenen vergleichen (siehe oben); dieselben als dyspnoischer Natur anzusprechen, geht nicht an, denn sie verschwinden augenblicklich, wenn die Wasserstoffatmosphäre entfernt wird, und werden fast niemals in den Erholungsversuchen angetroffen.

Die Tabelle 3 (S. 459) gibt uns das Bild der Atembewegungen während der Erstickung in nacheinander folgenden Zeitintervallen.

In I wurde die Beobachtung später als in den übrigen Versuchen angefangen. Wir sehen durchwegs (vgl. Tabelle 1) eine allgemeine sowie progressiv immer deutlichere Abnahme der Kehlatmungsbewegungen und nach merklicher anfänglicher Vermehrung auch eine Abnahme der Lungenventilationen; die Lungenventilationen verschwinden etwas früher als die Kehlatmungsbewegungen, diese werden vor definitiver Einstellung eine Weile periodisch fortgesetzt, indem Atempausen und unregelmässige Atemgruppen abwechseln; endlich verschwinden auch diese Atembewegungen, und das Tier liegt mit eingezogenem Mundboden, hier und da hebt es noch den Kopf von der Unterlage, bis nur reflektorisch Muskelkontraktionen hervorgerufen werden können, und zuletzt verschwinden auch diese. Vor der Einstellung der Kehlbewegungen werden zuweilen krampfartige Einziehungen des Mundbodens beobachtet. Auf der Höhe der Asphyxie erscheint heftige Sekretion der Giftdrüsen.

Tabelle 3.

**Genauere Verfolgung des Atemrhythmus des ausgewachsenen Salamanders
in Wasserstoffatmosphäre.**

		Erste 5 Min.	Zweite 5 Min.	Dritte 5 Min.	Vierte 5 Min.	Fünfte 5 Min.	Sechste 5 Min.	Siebente 5 Min.	Achte 5 Min.	Neunte 5 Min.	Zehnte 5 Min.
I	Zahl der Kehlatmungs- bewegungen	—	—	—	182	135	155	155	207	97	—
	Zahl der Lungenventi- lationen	—	—	—	8	2	—	2	1	1	—
II	Zahl der Kehlatmungs- bewegungen	205	235	210	178	158	227	101	159	134	—
	Zahl der Lungenventi- lationen	25	11	5	11	2	2	1	4	—	—
III	Zahl der Kehlatmungs- bewegungen	233	203	192	234	234	208	Unruhe und Ein- stellung der Atem- bewegungen			
	Zahl der Lungenventi- lationen	13	4	8	8	2	1				
		Erste 30 Min.			Zweite 30 Min.			Letzte 15 Min.			
IV	Zahl der Kehlatmungs- bewegungen	1357			1211			264			
	Zahl der Lungenventi- lationen	64			25			2			

Sehr lehrreich ist der Erscheinungskomplex während der Erholung (Tabelle 4 auf S. 460).

Die soeben am Ende der Erstickungsversuche erwähnten periodischen Erscheinungen des Atemrhythmus der Kehlbewegungen werden noch auffälliger am Anfange der Erholungsversuche angetroffen. (Wir werden noch weiter unten die den Cheyne-Stokes-schen Phänomenen verwandten Erscheinungen des Atemrhythmus der Urodelen besprechen.) Die normalen Verhältnisse des Atemrhythmus werden erst spät erreicht, indem vorher bedeutende Unregelmässigkeiten vorkommen, während welcher aber wiederum kein Anzeichen einer dyspnoischen Erregung des Atemzentrums für Mundbodenbewegungen gefunden werden kann. Um so deutlicher tritt dieselbe bei dem Atemzentrum für Lungen-ventilationen hervor. Während der anfänglichen Mundbodenatembewegungen bei der Erholung ist dasselbe

noch ohne Tätigkeit, welche ohne Zweifel erst bei ausgiebigerer Versorgung mit Sauerstoff (durch die Haut- und Mundschleimhautatmung) ermöglicht ist; dann aber bricht starke Dyspnoë aus, welche (in IV) sogar mit der Erholung anwächst (von anfänglichen 35—22 Atemzügen in 5 Minuten auf 62); die Manipulationen (siehe Tabelle I) während der Herstellung der Sauerstoffatmosphäre rufen eine rasch vorübergehende Steigerung der Lungenventilationen hervor (auf 74 in I, auf 72 in IV), wonach dann immerwährend fortgesetzte Rückkehr zur Norm zustande kommt.

Wir dürfen demnach bei dem Tiere zwei funktionell wesentlich voneinander verschiedene Atemzentrumsorten unterscheiden. Das Atemzentrum, welches die Mundbodenbewegungen reguliert, wird durch den Sauerstoffmangel gar nicht zur dyspnoischen Tätigkeit angereizt, denn es gibt, wenn es durch länger andauernden Sauerstoffmangel beeinflusst wird, ausschliesslich nur Lähmungserscheinungen kund. Demgegenüber wird das Lungenatemzentrum durch den Sauerstoffmangel zuerst gereizt und erst nachher paralyisiert; bei der Erholung von der Lähmung weist es ebenfalls (ja noch deutlicher als bei der Erstickung) ein Stadium erhöhter Tätigkeit auf, was mit den Verhältnissen der Sauerstoffversorgung in vollständiger Übereinstimmung steht. Es ist wohl bekannt, dass man auch die Änderungen der Rückenmarkstätigkeit beim Sauerstoffmangel bei den Poikilothermen während der Erholung aus der Sauerstoffmangel-Lähmung besser studieren kann als während der Erstickung, d. h. des Überganges zur Paralyse.

Der Unterschied beider Atemzentren lässt sich noch weiter charakterisieren. Das „Kehlatemzentrum“, dessen Tätigkeit durch Oszillationen des Sauerstoffgehaltes nicht beeinflusst wird, ausgenommen bei fortgeschrittener Erstickung, wo dann sogleich Lähmungssymptome hervortreten, arbeitet in den Asphyxieversuchen länger als das „Lungenatemzentrum“, und erholt sich auch in den Erholungsversuchen weit früher als dieses. Das „Lungenatemzentrum“ ist augenscheinlich auf feinere Sauerstoffgehaltssoszillationen eingestellt als ein Regulationsmechanismus der allgemeinen Sauerstoffzufuhr, ähnlich den Atemzentren der Libellulidenlarven, Fische und Anurenlarven. Allerdings ist die automatische Tätigkeit dieses

Lungenatmungszentrums der Urodelen weit unvollkommener als bei jenen genannten Organismen, welche auf ganz geringe Änderungen des Sauerstoffgehaltes im äusseren Medium sehr deutlich reagieren. Wir können in demselben gleichsam eine grobe phylogenetische Vorstufe jener äusserst vollendeten „sekundär automatisch“ tätigen Atemzentren erblicken. Das Kehlatmungszentrum aber ist sogar nur ein „primär automatisch“ tätiges Atemzentrum; es wird vorwiegend reflektorisch beeinflusst, während der Sauerstoffmangel für dasselbe keinen Atemreiz abgibt.

Das Kehlatmungszentrum hat wohl auch eine andere ökologische Bedeutung als das Lungenatmungszentrum; es besorgt die Ventilation der Mundhöhle, deren Schleimhaut eine respiratorische Funktion hat, ähnlich derjenigen der äusseren Haut. Während diese durch Lokomotionsbewegungen oder durch Wasserströmungen immer mit neuen Schichten des äusseren Mediums in Kontakt gebracht wird, muss der Luftinhalt der Mundhöhle fortwährend erneuert werden, soll die Schleimhaut ausgiebige respiratorische Tätigkeit ausführen. Nebstdem haben die Kehlatmungsbewegungen Bedeutung, indem sie in der Mundhöhle frischen Luftinhalt vorbereiten für die Lungenventilation, wo der Mundhöhleninhalt in die Lungen gleichsam „verschluckt“ wird. Demzufolge werden die Kehlatmungen gewöhnlich ununterbrochen in raschem Rhythmus vollführt. Die Lungenatmungen aber werden wahrscheinlich die Aufgabe besitzen, die bedeutenden Sauerstoffbedürfnisse zu decken, werden dieselben durch innere oder äussere Bedingungen hervorgebracht. Demzufolge wird auch ihr zentrales Organ auf Oszillationen des Sauerstoffgehaltes des inneren Mediums abgestimmt. Damit steht in Übereinstimmung, dass unter normalen Bedingungen oft stundenlang bei dem Tiere keine Lungenventilationen vorkommen, indem da die Haut- und Mundhöhlenatmung das respiratorische Gaswechselgleichgewicht erhält.

Was nun den Modus der Tätigkeit dieses Lungenatmungszentrums betrifft, so finden wir in den nach Sauerstoffmangelparalyse folgenden Luftversuchen, wo überaus zahlreiche Lungenventilationen anzutreffen sind, dass dieselben ganz unregelmässig, z. B. durch 1—47 Kehlatmungsbewegungen voneinander getrennt sind; es besteht also kein regelmässiger Rhythmus. Auch diese Vergleichen der beiderlei Atmungsbewegungen bewirken den Eindruck, dass zwei

ganz verschiedenartige und voneinander sehr unabhängige Mechanismen ihre Tätigkeit vollführen. Ebenfalls die Kehlatmungen geben wenig Regelmässigkeit kund, was besonders in den Luft- oder Sauerstoffversuchen hervortritt, welche ganz reine Kehlatmung aufweisen. In einer Viertelminute kommen hier z. B. ganz ohne Regel 9 bis auch 60 Atembewegungen zum Vorschein; hier und da werden regelmässige An- und Abschwellungen der Atemfrequenz — Cheyne-Stokes'sche periodische Atmung — vorgefunden (z. B. 12, 22, 32, 36, 44, 28, 22, 22, 18, 12), aber weit öfters wird völlige Unregelmässigkeit beobachtet, oft auch ein länger andauernder gleichmässiger Atemrhythmus.

B. Versuche an Amblystomalarven („Axolotln“).

Wir haben schon in der Einleitung (II) eine Reihe von unseren Beobachtungen über die Atmung der Amblystomalarven angeführt. Nebst den Lungenventilationen kommen hier Kiemenatmungsbewegungen vor; bei denselben müssen wir wiederum die Bewegungen äusserer Kiemen unterscheiden, welche, wie weiter ausführlich davon gehandelt werden wird, einerseits selbständig oder mit allgemeinen, besonders Lokomotionsbewegungen verbunden angetroffen werden, andererseits aber mit den Mundbodenatmungsbewegungen koordiniert.

Die Mundbodenatmungsbewegung oder Kehlatmungsbewegung ist mit dem Mechanismus der Mundhöhlenventilation der luftlebenden Amphibien zu vergleichen, mit der sog. Aspiration; doch ähnlich wie die Luftaufnahme der Lungenventilation bei der Amblystomalarve durch die Mundöffnung geschieht, wird auch das Wasser durch die Mundöffnung eingezogen, indem der Boden der Mundhöhle abwärts sich bewegt, wobei die Kiemenpalten durch die Aneinanderlegung der Kiemenbögen ziemlich verschlossen werden. Die Beförderung des Atemwassers nach hinten geschieht durch eine gleichsam peristaltische Bewegung des Mundbodens, welche vorn beginnt und rasch nach hinten abläuft, wodurch zuerst die vorderste Gegend des Mundbodens und nachher die hinteren emporsteigen. Diese Bewegung lässt sich am besten bei ausgewachsenen, bis 25 cm langen Exemplaren verfolgen; bei kleineren verkümmerten Tieren (Nanismus?) wird oft die Mundöffnung dauernd klaffend gesehen, bei der Kehlatmung wird teilweise Regurgitation

des aufgenommenen Wassers beobachtet; aber dafür ist durch die Mundspalte der Ablauf der Mundbodenbewegung sichtbar. Auf das Ende derselben schliesst sich dann oft eine aktive peitschende Bewegung der äusseren Kiemen an.

Behufs der allgemeinen Orientierung werden wir zuerst eine Übersicht zahlreicher Beobachtungen der Atembewegungen einer ausgewachsenen Amblystomalarve besprechen (Tabelle 5).

Tabelle 5.

Atembewegungen bei einer 20 cm langen Amblystomalarve unter verschiedenen Bedingungen im filtrierten Leitungswasser.

Nummer des Versuches	Temperatur des Mediums	Dauer der Beobachtung in Minuten	Zahl der Mundboden-Kiemenatmungs-bewegungen	Zahl der alleinigen Mundbodenatmungs-bewegungen	Zahl der alleinigen Kiemenatmungs-bewegungen	Zahl der Lungen-ventilationen	Bemerkungen
1	7,5°	18	167	27	—	—	
2	7,5°	18	168	23	—	—	
3	13,5°	18	23	260	—	3	
4	13,5°	18	202	15	—	—	
5	14,5°	18	7	3	15	2	Nach der Fütterung Nachmittag im schlaf- artigen Zustande
6	14,5°	18	50	22	6	2	Fortsetzung des vorigen Versuches nach Rei- zung im Wasser
7	14,5°	18	220	17	1	2	Fortsetzung des vorigen Versuches, nachdem das Tier auf eine Weile aus d. Wasser erhoben wurde
8	14,5°	18	160	9	—	1	
9	14,5°	18	180	39	1	1	
10	14,5°	18	147	24	1	2	Nach der Reizung im Wasser
11	25,0°	18	185	110	—	4	
12	7,5°	25	234	29	5	—	
13	13,5°	25	272	19	—	—	
14	13,5°	25	200	40	—	2	
15	13,5°	25	199	36	1	3	
16	14,5°	25	230	10	—	1	
17	14,5°	25	269	42	2	1	
18	25,0°	25	267	134	2	6	
19	13,5°	50	470	49	4	1	
20	14,5°	50	421	28	—	3	

Im gewöhnlich durchgelüfteten filtrierten Leitungswasser treten nur spärliche Lungenventilationen hervor, besonders bei niedrigen Temperaturen. (Versuch 1, 2, 12 bei 7,5° weist keine Lungenatmung auf; aber selbst bei 13—15° sind sie vereinzelt und auch bei 25° selten.)

Selbständige Kiemenbewegungen finden wir sehr selten, wogegen die koordinierten Mundboden-Kiemen-

atmungsbewegungen bei weitem am häufigsten sind; die alleinigen Mundbodenbewegungen fast durchwegs seltener; im einzelnen ist allerdings das Verhältnis der beiden letztgenannten Atembewegungen variabel; so z. B. in den Versuchen 3 und 4, wo sogar eine Umkehr des üblichen Verhältnisses zu sehen ist; in der Mehrzahl der gleich langen und bei gleicher Temperatur durchgeführten Versuche ist aber das Verhältnis genug konstant (z. B. Versuch 1 und 2, 8—10, 13—17, 19 und 20).

Durch die Temperatur wird die Atemfrequenz vermehrt, und zwar beträgt der Temperaturkoeffizient Q_{10} ungefähr 1,5. Es scheint, dass die alleinigen Mundbodenbewegungen durch die hohen Temperaturen stärker vermehrt werden als die Mundboden-Kiemenbewegungen (Versuch 11, 18).

Aber weit grössere Unterschiede des allgemeinen Verhaltens der Atembewegungen sowie ihrer speziellen Verhältnisse entstehen aus nicht gut bekannten inneren Gründen. Im Versuch 5 hat das Tier fast gar keine Atembewegungen vollführt, es lag ganz ruhig im schlafartigen Zustande, aus welchem es durch wiederholte mechanische Reizung kaum zu bringen war (Versuch 6); erst nachdem es aus dem Wasser genommen worden war, wurde es „geweckt“ (Versuch 7); ähnliches Verhalten wurde auch im Versuch 10 wahrgenommen. Diese eigentümlichen schlafartigen Zustände wurden besonders in den ersten Nachmittagsstunden verzeichnet; deswegen haben wir die weiteren Untersuchungen über den Einfluss des Sauerstoffgehaltes des äusseren Mediums grösstenteils vormittags nach der Fütterung vorgenommen. —

Als wir jüngere Tiere zur Untersuchung herangezogen hatten, bemerkten wir so interessante Beziehungen der einzelnen Atembewegungsarten, dass es uns der Mühe wert erschien, systematische Versuche über das ontogenetische Zustandekommen der Atembewegungen anzustellen.

Die aus den gallertigen Eihüllen vorzeitig genommenen oder natürlich ausgeschlüpften Amblystomalarmen weisen gar keine Atembewegungen auf, auch wenn sie durch künstlich erhöhte Temperatur hoch sauerstoffbedürftig gemacht werden. Es lässt sich diese Tatsache so begreifen, dass die äussere Körperoberfläche, durch äussere Kiemen bedeutend vergrößert, vollständig genügt, die Gaswechselbedürfnisse zu decken, so dass es unnötig ist, den Wechsel des äusseren

Mediums durch spezifische Bewegungen zu besorgen; die verschiedenen Lokotionsbewegungen, welche nach der Entschlüpfung aus der Eihülle bei der Suche nach Nahrung usw. vollführt werden, reichen hier aus.

Aber mit dem Wachstum wird wohl die äussere Respirationsoberfläche relativ weniger vergrössert als das Körpervolumen, und es erscheint das Bedürfnis verschiedener Hilfseinrichtungen, um den Gaswechsel verrichten zu können. Äusserlich sehr auffällig sind die peitschenden Bewegungen der äusseren Kiemen, welche zuerst nur am Beginne der pfeilschnellen Schwimmlokotionen erscheinen, aber später auch ohne die Lokotionen selbständig aufzutreten pflegen als Atembewegungen. Nur durch geeignete Versuchsanstellungen (siehe oben II) kann man auch die allmählich in unregelmässigen Zeitintervallen vereinzelt oder gruppiert auftretenden Mundbodenbewegungen im Dienste des Gaswechsels sehen. Die Tabelle 6 gibt uns darüber Auskunft.

Tabelle 6.

Atembewegungen bei den jüngsten bis auch bei ausgewachsenen Amblystomalarven nach den Beobachtungen im filtrierten Leitungswasser innerhalb 50 Minuten.

Körperlänge des Versuchs- tieres cm	Temperatur des Mediums im Durch- schnitt ° C.	Zahl der Mundboden- Kiemen- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Mundboden- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Kiemen- atmungs- bewegungen	Zahl der Lungen- venti- lationen
1,4	15	—	—	—	—
1,6	15	—	—	—	—
2,1	20	—	3	—	1
2,5	13	—	—	—	3
3,0	20	3	70	79	1
3,0	18	3	70	83	1
3,9	21	25	123	55	1
4,0	15	60	167	10	2
4,0	15	150	12	58	1
4,2	22	29	18	212	1
4,3	17	7	74	44	1
7,0	15	313	14	54	4
7,7	17	179	234	7	—
8,0	18	376	174	4	1
10,0	18	283	12	73	—
20,0	13	470	49	4	1
20,0	15	421	28	—	3
22,0	13	655	193	—	—
22,0	13	582	195	4	—
22,0	14	275	186	4	—
24,0	21	368	347	—	9

Erst bei älteren Larven — etwa 30 mm langen — werden typische Atembewegungen beobachtet, und zwar einerseits alleinige Bewegungen der äusseren Kiemen, andererseits alleinige Bewegungen des Mundbodens, während die kombinierten Mundboden-Kiemenatmungen nur vereinzelt vorkommen.

Je älter die Tiere sind, um so öfter werden im ganzen die koordinierten Mundboden-Kiemenatmungen; auch die Mundbodenatmungen werden im ganzen merklich vermehrt; dagegen aber verschwinden allmählich die alleinigen Kiemenbewegungen fast vollständig, sie kommen bei grossen Larven vereinzelt wohl nur als reflektorische Erscheinungen vor, aber im Dienste des Gaswechsels haben sie keine Bedeutung.

Die Lungenventilationen werden im gewöhnlich durchgelüfteten filtrierten Leitungswasser nur spärlich gesehen. (Im letzten Versuche ist die Beziehung zur hohen Temperatur ganz klar; siehe auch Tabelle 5.)

Als Ergebnis dieser Untersuchungen dürfen wir also angeben, dass erstens die Atembewegungen als Hilfseinrichtungen des Gaswechsels erst mit der fortschreitenden Ontogenie wohl infolge des absolut höheren Sauerstoffbedürfnisses auftreten, und zweitens, dass die im ausgewachsenen Larvenstadium nebst alleinigen Mundbodenatmungen am häufigsten vorkommenden koordinierten Mundboden-Kiemenbewegungen ebenfalls ontogenetisch sich entwickeln, während zuerst die im Dienste des Gaswechsels stehenden Kiemenbewegungen allein, entweder selbständig oder (bei den jüngsten Larven) nur bei Lokomotionen, beobachtet werden.

Auf Grund dieser Befunde können wir nun die Verhältnisse der Atembewegungen bei verschiedener Sauerstoffversorgung studieren. Dabei werden wir nun mit den jüngsten Larven anfangen (Tabelle 7 auf S. 468).

Die ganz jungen Larven (Versuchsreihe I—IV) werden beim Sauerstoffmangel, d. h. im ausgekochten Wasser, unruhig, ohne aber Atembewegungen zu zeigen; ein wenig ältere Tiere, welche schon im durchgelüfteten Wasser Atembewegungen aufweisen (Versuchsreihe V—VIII), vollführen im ausgekochten

Tabelle 7.
Einfluss des Sauerstoffgehaltes des Mediums auf die Atembewegungen der jüngsten Larven.

Nummer des Ver- suches	Dauer der Beob- achtung Min.	Temp. des Me- diums ° C.	Länge des Körpers cm	Beschaffenheit des Mediums.	Zahl der Mundboden- Kiemens- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Mundboden- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Kiemens- atmungs- bewegungen	Zahl der Jungenventi- lationen oder (in Klammern) der Versuche um Jungen- um Ventilation	Bemerkungen
I. 1.	50	15	1,4	Filteriertes Leitungswasser	—	—	—	—	Unruhe
2.	50	15	1,4	Ausgekochtes Wasser	—	—	—	—	Unruhe
II. 1.	50	15	1,6	Filteriertes Leitungswasser	—	—	—	—	Unruhe
2.	50	15	1,6	Ausgekochtes Wasser	—	—	—	—	Unruhe
III. 1.	50	20	2,1	Filteriertes Leitungswasser	—	3	—	1	Unruhe
2.	50	21	2,1	Ausgekochtes Wasser	—	3	—	1	Unruhe
IV. 1.	50	13	2,5	Filteriertes Leitungswasser	—	—	—	3	Unruhe
2.	50	13	2,5	Ausgekochtes Wasser	—	—	—	2	Unruhe
V. 1.	50	23	2,5	Mit Sauerstoff durchgeschütteltes Wasser	—	Immerwährende Unruhe, Unmöglich- lichkeit der Beobachtung	4	3	Unruhe, aber weit klei- ner als im Sauerstoff- medium Unruhe
2.	50	23	2,5	Ausgekochtes Wasser	—	15	—	6	Unruhe, aber weit klei- ner als im Sauerstoff- medium Unruhe
VI. 1.	50	20	3,0	Filteriertes Leitungswasser	3	70	79	1	Unruhe
2.	50	20	3,0	Ausgekochtes Wasser	2	52	46	15	Unruhe
3.	50	18	3,0	Filteriertes Leitungswasser	3	70	83	1	Unruhe
VII. 1.	50	19	3,7	Mit Sauerstoff durchgeschütteltes Wasser	6	Immerwährende Unruhe, Unmöglich- lichkeit der Beobachtung	135	1	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
2.	50	20	3,7	Ausgekochtes Wasser	—	74	—	23	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
VIII. 1.	50	20	3,9	Mit Sauerstoff durchgeschütteltes Wasser	18	Immerwährende Unruhe, Unmöglich- lichkeit der Beobachtung	128	1	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
2.	50	20	3,9	Ausgekochtes Wasser	25	125	—	15	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
3.	50	21	3,9	Filteriertes Leitungswasser	—	123	55	1	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
IX. 1.	50	15	4,0	Filteriertes Leitungswasser	60	167	10	2	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
2.	50	15	4,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	—	265	4	(55)	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium
3.	50	17	4,0	Dasselbe mit freier Luftatmosphäre	—	226	14	6	Unruhe, aber kleineral- s im Sauerstoffmedium

Wasser zahlreichere Lungenventilationen, während die Anzahl der Kiemen- und Mundbodenbewegungen sich nur wenig typisch dyspnoisch vermehrt. Während einiger Versuche (V, VII, VIII) wollten wir den Gegensatz zwischen dem Sauerstoffmangel und Sauerstoffreichtum dadurch grösser machen, dass wir zum Sauerstoffreichtum mit Sauerstoff gründlich durchgeschütteltes Leitungs- oder ausgekochtes Wasser verwendeten; doch in diesem sauerstoffgeschwängerten Medium ist eine solche Unruhe entstanden, dass man gar keine Atemzählungen durchführen konnte. Man wird dadurch auf die alten Erfahrungen über den nachteiligen Einfluss von komprimierter Sauerstoffatmosphäre auf die Säugetiere erinnert; in einer älteren Arbeit über die Atemtätigkeit der Fische im äusseren Medium, dessen Sauerstoffgehalt stark geändert wird, konnten wir im mit Sauerstoff stark durchgeschüttelten Wasser ebenfalls ausserordentliche Unruhe der Tiere sicherstellen. In den weiter zu schildernden Versuchsreihen ist also von der Sauerstoffsättigung Abstand genommen.

In der Versuchsreihe IX wurde eine Versuchsanordnung benutzt, welche in den weiteren Untersuchungen grosse Bedeutung erlangt: das ausgekochte Wasser wurde im zweiten Versuch hermetisch verschlossen, so dass die vielen Anstrengungen des Tieres um Lungenventilation vereitelt wurden, während im dritten Versuche freie Luftatmosphäre dem Tiere zu Gebote stand; im ersten Falle war die Frequenz der Mundbodenatmungen etwas grösser; es ist auffallend, dass in beiden Versuchen die kombinierten Mundboden-Kiemenatmungen verschwinden.

Bei grösseren Larven (Tab. 8 S. 470) ist vor allem die Zahl der Lungenventilationen im ausgekochten Wasser vermehrt (Versuchsreihe I—III); in den Versuchsreihen I und II wird auch die Anzahl der Mundbodenatmungen stark vergrössert, in der Reihe III die Anzahl der Mundboden-Kiemenatmungen. Bemerkenswert ist die Reihe IV, wo bei 17° C. im ausgekochten Wasser (Versuch 2) bei vereiteter Lungenventilation die (Mundboden-) Atembewegungen stark dyspnoisch werden (gegenüber Versuch 1), ähnlich frequent wie nachher bei 27° C. im durchgelüfteten Wasser (Versuch 3), während bei dieser Temperatur ohne die Möglichkeit der Lungenatmung (Versuch 4) merkliche Depression des Atemrhythmus erschien. Noch bedeutender ist dieselbe in der Versuchsreihe V ausgeprägt.

Tabelle 8.
Einfluss des Sauerstoffgehaltes des Mediums auf die Atembewegungen der grösseren Larven.

Nummer des Ver- suches	Dauer der Tempera- Be- obachtung Mediums		Länge des Körpers cm	Beschaffenheit des Mediums	Zahl der Mundboden- Kiem- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Mundboden- atmungs- bewegungen	Zahl der alleinigen Kiem- atmungs- bewegungen	Zahl der Lungen- ventilationen oder (in Klammern) der Versuche um Lungen- ventilation
	Min.	o C.						
I. 1.	50	18	4,2	Filtriertes Leitungswasser	7	74	44	1
2.	50	21	4,2	Ausgekochtes Wasser	12	159	60	21
II. 1.	50	16	4,5	Filtriertes Leitungswasser	28	68	28	—
2.	50	16	4,5	Ausgekochtes Wasser	11	188	10	18
III. 1.	50	15	7,0	Filtriertes Leitungswasser	313	14	54	4
2.	50	15	7,0	Ausgekochtes Wasser	421	9	52	11
IV. 1.	43	17	10,0	Filtriertes Leitungswasser mit Sauerstoff- atmosphäre	225	11	66	—
2.	43	17	10,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch ver- schlossen	149	282	12	(49)
3.	43	27	10,0	Filtriertes Leitungswasser mit Sauerstoff- atmosphäre	414	29	18	—
4.	43	27	10,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch ver- schlossen	129	227	12	(34)
V. 1.	50	27	7,7	Filtriertes Leitungswasser mit Sauerstoff- atmosphäre	426	108	29	3
2.	50	27	7,7	Ausgekochtes Wasser hermetisch ver- schlossen	60	145	6	(114)

Tabelle 9.
Einfluss des Sauerstoffgehaltes des Mediums auf die Atembewegungen der grösseren Amblystomalarien.

Nummer des Versuches	Dauer des Versuches Min.	Temperatur des Mediums ° C.	Körperlänge cm	Beschaffenheit des Mediums	Gesamtzahl der Atem- bewegungen	Zahl der Lungen- ventilationen oder (in Klammern) der Versuche um Ventila- tion
I.						
1.	50	17	8,0	Filteriertes Leitungswasser mit Sauerstoffatmosphäre	554	1
2.	50	17	8,0	Filteriertes Leitungswasser mit Sauerstoffatmosphäre	524	—
3.	50	17	8,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	244	(57)
4.	50	17	8,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	485	(55)
5.	50	27	8,0	Filteriertes Leitungswasser mit Sauerstoffatmosphäre	680	4
6.	50	27	8,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	354	(27)
7.	50	27	8,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	586	(30)
8.	50	27	8,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	310	(35)
II.						
1.	13	17	22,0	Filteriertes Leitungswasser	113	3
2.	13	17	22,0	Ausgekochtes Wasser	158	2
3.	13	25	22,0	Filteriertes Leitungswasser	277	3
4.	13	25	22,0	Ausgekochtes Wasser	225	2
5.	50	14	22,0	Filteriertes Leitungswasser	465	—
6.	50	14	22,0	Ausgekochtes Wasser	774	11
7.	25	17	22,0	Ausgekochtes Wasser	356	—
8.	25	17	22,0	Ausgekochtes Wasser mit freier Oberfläche	376	2
9.	25	17	22,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	179	(21)
10.	25	17	22,0	Ausgekochtes Wasser mit freier Oberfläche	284	4
III.						
1.	50	13	22,0	Filteriertes Wasser	781	—
2.	50	13	22,0	Ausgekochtes Wasser	922	9
3.	50	13	22,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	675	(23)
IV.						
1.	50	13	20,0	Filteriertes Wasser	1015	4
2.	50	13	20,0	Ausgekochtes Wasser	1263	15
3.	50	13	20,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	509	(46)
4.	50	16	20,0	Ausgekochtes Wasser mit freier Oberfläche	725	9
V.						
1.	50	21	24,0	Filteriertes Wasser	715	9
2.	50	21	24,0	Ausgekochtes Wasser hermetisch verschlossen	387	(64)
3.	50	21	24,0	Ausgekochtes Wasser mit freier Oberfläche	634	9

Bei diesen grösseren Larven treten schon die alleinigen Kiemenatmungsbewegungen in den Hintergrund, indem sie vorwiegend mit Mundbodenbewegungen verbunden vorkommen. Demzufolge wird in der Tabelle 9 (S. 471) ihre Rubrik weggelassen, und die alleinigen Mundbodenatmungen werden mit den Mundboden-Kiemenatmungen zusammengerechnet.

Als allgemeines Ergebnis finden wir da, dass der ungenügende Sauerstoffgehalt des äusseren Mediums die Atemfrequenz erhöht, sofern sich das Tier durch öftere Lungenventilation aus der freien Luftatmosphäre vor Lähmungserscheinungen schützen kann (siehe die Versuche 1 und 2, 5 und 6 der Reihe II, 1 und 2 der Reihen III und IV). Wird aber das ausgekochte Wasser hermetisch verschlossen, so wird merkliche Depression der Atemfrequenz hervorgebracht, ein Anzeichen der Erstickungslähmung (siehe Versuche 1—4, 5—8 der Reihe I, 7—9 der Reihe II, 3 der Reihe III und IV, 2 der Reihe V). Wenn noch rechtzeitig die Wasseroberfläche freigemacht wird, ermöglichen die Lungenventilationen Erholung der Atemzentren, und die Atemfrequenz des Mundbodens und der Kiemen steigt an (vgl. die Versuche 9 und 10 der Reihe II, 3 und 4 der Reihe IV, 2 und 3 der Reihe V). Sonst kann auch hohe Temperatur des Mediums eine Depression der Atemfrequenz im Sauerstoffmangel hervorbringen (siehe Versuche 3 und 4 der Reihe II).

An zwei ausgewachsenen zweijährigen Amblystomalarven unserer Zucht, von denen das eine Tier prächtige äussere Kiemen besitzt, während dieselben bei dem zweiten stark rückgebildet sind, haben wir vergleichende Untersuchungen angestellt, deren Ergebnisse die Tabelle 10 (S. 473) veranschaulicht.

Das Tier mit mächtigen Kiemen weist gegenüber dem mit geringen Kiemen weit zahlreichere koordinierte Mundboden-Kiemenatmungsbewegungen auf. Im ausgekochten Wasser wird die Atemfrequenz vergrössert. Die Lungenventilationen sind beim Tiere mit kleinen Kiemen zahlreicher, in der Norm wie im Sauerstoffmangel.

(Siehe Tabelle 11 auf S. 473.)

1) E. Babák und B. Dědek, Untersuchungen über den Auslösungsreiz der Atembewegungen bei Süsswasserfischen. Pflüger's Arch. Bd. 119 S. 485. 1907.

Tabelle 10.

Die Beziehung der Atembewegungen zur Entwicklungsgrösse der äusseren Kiemen bei ausgewachsenen Amblystomalarien
(13° C. während 50 Minuten).

Larve	Beschaffenheit des Mediums	Zahl der Mund- boden-Kiemen- atmungs- bewegungen	Zahl der Mund- alleinigen Mund- bodenatmungs- bewegungen	Gesamtzahl der Atem- bewegungen	Zahl der Lungen- ventilationen
Mit mächtigen Kiemen	Filteriertes Wasser	582	195	777	—
Mit mächtigen Kiemen	Filteriertes Wasser	655	193	848	—
Mit mächtigen Kiemen	Ausgekochtes Wasser	462	460	922	9
Mit geringen Kiemen	Filteriertes Wasser	91	923	1014	4
Mit geringen Kiemen	Ausgekochtes Wasser	18	1243	1261	15

Tabelle 11.

Einfluss des mit Sauerstoff durchgeschüttelten Wassers auf die Atembewegungen der grossen Amblystomalarien (50 Min.)

Larve	Beschaffenheit des Mediums	Zahl der Mund- boden-Kiemen- atmungsbewegungen	Zahl der alleinigen Mundboden- atmungsbewegungen	Gesamtzahl der Atembewegungen
Mit mächtigen Kiemen	Filteriertes Leitungswasser	655	193	848
Mit mächtigen Kiemen	Mit Sauerstoff gesättigtes Wasser	92	1380	1472
Mit geringen Kiemen	Filteriertes Leitungswasser	91	923	1014
Mit geringen Kiemen	Mit Sauerstoff gesättigtes Wasser	17	1504	1521

Nach Sauerstoffsättigung des Wassers wird die Zahl der Atembewegungen bei beiden Tieren sehr vergrössert, was wiederum die oben angeführten Befunde bestätigt, nach denen hoher Sauerstoffdruck als Reiz einwirkt.

IV. Zusammenfassung.

1. Die ausgewachsenen Tiere von *Salamandra* weisen selbst unter denselben normalen Verhältnissen grosse Unterschiede im Auftreten der Atmungsbewegungen auf, und zwar sowohl der Mundhöhlenventilationen (der Kehlatmungsbewegungen) als auch der Lungenventilationen, oft wahrscheinlich durch innere Bedingungen verursacht, während sich ein andermal reflektorische Beeinflussung sicherstellen lässt.

2. Durch geeignete Versuchseinrichtungen werden bei ausgewachsenen Salamandern zwei Arten von Atemzentren gefunden. Das Atemzentrum, welches die Mundhöhlenventilation reguliert, ist „primär automatisch“ tätig, ähnlich wie das Atemzentrum der Geschlechtstiere von Anuren; es wird durch den Sauerstoffmangel niemals zur dyspnoischen Tätigkeit angereizt und gibt, wird es durch länger andauernden Sauerstoffmangel beeinflusst, nur Lähmungserscheinungen kund; seine Automatie ist wohl durch den allgemeinen Stoffwechsel des Zentralnervensystems bedingt, welcher mit periodischen Innervationsentladungen nach den Atemmuskeln hin verbunden ist und durch periphere Einwirkung beeinflusst wird. Demgegenüber ist das Atemzentrum, welches Lungenventilationen reguliert, „sekundär automatisch“ tätig, indem es durch den Sauerstoffmangel zuerst gereizt wird und auf diese Weise typische Dyspnoë verursacht; noch auffälliger als während der Erstickung zeigt es gesteigerte Reizbarkeit in gewissem Stadium der Erholung von Sauerstoffmangelparalyse. Das Lungenatemzentrum unterbricht (gemäss seiner Einstellung auf die Änderungen der Sauerstoffversorgung) bei der Asphyxie seine Tätigkeit früher als das Kehlatmungszentrum und erholt sich von der Lähmung später als dieses. Es lässt sich gewissermaassen den von uns früher studierten Atemzentren der Libellulidenlarven, Fische und Anurenlarven zur Seite stellen; allerdings ist es eher gleichsam als eine phylogenetische Vorstufe dieser vollendeten „sekundär automatisch“

tätigen Atemzentren aufzufassen. Die Existenz von zwei funktionell so verschiedenen Atemzentren bei einem und demselben Tiere lässt sich durch ökologische Momente erklären. Das Kehlatemzentrum ist gewöhnlich ununterbrochen rasch rhythmisch tätig, indem die dadurch bewirkte Mundhöhlenventilation eine wichtige Bedeutung für die respiratorisch tätige Mundschleimhaut besitzt (was bei der ebenfalls gaswechselverrichtenden äusseren Haut den Luft- oder Wasserströmungen und Lokomotionen zukommt); das Lungenatemzentrum ist nur zeitweise tätig, wenn durch innere oder äussere Bedingungen bedeutendes Sauerstoffbedürfnis entsteht, wo die Haut- und Mundhöhlenatmung nicht ausreichen würden.

3. Die ganz jungen Amblystomalarven weisen gar keine Atembewegungen auf, da wohl die Gaswechselbedürfnisse durch relativ grosse Körperoberfläche vollständig gedeckt werden, auch ohne spezifische den Wechsel des äusseren Mediums bewirkende Bewegungen. Mit dem Wachstum erscheint das Bedürfnis der den Gaswechsel fördernden Hilfseinrichtungen; vor allem werden zuerst bei den Lokomotionen, später auch selbständig auftretende „Atembewegungen“ der äusseren Kiemen beobachtet, dann auch diejenigen des Mundbodens; mit dem Wachstum werden diese zuerst als periodischer (Cheyne-Stokes'scher) Typus erscheinenden Atembewegungen immer zahlreicher, und es entwickelt sich ausserdem als höhere funktionelle Einheit eine Koordination der Mundboden-Kiemenbewegungen, indem die selbständigen Kiemenbewegungen allmählich verschwinden. Man wohnt hier also der ontogenetischen Entstehung des Atemzentrums bei.

4. Im sauerstoffarmen Wasser wird auch bei künstlich (durch Temperatur) erhöhtem Sauerstoffbedürfnisse bei den jüngsten Larven keine Atembewegung, sondern nur allgemeine Unruhe hervorgerufen; etwas ältere Larven vollführen dann zahlreichere Lungenventilationen, während die schon vorkommenden Kiemen- und Mundboden-Atmungsbewegungen sich nur unbedeutend dyspnoisch vermehren. Noch ältere Tiere werden bei erhöhtem Sauerstoffbedürfnisse (im sauerstoffarmen oder auch im warmen sauerstoffhaltigen Wasser) stark dyspnoisch, es können sowohl die Lungenventilationen

als auch die Mundboden- und Mundboden-Kiemenbewegungen vermehrt werden; bei starkem Sauerstoffmangel aber (z. B. im ausgekochten hermetisch verschlossenen Wasser) erscheint (als Lähmungserscheinung) Depression der Atemfrequenz. Im Vergleich mit den Anurenlarven ist allerdings die dyspnoische Reizbarkeit des Atemzentrums bei den Amblystomalarven merklich schwächer entwickelt.

5. Die mit mächtigen äusseren Kiemen ausgestatteten Amblystomalarven weisen weit öftere Kiemen- (und Mundbodenkiemen-) Atmungsbewegungen auf als die Larven gleicher Zucht, deren Kiemen aber aus unbekannten inneren Gründen wenig ausgebildet sind. Bei kleinen Kiemen kommen zahlreichere Lungenventilationen vor.

6. Im mit Sauerstoff stark durchgeschüttelten Wasser wird bei ganz jungen Amblystomalarven ausserordentliche Unruhe beobachtet; bei den ausgewachsenen Larven wird die Atemfrequenz sehr erhöht; ähnliche Reizerscheinungen bei hohem Partiardruck des Sauerstoffes konnten wir schon in den alten Versuchen an Fischen sicherstellen.
