universität innsbruck
Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Universitäts- und Landesbibliothek Tirol

Kurzes Lehrbuch der Physiologie für Mediciner

Boruttau, Heinrich

Leipzig [u.a.], 1898

IV. Athmung

urn:nbn:at:at-ubi:2-6747

IV.

Athmung[1]).

Die **Athmung** im weitesten Sinne des Wortes ist die **Aufnahme und Abgabe gasförmiger Substanzen durch den Organismus: „Gaswechsel".** Man unterscheidet die durch besondere Organe vermittelte und durch rhythmische Bewegungen unterstützte „äussere Athmung" von dem Gaswechsel der Gewebe als der „inneren Athmung". Die erstere ist der mechanische Vorgang der Zu- und Abfuhr für die innere Athmung, welche mit dem Stoffwechsel der Gewebe identisch ist, insoweit es sich dabei um gasförmige Stoffe handelt.

Aus der atmosphärischen Luft wird vom Körper beständig Sauerstoff aufgenommen und dafür Kohlensäure und Wasserdampf abgegeben, das Product der oxydativen Spaltung der *C*- und *H*-haltigen Antheile der Körpersubstanz (Mayow, Lavoisier).

Die atmosphärische Luft enthält durchschnittlich auf 100 Raumtheile 79·2 Stickstoff und 20·8 Sauerstoff. Der Kohlensäuregehalt reiner Luft soll 0·3—0·4 vom Tausend nicht übersteigen.

In Grossstädten, in der Nähe von Fabriken, in bewohnten Räumen, Werkstätten u. s. w. finden sich zahlreiche Verunreinigungen der Luft, als H_2S, NH_3, HNO_3, H_2SO_4, SO_2, CO u. s. w., mehr weniger giftiger Natur (s. u.), ganz abgesehen von den Mikroorganismen. Die Luftanalyse in diesem Sinne ist Sache des Hygienikers.

Der Stickstoff in der Luft ist nur Verdünnungsmittel, er kann als solcher im Experimente etwa durch Wasserstoff als „indifferentes Gas" (s. u.) ersetzt werden.

Die ausgeathmete Luft unterscheidet sich von der eingeathmeten: 1. durch den Mindergehalt an O_2; 2. durch

---

[1]) Specialwerke: K. Vierordt, Physiologie des Athmens, Heidelberg 1845; P. Bert, Leçons sur la physiologie comparée de la respiration, Paris 1870; Hermann's Handbuch der Physiologie, Bd. IV, Theil 2: Zuntz, Blutgase und respiratorischer Gaswechsel; Rosenthal, Athembewegungen, Leipzig 1882.

den Mehrgehalt an CO_2; 3. durch die Sättigung mit Wasserdampf; 4. durch die hohe Temperatur (die letzteren beiden Punkte erklären den Nebel beim Ausathmen in kalte Luft). Die Grösse des Mindergehaltes an Sauerstoff und dafür eingetretenen Mehrgehaltes an Kohlensäure wechselt mit zahlreichen Umständen; am auffälligsten ist die Bedeutung der gesteigerten Frequenz und Tiefe der Athemzüge. Hier wirken zwei Momente in entgegengesetztem Sinne mit: insofern die aufgenommene und abgegebene Luftmenge an und für sich grösser ist, wird der Sauerstoffgehalt der Exspirationsluft gross und der Kohlensäuregehalt klein bleiben; insofern indessen die gesteigerte Athemanstrengung den ganzen Stoffwechsel, also auch den Gaswechsel steigert, wird mehr Sauerstoff aufgenommen und mehr Kohlensäure abgegeben werden müssen; doch behält das erstere Moment die Oberhand [Speck[1]].

Die Exspirationsluft eines erwachsenen Menschen enthält durchschnittlich: 16·033 Sauerstoff, 4·38 Kohlensäure, 79·587 Stickstoff [Valentin und Brunner[2]].

Zur Trennung von In- und Exspirationsluft können zwei nach dem Principe des Heronsballs oder der Spritzflasche construirte Quecksilbergefässe (sogenannte Müller'sche Ventile) oder Darmventile (Speck) dienen, welche den Gasen nur in einer Richtung den Durchtritt gestatten, und welche in entgegengesetzter Stellung einerseits mit der freien Luft, resp. dem Sammelraum, andererseits mit einem *T*-Rohr verbunden werden, dessen dritter Schenkel zum Ein- und Ausathmen dient.

Für die Sammlung der Exspirationsluft und Bestimmung ihres Kohlensäuregehaltes hat man „Anthrakometer" [Vierordt[3]] angegeben; auch kann jene in Gasometern aufgefangen und daraus Proben entnommen werden zur Bestimmung der Kohlensäure durch Absorption mit Kalilauge, des Sauerstoffes durch Verpuffung mit einer abgemessenen Menge Wasserstoff (Bunsen) oder durch Absorption mit alkalischer Pyrogallollösung (Cl. Bernard), welche Proceduren in calibrirten Röhren (sogenannte Eudiometer) vorgenommen werden. Zweckmässig ist auch die Hempel'sche Gasbürette, über welche die hygienischen Lehrbücher Näheres enthalten.

Der von der Lunge aufgenommene Sauerstoff wird den Geweben zugeführt und die in diesen gebildete Kohlensäure nach der Lunge abgeführt durch das **Blut**. Deshalb enthält das Blut stets reichlich Gase; das arterielle ist am reichsten an Sauerstoff, relativ arm an Kohlensäure; das venöse am reichsten an Kohlensäure, relativ arm an Sauerstoff. Die **Blutgase** sind theils

[1]) Arch. f. wissensch. Heilk., III, 318.
[2]) Arch. f. physiol. Heilk., II, 372.
[3]) Physiologie des Athmens, Heidelberg 1845.

physikalisch absorbirt — „gelöst" —, theils chemisch gebunden. Die physikalische Lösung von Gasen in Flüssigkeiten folgt dem Dalton'schen Gesetze[1]: je höher der Druck, umsomehr Gas löst sich, derart, dass sein Volumen, gemessen bei dem jeweiligen Druck [welches für ein und dieselbe Menge ja nach dem Boyle'schen Gesetze dem Druck umgekehrt proportional wäre], constant bleibt; diese Constante ist abhängig: 1. von der Beschaffenheit des Gases und der Flüssigkeit, 2. von der Temperatur. Diejenige Zahl, welche angibt, wie viel von einem bestimmten Gas in der Volumeneinheit einer bestimmten Flüssigkeit bei einer bestimmten Temperatur unter 760 mm *Hg* Druck sich löst, heisst der „Absorptionscoëfficient". Einige physiologisch wichtige Absorptionscoëfficienten sind [Bunsen[2]]:

	In Wasser für		
bei	N_2	O_2	CO_2
0°	0·02035	0·04114	1·7967
20°	0·01403	0·02838	0·9014
39°	?	?	0·5283

(Salzlösungen, physiologische Flüssigkeiten u. s. w. nehmen weniger Gas auf, als Wasser)

		In Blut	
bei Körpertemperatur	für N_2	0·0130	[P. Bert[3]]
„	O_2	0·0262	
0°	CO_2	1·547	[Zuntz[4]]

Kommt eine Flüssigkeit mit einem Gemisch mehrerer Gase in Berührung, wie es ja die atmosphärische Luft ist, so gilt die Regel, dass jedes Gas denjenigen Druck ausübt, welchen es ausüben würde, wenn es, in gleicher Menge vorhanden, den ganzen Raum für sich allein hätte, d. i. nach dem Boyle'schen Gesetze so viel vom Gesammtdruck, als seinem Antheile an dem Gesammtgasvolum entspricht: „Partiardruck"; in atmosphärischer Luft bei gewöhnlichem Barometerstande ist z. B. der Partiardruck des Sauerstoffes = etwa $^1/_5$ von 760 mm oder 152 mm *Hg*, derjenige des Stickstoffes = $^4/_5$ von 760 mm oder 608 mm *Hg*. Aus einem Gasgemisch wird also eine Flüssigkeit von jedem Bestandtheil

---

[1]) Gilbert's Annalen, XXVIII, 397, 408.

[2]) Gasometrische Methoden, Braunschweig 1857.

[3]) P. Bert, La pression barométrique. Paris 1878, p. 660, 701, 792.

[4]) Beiträge zur Physiologie des Blutes. Diss., Bonn 1868, S. 39.

so viel lösen, als seinem Absorptionscoëfficienten in derselben und seinem Partiardruck entspricht: $v = \frac{a \cdot p}{760}$.

Nur der Stickstoff ist im Blute ausschliesslich physikalisch gelöst; O_2 und CO_2 hat man vielmal mehr gefunden, als den Absorptionscoëfficienten entsprechen würde; sie müssen also chemisch gebunden sein. Die chemische Bindung an sich ist unabhängig vom Dalton'schen Gesetz. Im Blute, wo physikalische Lösung und chemische Bindung nebeneinander statthaben, ist daher die Beziehung zwischen Druck und Gasgehalt eine verwickelte. Die Substanz, welche den Sauerstoff im Blute bindet, ist das **Hämoglobin** (s. o. S. 50). Diese Bindung ist eine „lockere": durch Kochen oder Auspumpen mit der Luftpumpe, also durch jegliche Verminderung seines Partiardruckes entweicht der Sauerstoff, indem seine „Spannung" in der Flüssigkeit grösser wird, als in dem darüber befindlichen Medium.

Dasselbe geschieht in den Capillaren, wo wegen des beständigen Sauerstoffverbrauches durch die Gewebe dessen Partiardruck ein geringer ist (die Lymphe enthält nur CO_2 und N_2): das O-Hämoglobin gibt den Sauerstoff an die Gewebe ab. Das so „venös" gewordene Blut nimmt dann in den Lungen, wo der Sauerstoffpartiardruck hoch ist, wieder Sauerstoff auf u. s. f. Analog und umgekehrt verhält es sich mit der Kohlensäure (s. unten): **Jedes Gas wandert vom Orte höherer zu demjenigen niederer Spannung.** Verdrängung des Sauerstoffes durch andere Gase, welche festere Verbindungen mit dem Hämoglobin eingehen, wie z. B. Kohlenoxyd, macht das Blut zu seiner respiratorischen Function, dem Sauerstofftransporte, unfähig: Wesen der Kohlenoxyd- (Kohlendunst-, Leuchtgas-) Vergiftung.

Hämoglobinlose Thiere (Insecten) werden durch CO nicht afficirt; in einem Gemisch von 1 CO und 2 O_2 unter zusammen 3 Atmosphären Druck bleiben Säugethiere am Leben, weil dabei der physikalisch im Blute gelöste Sauerstoff zur Bestreitung der Gewebsoxydation genügt [Haldane[1]].

Die Bindung der Kohlensäure erfolgt durch die **Alkalien** des Blutes in Form von neutralen und sauren Carbonaten.

Man glaubte früher, dass Phosphate im Blute einen wesentlichen Antheil an der Kohlensäurebindung hätten, indem sich neutrales Phosphat mit Kohlensäure zu saurem Phosphat und saurem Carbonat umsetze [Fernet[2]]:

$$Na_2 HPO_4 + H_2O + CO_2 = Na H_2 PO_4 + Na HCO_3$$

---

[1]) J. P., XVIII, 201.

[2]) Annales des sc. nat. (4), VIII, p. 160.

Neuere Untersuchungen haben gezeigt, dass die in der Blutasche gefundenen Phosphate aus dem Lecithin der Blutzellen stammen, also kaum im Sinne Fernet's in Betracht kommen können. Beim Auspumpen des Blutes entweicht ein Theil des CO_2 sofort, ein Theil erst bei stärkerem Auspumpen (dies die sogenannte Fernet'sche Portion), der letzte mit älteren weniger wirksamen Pumpen erst nach Säurezusatz. Bei Anwendung stark wirkender Luftpumpen (s. u.) wird indessen nicht nur alle CO_2 ausgetrieben, sondern auch zugesetzte Soda zersetzt; man schliesst hieraus, dass im Blute ein Körper mit schwach sauren Eigenschaften vorhanden ist, welcher für gewöhnlich durch die „Massenwirkung" der CO_2 frei bleibt, aber bei verminderter CO_2-Spannung diese austreibt und Alkalien in Anspruch nimmt. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Eiweisskörper [Hoppe-Seyler und Sertoli[1]]. Serumglobulin wird aus verdünntem Serum durch Einleiten von CO_2 gefällt, bei Einleiten von Luft, O_2, H_2 oder Auspumpen wieder gelöst; auch hier handelt es sich offenbar um schwach saure Eigenschaft der CO_2 einerseits und des Eiweisskörpers andererseits; das Ueberwiegen der Massenwirkung des einen oder anderen Stoffes auf die vorhandenen Alkalien erklärt die Erscheinung und es ist im Blute an einen analogen Vorgang zu denken.

Die Kohlensäurespannung ist (umgekehrt wie beim Sauerstoff) am grössten in den Geweben, resp. der Lymphe, weniger gross im Blut, am geringsten in der Lungenluft; daher der Weg der Kohlensäure von den Geweben in's Freie durch Vermittlung des Blutes (s. o.).

Man glaubte früher, dass, wie die rothen Blutzellen die Träger des O_2, so die Flüssigkeit wesentlich diejenige der CO_2 sei; indessen ergaben neuere Analysen [Zuntz[2]], dass ein gut Theil der Kohlensäure auch in den Blutzellen enthalten ist; da nun das Hämoglobin, noch stärker aber das *O-Hb* saure Eigenschaften haben soll, hat man in ihm jenen CO_2 austreibenden Eiweisskörper gesucht; es würde dann die Sauerstoffaufnahme des Blutes in der Lunge zugleich die Austreibung der Kohlensäure befördern.

Zur Gewinnung der Blutgase dient die Quecksilberluftpumpe [de Martigny[3]), Magnus[4]), Hoppe-Seyler[5]), Ludwig[6]), Pflüger[7])]. Ihr Princip ist die „Torricelli'sche Leere" oder das Barometervacuum.

Die Pflüger-Helmholtz'sche Pumpe (Fig. 15) besteht aus dem Barometerrohr *b*, welches sich oben zu dem Recipienten *r* erweitert und unten durch einen Schlauch mit dem Quecksilberreservoir *q* verbunden ist, welches durch

[1]) Sertoli, Medic.-chem. Unters., S. 350; Hoppe-Seyler, Physiol. Chemie, S. 502.

[2]) Hermann's Handb., IV, 2, S. 72 ff.

[3]) Magendie's Journal de physiol., X, p. 111; 1830.

[4]) Ann. der Physik., XL, 583, LXVI, 177.

[5]) S. Physiol. Chemie, S. 491.

[6]) S. Al. Schmidt, Ac. L., 1867, S. 30.

[7]) Untersuch. Bonner Labor., 1865.

eine Windevorrichtung sich heben und senken lässt. Vermittelst eines doppelt durchbohrten „Geissler'schen Hahnes“ *h* wird der Recipient zunächst durch das Rohr *e* mit dem Freien in Verbindung gesetzt und durch Heben von *q* unter Austreibung der Luft mit Quecksilber gefüllt. Beim Senken des Reservoirs nach Schluss des Hahnes fällt die Quecksilbersäule auf ca. 76 cm über dessen Niveau und bildet im Recipienten ein absolutes Vacuum. Durch Umstellung des Hahnes wird dieses Vacuum mit dem zu evacuirenden System verbunden, bestehend aus dem Trockenapparat *t*, dem Schaumgefäss *s* und dem durch Quecksilberverdrängung direct von der Arterie aus gefüllten graduirten Blutbehälter *p*. Dieser letztere wird erst zuletzt nach gehöriger Evacuirung von *s* + *t* angeschlossen

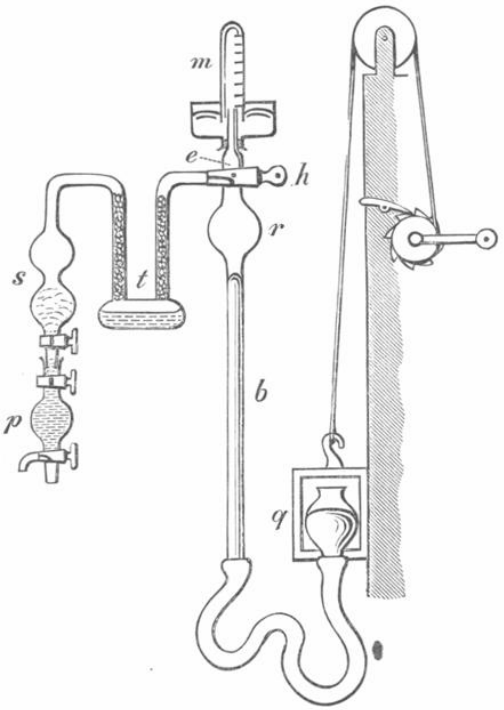

Fig. 15 *a*.

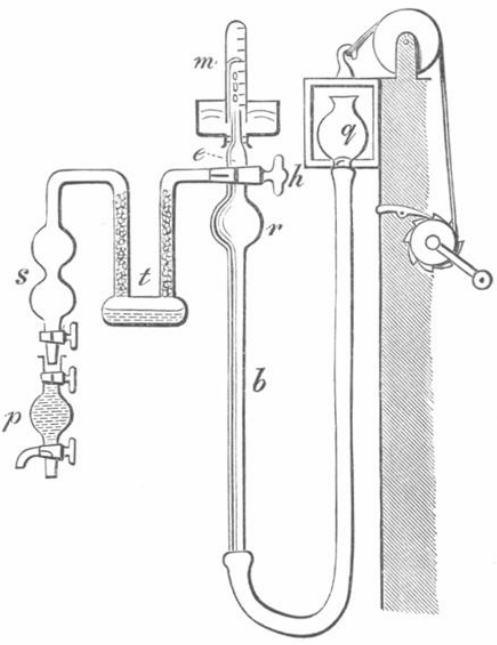

Fig. 15 *b*.

(Stellung Fig. 15 *a*). Die entweichenden Blutgase werden nach Wiederumstellung des Hahnes durch *e* in's Eudiometer *m* getrieben, indem das *Hg*-Reservoir gehoben wird (Stellung Fig 15 *b*). Das Spiel wird natürlich oft wiederholt.

Statt des Geissler'schen Hahnes können auch zwei getrennte Hähne oder ein Dreiweghahn (Gréhant) dienen. Die Ludwig'sche Pumpe arbeitet mit zwei Quecksilberbehältern. Neuerdings sind auch automatische Blutgaspumpen (Raps und Kossel, Kahlbaum, Rollett) angegeben worden.

Die absoluten Blutgaswerthe variiren je nach Thierart und Versuchsbedingungen, besonders aber im Sinne des oben betonten Unterschiedes zwischen Arterien- und Venenblut:

Für den Hund fand Schöffer[1]):

	O_2	N_2	CO
Arterienblut	19·2	2·7	39·5
Venenblut	11·9	1·7	45·3
Differenz	— 7·3	— 1·0?	+ 5·8

Für das Arterienblut des Menschen fand Setschenow[2]):

O_2	N_2	CO_2
21·6	1·6	40·3

Die Differenz in den Blutgasmengen zwischen Arterien- und Venenblut wird local vermehrt durch Arbeitsleistung des betreffenden Organes (Drüse, Muskel); hierüber siehe später in den entsprechenden Abschnitten.

Nach Mathieu und Urbain[3]) soll diese erhöhte Differenz noch am Gesammtblut nachweisbar sein. Ruhe, speciell Schlaf und Narkose, vermindern umgekehrt diesen Unterschied [A. Ewald[4]), P. Bert[5])].

Das arterielle Blut enthält nicht so viel Sauerstoff, als sein Hämoglobin binden könnte [ca. 1—1·5 *g* O_2 pro *g Hb*, Hoppe-Seyler, Worm-Müller, Hüfner[6])], sondern nur $^8/_{10}$ davon, nach neueren Angaben [E. Mayer & Biarnès[7])] sogar noch weniger. Daher wird eine Blutung erst dann lebensgefährlich, wenn durch den Hämoglobinverlust die „respiratorische Capacität" des Blutes unter das Maass des nothwendigen Sauerstoffgehaltes herabgesetzt ist. Dies würde übrigens auch für die Kohlenoxydvergiftung gelten müssen.

Blut erstickter Thiere sieht pechschwarz aus, ebenso wie völlig entgastes Blut, und enthält ca. 1% O_2, 50% CO_2, 1% N_2.

Das dynamische Princip des respiratorischen Gaswechsels liegt, wie wir gesehen haben, im Ausgleich der Spannungsunterschiede der betreffenden Gase an den verschiedenen Orten. Es ist deshalb von Wichtigkeit, die Grösse der Blutgasspannungen direct bestimmen zu können. Dies kann bewerkstelligt werden dadurch, dass man das Blut mit einem Gasgemisch von bekannter Zusammensetzung schüttelt und nach dem Schütteln den Gehalt der Gasportion an dem fraglichen Gas ermittelt. Da Gleichgewicht dann herrscht, wenn die Spannung des betreffenden Gases in der Flüssigkeit gleich dem Partiardruck desselben Gases in dem Medium über ihr ist, so ist der aus dem nach dem Schütteln ermittelten Gasgehalt sich berechnende Partiardruck gleich der gesuchten Spannung (wenn der Spannungsunterschied vorher nicht zu gross war).

[1]) Ac. W., XLI, 589, 1860.
[2]) ibid., XXXVI, S. 289.
[3]) C. R., LXXIV, 190.
[4]) A. g. P., VII, 575 und Diss., Bonn 1873.
[5]) Leçons etc.
[6]) Z. P. C., III, 1.
[7]) A. d. P. (5), V, p. 740.

Am genauesten erfolgt diese Bestimmung durch Schütteln mit zwei Gasportionen, von denen die eine einen etwas höheren, die andere einen etwas niedrigeren Partiardruck des betreffenden Gases besitzt, als die zu erwartende Spannung: „Aërotonometer" von Pflüger[1]). Mit diesem Instrumente ergeben sich die Blutgasspannungen (Pflüger und Strassburg) zu:

	mm Hg		Procente einer Atmosphäre	
	O_2	CO_2	O_2	CO_2
Arterienblut . . .	29·6	21·0	3·9	2·8
Venenblut . . .	22·0	41·0	2·9	5·4
Differenz	— 7·6	+ 20·0	— 1·0	+ 2·6

Der Spannungsausgleich zwischen dem Blute und der Lungenluft erfolgt durch die Alveolarwände hindurch, wie durch eine todte Membran, nach den Gesetzen der Aërodiffusion. Eine active, „gassecernirende" Betheiligung der Alveolarepithelien ist nicht nachgewiesen. Bestände eine solche, so müsste die Kohlensäurespannung in der Alveolarluft über diejenige des venösen Blutes steigen können. Pflüger und Wolffberg[2]) sperrten zur Beantwortung dieser Frage bei Hunden einen Lungenabschnitt vermittelst des doppelwandigen, mit einem aufblasbaren Tampon versehenen „Lungenkatheters" von der Aussenluft ab und analysirten nach einiger Zeit die ausgesogene alveoläre Absperrluft; deren CO_2-Spannung war derjenigen des Venenblutes höchstens gleich (ca. 3—5% einer Atmosphäre) und überstieg sie niemals.

Der Gaswechsel der Gewebe lässt sich in einigen Fällen durch locale Blutgasanalyse in dem betreffenden Gefässgebiete studiren [so bei Muskeln und Drüsen: Ludwig mit Czelkow und Schmidt[3]), M. v. Frey[4]), Chauveau und Kaufmann[5])]; man hat auch den Gaswechsel ausgeschnittener „überlebender" Organe in zerhacktem oder unversehrtem Zustande durch Absperren und Analyse der Absperrluft nach Ablauf eines bestimmten Zeitraumes geprüft [Spallanzani, Valentin, G. Liebig[6]), Hermann[7])]. Wichtige Aufschlüsse über die Summe des Gaswechsels der Einzelorgane, somit über die chemischen Processe im Gesammtorganismus gibt die quantitative Bestimmung aller gasförmigen Einnahmen und Ausgaben des Menschen oder Thieres, der methodische **„Respirationsversuch"** [zuerst von Lavoisier[8]) mit Laplace und Séguin angestellt].

---

[1]) S. bei Strassburg, A. g. P., VI, 65.
[2]) A. g. P., V, 465; VI, 23; auch Nussbaum, ibid., VII, 296.
[3]) Ac. W., XLV, 171; Arbb. physiol. Anst. Leipzig, III, S. 1, 1868.
[4]) A. (A) P., 1885, S. 519, 533.
[5]) C. R., CIV, 1126.
[6]) A. A. P., 1850, S. 393.
[7]) Unters. über den Stoffwechsel der Muskeln u. s. w., Berlin 1867.
[8]) Oeuvres de Lavoisier, II, p. 326 sq., 693.

Dieser kann nach drei Methoden angestellt werden:

1. Die einfache Absperrmethode: Das Versuchsthier wird in einen dicht abgeschlossenen Raum von bekanntem Inhalt an Luft von bekannter Zusammensetzung gebracht. Nach Ablauf der Versuchsdauer wird die Zusammensetzung der Luft auf's Neue ermittelt und mit den Gehaltsdifferenzen die Sauerstoffaufnahme und Kohlensäureabgabe unmittelbar erhalten [Berthollet[1]), Valentin[2]), Cl. Bernard[3])]. Diese Methode hat natürlich den Nachtheil, dass gerade die Veränderung des Athemmediums den respiratorischen Gaswechsel modificiren, resp. das Thier gefährden kann; ist der Raum so gross, dass dieser Factor zurücktritt, so wächst damit natürlich der Analysenfehler.

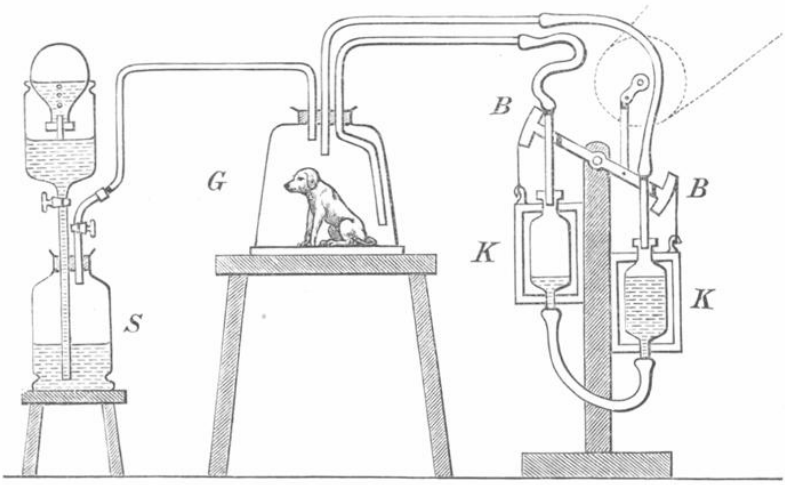

Fig. 16.

2. Man sorgt dafür, dass aus dem abgesperrten Raume, in welchem das Thier athmet, die Kohlensäure beständig entfernt und zur Bestimmung aufbewahrt und dafür neuer Sauerstoff in beständig gemessener Menge hineingelassen wird: man erhält auch so sowohl die Sauerstoffaufnahme als auch die Kohlensäureabgabe direct [Lavoisier und Séguin; Regnault und Reiset[4]) 1848].

---

[1]) Gehlen's Journ. f. Chemie, Physik etc., V, 388; 1808.

[2]) Die Einflüsse der Vaguslähmung auf die Lungen- und Hautausdünstung, Frankfurt a. M. 1857.

[3]) Leçons sur les effets des substances toxiques, Paris 1857.

[4]) Annales de chimie et de physique (3), XXVI; 1849.

Der Regnault-Reiset'sche Apparat (Schema Fig. 16) bestand in seinen wesentlichsten Theilen aus der das Thier aufnehmenden, gegen den Boden dicht abgeschlossenen Glasglocke *G*, welche in Verbindung steht: 1. mit den mit *KOH* halbgefüllten Absorptionsflaschen für die Kohlensäure *KK*, welche unten durch einen Schlauch mit einander verbunden sind und durch den von einem Motor bewegten Balancier *BB* gegen einander abwechselnd gehoben und gesenkt werden, so dass sie Luft aus *G* gleichzeitig ansaugen und wieder zurücktreiben; 2. mit einem Manometer zur Controle des Druckes im Inneren der Glocke; 3. mit den Sauerstoffbehältern *S*, aus welchen Sauerstoff in dem Maasse nachströmt, wie er verbraucht wird. Die Menge des verbrauchten Sauerstoffes wird nach Schluss des Versuches abgelesen und die Menge der gebildeten Kohlensäure durch Titrirung der Kalilauge, deren Menge und Anfangsgehalt bekannt war, ermittelt.

Modificationen dieses Apparates sind von Regnault und Reiset selbst für grössere Thiere angegeben worden, ferner von P. Bert; neuerdings ist das Verfahren in vervollkommneter Form auch für Respirationsversuche am Menschen verwendet worden [Hoppe-Seyler und Laves[1])].

Der anfängliche Nachtheil dieser Methode, welcher auch der dritten, unten beschriebenen mehr Eingang verschafft hat, lag in der „Luftverderbniss" innerhalb der Thierkammer durch neben der CO_2 und dem H_2O gebildete, schädliche flüchtige Stoffwechselproducte. Die Frage nach dieser „Giftigkeit der Exspirationsluft" (Brown-Séquard und viele Neuere) ist noch nicht ganz aufgeklärt; übrigens lässt sich die Schädlichkeit bei der besprochenen Methode des Respirationsversuches bedeutend verringern.

3. Das Ventilationsverfahren besteht darin, dass durch den Behälter, welcher das Versuchsobject aufnimmt, ein Luftstrom von bekannter oder jederzeit zu ermittelnder Zusammensetzung geführt und die Zusammensetzung der abströmenden Luft ermittelt wird.

Bei kleinen Thieren gestaltet es sich sehr einfach, indem die gesammte Abstromluft analysirt werden kann, dadurch, dass sie durch zuvor gewogene, einerseits mit Aetzkali oder Natronkalk, andererseits mit schwefelsäuregetränktem Bimsstein gefüllte Gefässe hindurchgeführt wird; die Gewichtszunahme der ersteren ergibt die gebildete CO_2, diejenige der letzteren das gebildete Wasser. Natürlich muss die zuströmende Luft durch ähnliche Vorrichtungen erst CO_2- und H_2O-frei gemacht sein. Der Sauerstoff wird hier indirect bestimmt: Körpergewicht des Thieres am Anfang + Summe der Einnahmen, also Futter + Sauerstoff, muss gleich sein dem Körpergewicht am Schluss + der Summe der Ausgaben, nämlich Kohlensäure + Wasser + Excremente. Daraus folgt: Sauerstoff = *KG* am Schluss + Ausgaben — (*KG* am Anfang + Futter).

Mit so einfachen Apparaten sind neuerdings von Haldane und Pembrey[2]) sehr genaue Messungen, z. B. der Einstellungsgeschwindigkeit des Gaswechsels bei Temperaturänderungen (s. u.), gemacht worden.

Bei grösseren Thieren, welche einen Aufenthaltsraum und eine Ventilation von solcher Grösse benöthigen, dass die gesammte abströmende Luft nicht

[1]) Z. p. C., XIX, 574, 590.

[2]) J. P., XIII, 419; XV, 401.

wohl analysirt werden kann, hat man statt dessen nur Proben der zu- und abströmenden Luft analysirt und ausserdem die Gesammtmenge der durchgeschickten Luft gemessen, woraus sich durch Uebertragung der Probenwerthe auf die Gesammtluft ohne Weiteres wie oben CO_2 und H_2O direct, der O_2 indirect ergibt: Pettenkofer und Voit[1]).

Der Pettenkofer-Voit'sche Respirationsapparat besteht aus dem Aufenthaltsraume für den Menschen oder das Thier K (Schema Fig. 17), welcher nicht dicht abgeschlossen ist. Nahe der Haupt-Eintrittsöffnung für die Luft (Thürspalte) mündet eine Rohrleitung, mittelst welcher die Saug- und Druckpumpe p_1 die Inspirationsluftprobe entnimmt, durch die Absorptionsgefässe b_1 (Schwefelsäure zur Wasserbestimmung) und a_1 (Pettenkofer'sches Barytrohr zur Kohlensäure-

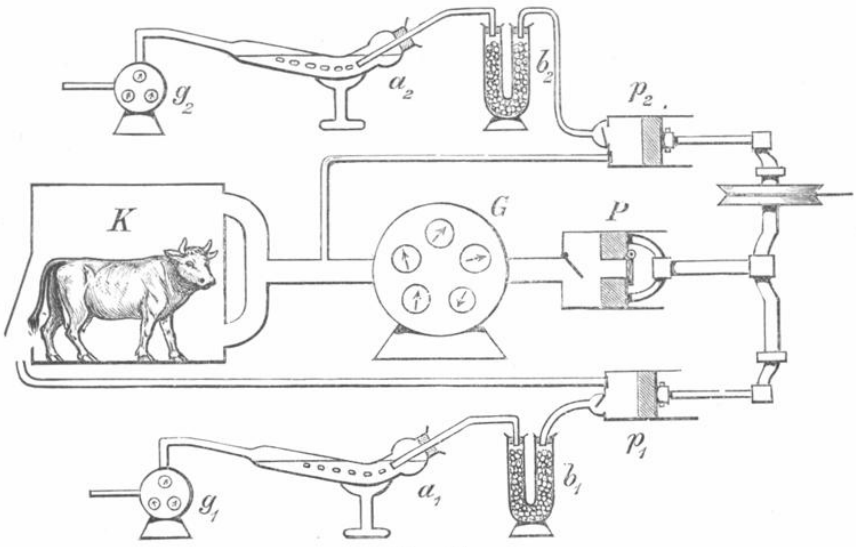

Fig. 17.

bestimmung) und schliesslich die Gasuhr g_1 treibt. Die Exspirationsluft wird von der grossen Pumpe P durch die grosse Gasuhr G gesogen; ein Theil derselben geht auch hier wieder als Analysenprobe vermittelst der Pumpe p_2 durch b_2, a_2 und g_2.

Die Resultate der Respirationsversuche, also die Grösse der gasförmigen Einnahmen und Ausgaben, gehören in die Lehre vom Gesammtstoffwechsel, wo auf manche Einzelheiten erst näher eingegangen werden kann.

Vorläufig zu erwähnende Hauptpunkte sind:

1. Die „Grösse" oder Intensität des Gaswechsels, gewöhnlich ausgedrückt durch die pro Minute und Kilogramm Körper-

[1]) Abh. d. Münch. Ak., math.-physikal. Cl., IX (2), 232; Ann. Chem., CXLI, 295; Z. B., XIV, 122.

gewicht abgegebene Kohlensäure, ist um so **bedeutender, je kleiner** (innerhalb derselben Thierclasse) das Thier ist, weil die Lebhaftigkeit der Oxydationsprocesse sich nach der **Oberfläche** des Thieres richtet (entsprechend der „Heizfläche" eines Dampfkessels); die Oberfläche kleiner Körper ist bekanntlich grösser im Verhältnisse zum Rauminhalte, als diejenige grosser Körper: sie wächst eben langsamer, mit dem Quadrat der Länge, der Rauminhalt dagegen mit dem Kubus.

2. Die Intensität des Gaswechsels ist bei jungen Individuen grösser als bei alten [Scharling[1]), Andral und Gavarret[2])], und dieses nicht nur wegen des kleinen Körpers und der relativ um so grösseren Oberfläche (s. unter 1), sondern auch absolut pro Oberflächeneinheit berechnet [Sondén und Tigerstedt[3])]; die Lebhaftigkeit der Oxydationsprocesse ist also in der Wachsthumsperiode an und für sich grösser.

3. Im jugendlichen Alter ist sie beim weiblichen Geschlechte beträchtlich geringer als beim männlichen; im Alter nähern sich die Werthe einander (Sondén und Tigerstedt).

4. Sie ist gesteigert bei Muskelanstrengung, sowie nach den Mahlzeiten, was man auf die „Verdauungsarbeit" (Muskel- und Drüsenthätigkeit) bezogen hat

5. Umgekehrt ist sie sehr herabgesetzt im Schlafe (Muskelruhe).

6. Ueber den Einfluss der umgebenden Temperatur wird bei Besprechung der thierischen Wärmebildung zu reden sein.

Als **„respiratorischen Quotienten"** bezeichnet man das Verhältniss der Volumina (= Molecülzahlen nach Avogadro) der ausgeathmeten Kohlensäure und des eingeathmeten Sauerstoffes: $\frac{CO_2}{O_2}$. Dieser Bruch müsste gleich Eins sein, wenn aller Sauerstoff nur zur Oxydation von Kohlenstoff im Körper verwendet würde und die Abgabe der CO_2 beständig mit der Aufnahme des O_2 gleichen Schritt hielte. Einerseits ist nun dies nicht der Fall, andererseits wird der Sauerstoff zum Theil auch zur Oxydation von Wasserstoffatomen verwendet; daher ist der respiratorische Quotient $\frac{CO_2}{O_2}$ im Allgemeinen kleiner als Eins. Er wird (für den Gesammt-

[1]) Annalen der Chemie, XLV, S. 214; 1843.

[2]) Annales de chim. et de phys. (3), VIII; 1843.

[3]) Skand. Arch. f. Physiol., VI, 1.

gaswechsel *NB*) nicht wesentlich beeinflusst durch Muskelanstrengung, Athemhindernisse u. s. w., dagegen hauptsächlich durch die Ernährungsweise; hierüber später.

Der respiratorische Gaswechsel wird auffällig wenig, resp. spät beeinflusst durch Krankheiten der Athmungsorgane, Veränderungen des Luftdruckes sowie des Sauerstoffgehaltes der Luft innerhalb gewisser Grenzen [P. Bert[1]), Loewy und Zuntz[2])]. Die Widerstandsfähigkeit verschiedener Organismen gegen Herabsetzung des Partiardruckes des Sauerstoffes ist eine sehr verschiedene; der Mensch vermag relativ hohe Luftverdünnung zu ertragen. Beschwerden begannen für Bert bei 410 mm *Hg*, entsprechend 11·3% O_2 bei 760 mm; die Aëronauten Croce-Spinelli und Sivel starben bei 260 mm, entsprechend 7·2% O_2 bei 760 mm, während G. Tissandier überlebte[3]).

Verdünnungsgrade, welche vom ruhenden Körper ohne Beschwerden ertragen werden, rufen gefährliche Zustände hervor bei Bewegungen: dem gesteigerten O_2-Anspruch zeigt sich die Athemmechanik, resp. die respiratorische Capacität des Blutes nicht gewachsen: „Bergkrankheit". Bei experimenteller Luftverdünnung (in Eisenbehältern) hat sich übrigens gezeigt, dass gleichmässige Muskelarbeit — Raddrehen — günstig wirkt, offenbar durch die Vertiefung der Athembewegungen. Bei dauerndem Aufenthalte vermag sich der Organismus an ziemlich hohe Verdünnungsgrade zu gewöhnen: Andenvölker. Dabei zeigt sich eine Zunahme der Zahl der rothen Blutzellen [Müntz u. A.[4])], deren Zustandekommen noch nicht genügend erklärt ist. Der Blutgasgehalt soll dabei der gleiche sein, wie in der Ebene [Viault[5])].

Dasjenige Gas, welches den thierischen Chemismus allein zu unterhalten im Stande ist, ist der Sauerstoff; eben dieser wirkt indessen bei sehr hohem Drucke (O_2-Partiardruck = über 3 Atmosph.) giftig, hemmt oder zerstört alles organische Leben [P. Bert[6])]. Die übrigen Gase theilt man ein in: 1. „indifferente" Gase: H_2, N_2, CH_4, welche die Athmung allein nicht unterhalten, aber nicht giftig sind, daher als Verdünnungsmittel des Sauerstoffes functioniren können; 2. irrespirable Gase: solche, welche reizend auf die sensibeln Nervenendigungen der Athmungswege wirken und reflectorisch Glottisschluss hervorrufen (s. u.); hierdurch schützt sich der Organismus gegen ihre Aufnahme, da sie — Cl_2, Br_2-Dampf, NH_3, NO_2 u. s. w. — zugleich zu 3. den giftigen Gasen gehören, von denen weiter genannt seien das CO (s. oben),

---

[1]) La pression barométrique. Paris 1878, p. 750 sq.

[2]) A. Loewy, Untersuchungen über die Circulation und Respiration in verdünnter Luft, Berlin 1895; A. g. P., LXVI, 470.

[3]) La pression barométrique, p. 1060 sq.

[4]) C. R., CXII, 298.

[5]) Ibid., S. 295.

[6]) La pression barométrique, p. 764 sq., 914 sq.

die CO_2, H_2S, AsH_3; alles Nähere in den pharmakologischen und toxikologischen Lehrbüchern.

Beim Respirationsversuch, wie er oben beschrieben wurde, wird der Gesammtgaswechsel des ganzen Körpers gemessen. Verbindet man (durch eine dichtschliessende Gesichtsmaske oder Trachealcanüle) nur die Lungen mit Apparaten, welche die gasförmigen Einnahmen und Ausgaben zu messen gestatten (Andral und Gavarret, Speck, Fredericq u. v. A.), so findet man die Werthe des Lungengaswechsels allein; und umgekehrt, wenn man den Körper in eine Respirationskammer setzt, aber mit den Lungen durch ein nach aussen führendes Rohr athmen lässt, erhält man die Grösse des „Hautgaswechsels", der „Perspiration". Dieser bildet bei den Säugethieren nur einen geringen Bruchtheil des Gasammtgaswechsels.

Man hat früher in der Zurückhaltung von schädlichen Stoffwechselproducten, welche sonst durch die Haut abgegeben werden sollten („Perspirabile retentum") die Ursache des Todes nach Firnissen der Haut, sowie ausgedehnten Verbrennungen suchen zu sollen geglaubt; indessen handelt es sich nach neueren Untersuchungen dabei vielmehr um Störungen der Wärmeregulirung.

Niedrig stehende Thiere (Amphibien) haben einen viel beträchtlicheren Hautgaswechsel, welcher denjenigen der Lungen eine Zeit lang ersetzen kann [Spallanzani, Berg[1])]. Auch durch die Darmschleimhaut kann ein Gasaustausch vermittelt werden (Schlambeizger, Cobitis). Jede Epitheloberfläche kann also für die „äussere Athmung" dienstbar gemacht werden; wie die vergleichende Physiologie zeigt, unter Oberflächenvergrösserung, sei es in Form von Ausstülpungen (Kiemen), sei es von Einstülpungen (Lungen); als Moment besserer Luftausnützung kommt dann die gleich zu besprechende Bewegung dieser Organe hinzu.

Der Gaswechsel des Fötus geschieht durch Entnahme von O_2 aus dem mütterlichen Blut in der Placenta und Abgabe von CO_2 an dasselbe. Der Unterschied im Gasgehalt zwischen arteriellem und venösem Blut ist, wie leicht erklärlich, geringer als bei der Mutter, das Sauerstoffbedürfniss aber auch geringer, als später im extrauterinen Leben [vgl. Zuntz und Cohnstein[2])].

Die Lungen, deren Bau (über dessen Einzelheiten auf die anatomischen Lehrbücher verwiesen wird) auf eine möglichste Vergrösserung der respiratorischen Oberfläche hinzielt, werden bei der Athmung in rhythmischem Wechsel erweitert, so dass Luft in sie hineinströmt, und wieder verkleinert, so dass Luft aus ihnen austritt. Einen wesentlichen Factor dieser **„Athembewegungen"** bildet die **Elasticität des Lungengewebes,** deren histologische

[1]) Diss., Dorpat 1868.
[2]) A. g. P., XXXIV, 173.

Grundlage die interalveolären „elastischen Fasern“ sind. Die beiden Pleurablätter, das die Lunge überziehende viscerale, und das die Innenfläche der Brustwand, das Zwerchfell u. s. w. überziehende parietale liegen einander dicht an, zwischen beiden befindet sich nur ein mit geringen Flüssigkeitsmengen erfüllter „capillärer“ Spaltraum. Entsteht indessen zwischen diesem und der Aussenluft beim erwachsenen Menschen oder Thier eine Communication („penetrirende Brustwunde“), so sinkt die Lunge zusammen („collabirt“), indem Luft zwischen die beiden Pleurablätter einströmt und aus der capillären Spalte eine lufterfüllte „Pleurahöhle“ wird („Pneumothorax“). Die **Lunge ist** also für gewöhnlich **über das ihr bei gleichem Drucke auf Innen- und Aussenfläche zukommende Volumen ausgedehnt,** entsprechend ihren elastischen Eigenschaften; ihre äussere, von der Pleura pulmonalis bedeckte Oberfläche ist an die Innenfläche der Brustwand u. s. w. gewissermassen **„angesogen“**, indem der Druck zwischen beiden, also in der capillären Spalte **kleiner** ist, als der äussere Luftdruck, welcher sowohl aussen auf die Brust, als auch innen auf die Alveolenwände drückt.

Die Druckdifferenz, um welche der Druck im „Pleuraraum“ kleiner ist, als der äussere Luftdruck, hat man als „negativen Druck“ bezeichnet. Sie nimmt zu, wenn durch die Wirkung der Einathmungsmuskeln (s. u.) der knöcherne Thorax erweitert wird („Aspiration des Thorax“); dabei muss auch die Lunge, dem „Zuge“ folgend, sich erweitern; umgekehrt nimmt jene Differenz ab bei Compression des Thorax (active Exspiration, s. u.). Sie wird betrachtet als Maass der elastischen Spannung der Lunge. Um sie mit einem Manometer zu messen, kann entweder die Pleurahöhle durch einen eingestossenen Troikart mit einem solchen verbunden werden: das Quecksilber steigt dabei im zugekehrten Schenkel; die Niveaudifferenz beider Schenkel ergibt den „negativen Druck“; oder aber man kann (an der Leiche) die Trachea dichtschliessend mit einem Manometer verbinden; wird hierauf die Pleurahöhle eröffnet, so muss entsprechend dem Drucke auf die Luft im Lungeninneren durch die freiwerdende elastische Spannung der Lunge das Quecksilber im abgekehrten Manometerschenkel steigen [Donders'scher Versuch[1])].

Die Grösse des „Donders'schen Druckes“ wird für den Menschen bei Gleichgewichtslage des Thorax zu 6 mm *Hg* angegeben; bei äusserster Inspirations-

[1]) Zeitschr. f. rat. Med., N. F., III, S. 287.

stellung bis zu 37 mm; für das Kaninchen zu 3 resp. 12 mm. Erst beim Erwachsenen ist die Lunge beständig ausgedehnt. Während des intrauterinen Lebens ist die Lunge luftleer, indem die Alveolarwände einander überall anliegen, „anektatisch", „atelektatisch". Vom ersten Athemzuge bei der Geburt an bleibt sie lufthaltig: die Lunge eines Kindes, welches extrauterin gelebt hat, schwimmt auf Wasser, sogenannte Lungenprobe der Gerichtsärzte; vgl. indessen weiter unten. Der „negative Druck" im Pleuraraume bei Gleichgewichtslage des Thorax fehlt indessen beim Neugeborenen noch [Bernstein[1])] und kommt erst allmählich zu Stande, indem wahrscheinlich der Thorax schneller wächst, als die Lunge. Dass die Lunge bei Eröffnung der Pleurahöhlen lufthaltig bleibt, wenn sie es einmal geworden, liegt an einer gewissen Starrheit der Alveolarwände, welche beim Fötus durch ihre Adhäsion aneinander compensirt ist. Doch ist die „Lungenprobe" nicht absolut zuverlässig, weil das Lungengewebe den gasförmigen Inhalt absorbiren kann: durch Anfüllen mit CO_2 besonders lässt sich eine Lunge künstlich atelektatisch machen [Hermann und Keller[2])]. In analoger Weise kommen pathologische Atelektasen zu Stande, z. B. bei Verstopfung eines Bronchiolus durch Schleim, indem allmälig die ganze Absperrluft resorbirt wird.

Die **Athembewegungen** bestehen in durch Muskelwirkung rhythmisch erfolgender Erweiterung und (passiver) Wiederverengerung des Thorax, dessen Theile beweglich mit einander verbunden sind. Die Wirbelsäule kann durch Muskelwirkung gekrümmt und gestreckt werden, dank der Nachgiebigkeit der Zwischenwirbelscheiben. Nur erste Rippe und Manubrium sterni sind noch durch Syndesmose verbunden; die Rippenknorpel der nächsten sechs (wahren) Rippen sind mit dem Sternum durch wahre (straffe) Gelenke, Synarthrosen, verbunden, die siebente bis elfte (falsche) Rippe je mit der vorherigen in knorpeliger Verbindung, die letzte zwölfte frei flottirend. Von besonderer Bedeutung sind die Gelenke zwischen Wirbelsäule und Rippen, welche doppelt sind: Artic. capituli costae mit dem Wirbelkörper und Artic. tuberculi costae mit dem Querfortsatz; ihre gemeinschaftliche Achse liegt bei den oberen Rippenwirbelgelenken, entsprechend der Stellung der Querfortsätze, mehr frontal, bei den unteren mehr sagittal; da nun die Wirkung der Inspirationsmuskeln in einer Aufwärtsdrehung („Hebung") der wesentlich von hinten oben nach vorn unten laufenden, dabei auswärts convexen Rippen besteht, so ergibt sich ohne Weiteres, dass die Erweiterung des Thorax oben mehr im Sagittaldurchmesser erfolgt (das Brustbein geht nach vorn, Fig. 18*a*),

[1]) A. g. P., XVII, 617.
[2]) Ibid., XX, 365.

unten mehr im Transversaldurchmesser (die Rippen gehen auseinander, Fig. 18*b*).

Die Vergrösserung des Thoraxraumes erfolgt durch die Contraction der Inspirationsmuskeln. Der wichtigste Inspirationsmuskel der Säugethiere ist das **Zwerchfell** (Diaphragma), über dessen Bau auf die anatomischen Lehrbücher verwiesen sei. Es ist in ruhendem Zustande kuppelförmig emporgewölbt, in Folge des durch Vermittlung des Abdominalinhaltes wirkenden äusseren Luftdruckes, sowie durch die Spannung des flüssigen und gasförmigen Darminhaltes. Seine Muskelfasern liegen dabei so, dass bis zu einer gewissen Höhe die Pleura costalis und die Pleura diaphragmatica einander anliegen; erst an der oberen Grenze dieses ringförmigen Capillarspaltes steht der scharfe untere Lungen-

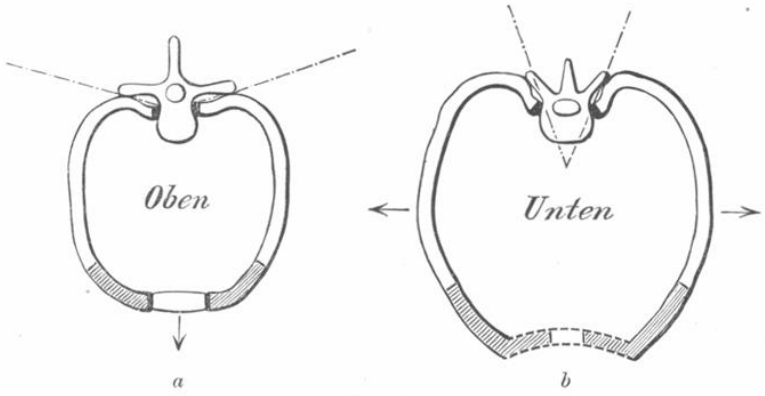

Fig. 18.

rand (Fig. 19*a*). Bei der Contraction der Fasern gehen diese aus dem gekrümmten in den geradlinigen Zustand über; aus der Kuppelgestalt des Zwerchfelles wird diejenige eines abgestumpften Kegels, dessen obere Fläche, das Centrum tendineum, wegen seiner Fixation an der Wirbelsäule nur wenig herabsteigen kann. Aus dem oben beschriebenen capillaren Spaltraum wird dabei ein keilringförmiger wirklicher Hohlraum, in welchen sofort in Folge des „negativen Druckes“ die Lunge herabrückt (Fig. 19*b*), indem sie sich in ihrer ganzen Ausdehnung erweitert (d. h. alle Alveolen in gleichmässiger Weise). Beim Nachlassen der Zwerchfellcontraction rückt der Lungenrand wieder herauf, indem die ganze Lunge durch ihre Elasticität sich verkleinert: active Inspiration und passive Exspiration bei ruhiger „Zwerchfellathmung“.

Es hat zunächst den Anschein, als ob durch die Contraction des Zwerchfelles die untere Thoraxapertur verengert werden müsste: dies ist indessen nicht der Fall, weil durch jene der Bauchinhalt

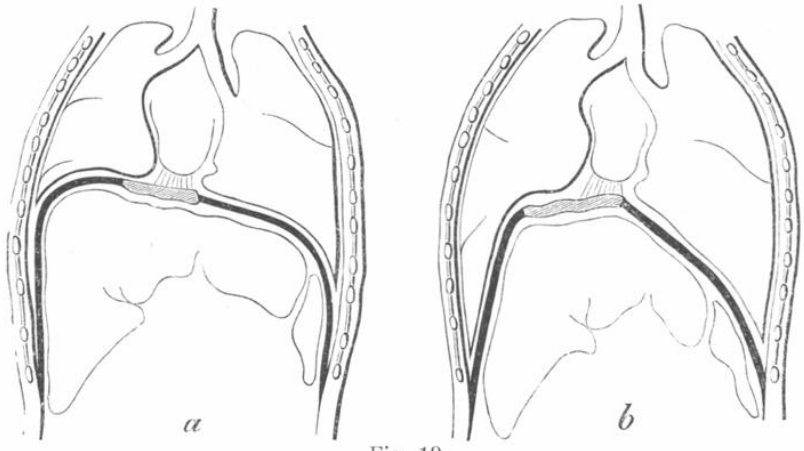

Fig. 19.

comprimirt wird, und in diesem, als wesentlich flüssiger Beschaffenheit, der Druck sich nach allen Seiten gleichmässig fortpflanzt, so dass er Kugelgestalt anzunehmen strebt; diese bedingt gerade eine Erweiterung der unteren Thoraxapertur, welche in der That bei reiner Zwerchfellathmung zugleich mit Emporwölbung der Bauchwand zu beobachten ist: „costoabdominaler" Athemtypus des männlichen Geschlechtes (s. u.).

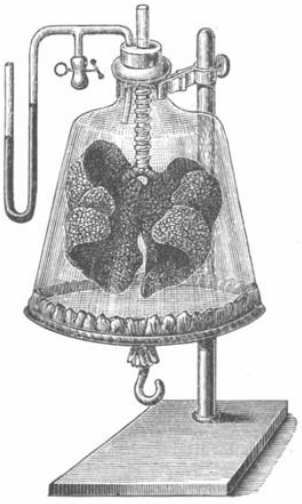

Fig. 20.

Der Mechanismus der Zwerchfellathmung zugleich mit dem negativen Drucke im Thorax lässt sich an einem Modell (Fig. 20) demonstriren, bestehend aus einer unten abgeschlossenen Glasglocke, durch deren Stopfen eine Röhre in's Freie geht, deren unteres Ende mit einer frisch präparirten Thierlunge verbunden ist. Ein zweites Rohr gestattet durch Saugen in dem Zwischenraume zwischen Glockenwand und Lunge, einen luftverdünnten Raum herzustellen, welcher der Pleuraspalte entspricht. Der negative Druck kann auch durch ein seitlich mit dem Saugrohr verbundenes Manometer gemessen werden. Die Lunge bläht sich dabei auf. Die untere Glockenöffnung ist mit einer Gummimembran überspannt, welche bei der Herstellung des luftverdünnten Raumes sich emporwölbt, wie das Zwerchfell; aussen ist an ihr ein Griff angebracht, und wird sie

mit demselben herabgezogen (entsprechend der Zwerchfellcontraction), so erweitert das Lungenpräparat sich stärker; beim Nachlassen verkleinert es sich wieder.

Die Erweiterung des knöchernen Thorax erfolgt wesentlich durch Rippenhebung; betheiligt sind dabei die Mm. levatores costarum breves et longi, der Multifidus spinae, iliocostalis cervicis, serratus posticus superior und vor Allem die Mm. scaleni. Inspiratorische Hilfsmuskeln, welche bei Dyspnoe in Thätigkeit treten, sind die Mm. sternocleidomastoidei bei fixirtem Kopfe, die Pectorales minores bei fixirtem Schulterblatt, in äussersten Fällen auch noch die Pectorales maiores bei fixirten (aufgestützten) Armen.

Das Thoraxvolumen kann auch durch Compression in Folge Muskelwirkung besonders verkleinert werden („active Exspiration"); hierbei wirken die Mm. serrati post. inff., iliocostalis lumborum, vor Allem aber die Bauchmuskeln, indem sich der Druck durch den Bauchinhalt auf's Zwerchfell fortpflanzt und dieses stärker emporwölbt (Schreien, Husten). Gleichzeitige Contraction von Zwerchfell und Bauchmusculatur dient dazu, einen Druck auf den Bauchinhalt auszuüben: „Bauchpresse" bei Defäcation, Geburtsact u. s. w.

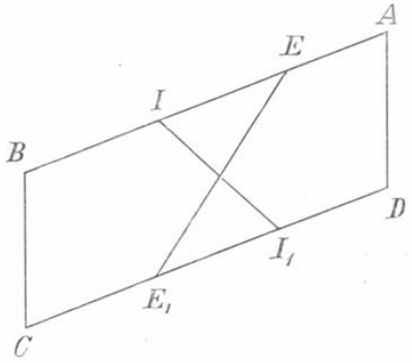

Fig. 21.

Besonders zu besprechen ist die Wirkungsweise der Intercostalmuskeln. Nach der gewöhnlich angeführten Darstellung von Hamberger[1]) wirken die von hinten oben nach vorn unten laufenden Intercostales externi inspiratorisch, die von hinten unten nach vorn oben laufenden Intercostales interni exspiratorisch.

Bezeichnen nämlich in dem nebenstehenden Schema (Fig, 21) AB und CD ein Rippenpaar, BC das betreffende Stück Sternum, AD das betreffende Stück Wirbelsäule, so zerlegt sich sowohl beim Intercostalis externus EE_1 als auch beim Intercostalis internus II_1 die Contractionswirkung in zwei gleiche Componenten, eine hebende und eine senkende: von diesen überwiegt bei EE_1 die hebende (also Inspiration!), weil der Hebelarm DE_1 grösser als AE, bei II_1, dagegen überwiegt die senkende Componente, weil der Hebelarm AI grösser als DI_1 (also Exspiration!). Durch die Externuswirkung nähert sich das bewegliche Parallelogramm dem Rechtecke, durch die Internuswirkung wird es spitzer, wie man sofort erkennt; auch lässt sich der Vorgang durch Modelle reproduciren. Complicirt wird diese Vorstellung durch den gebogenen Verlanf der Rippen. Die

[1]) De respirationis mechanismo Dissertatio, 1727.

Fortsetzungen der Intercostales interni zwischen den Rippenknorpeln, die Intercartilaginei, wirken wahrscheinlich durch Streckung der Knorpel und Vorstossen des Brustbeines inspiratorisch.

Nach Henle[1]) und Anderen hätten die Intercostalmuskeln gar keine respiratorische Function, sondern dienten lediglich zur Versteifung der Intercostalräume gegen den äusseren Luftdruck.

Die Rippenathmung spielt neben der Zwerchfellathmung auch bei ruhigem Athmen eine wichtige Rolle beim weiblichen Geschlechte, zumal bei der häufigen Behinderung der letzteren durch Druck auf untere Thoraxapertur und Bauchinhalt (Schnürleib, Schwangerschaft). Man redet hier vom „costalen Athemtypus" gegenüber dem „costoabdominalen" (s. o.) des männlichen Geschlechtes.

Die Formveränderungen des Thorax bei der Athmung können durch geeignete Instrumente gemessen (Sthetometer, Thorakometer; Vierordt, Riegel u. A.) und auch graphisch registrirt werden: pneumographische Vorrichtungen von Marey[2]), Knoll[3]) u. A., Phrenograph von Rosenthal u. A. zur Registrirung der Zwerchfellbewegungen. Alle diese Vorrichtungen zeigen mehr weniger nur die Thätigkeit einzelner Muskeln oder Muskelgruppen, resp. die Dimensionsänderungen des Thorax in bestimmten Richtungen an. Der Gesammteffect dieser besteht aber in der Volumänderung der Lungen bei der Athmung.

Die Messung der Lungenvolumänderungen, sowie des Gesammtvolumens der Lungen in den respectiven Athemphasen ist die Aufgabe der **Spirometrie** [Hutchinson[4]), Vierordt[5]), Wintrich u. A.]. Das Spirometer ist ein Gasometer analog demjenigen der Gasanstalten, nur in kleinem Maassstabe.

Es besteht aus dem Wassergefäss oder besser der circulären Wasserrinne *WW* (Fig. 22), in welche der Rand der durch Rolle und Gegengewicht *b* äquilibrirten Glocke *G* taucht. Der Innenraum wird durch Schlauch und Mundstück oder Gesichtsmaske mit den Athemwegen verbunden. Ein Zeiger *Z* an der Glocke gibt an einer Scala *S* die durch empirische Aichung bestimmten, den Hebungswerthen entsprechenden Volumänderungen an.

Athmet man zunächst so tief als möglich ein und alsdann so stark wie möglich in das Spirometer aus, so erhält man den Unterschied des Lungenluftgehaltes zwischen äusserster Inspirations- und äusserster Exspirationsstellung, welchen man die **„vitale Capacität"** nennt.

[1]) Handb. d. Anatomie, II. Aufl., Muskellehre, S. 106, Braunschweig 1871.
[2]) Le mouvement dans les fonctions de la vie, Paris 1868, p. 163.
[3]) Prager med. Wochenschrift, 1879.
[4]) Med.-chir. Transactions, XXIX, 137; 1846.
[5]) Physiologie des Athmens, Heidelberg.

Sie ist verschieden bei verschiedenen Individuen, je nach Alter, Geschlecht (beim Weibe durchschnittlich kleiner als beim Manne), Körpergrösse und Bau des Thorax. Als Mittel werden gewöhnlich 3700 ccm angegeben.

Bei Lungenerkrankungen kann sich die vitale Capacität vermindern, besonders bei vorgeschrittener Schwindsucht. Für die frühzeitige Diagnose ist indessen die Spirometrie ohne Werth. Bei Thieren ist an Bestimmung der vitalen Capacität natürlich nicht zu denken, weil dazu auf Befehl erfolgende willkürliche Modification der Athembewegungen erforderlich ist.

Macht man Athemzüge von dem gewöhnlichen Umfange wie bei normaler ruhiger Athmung in das Spirometer, so ergibt

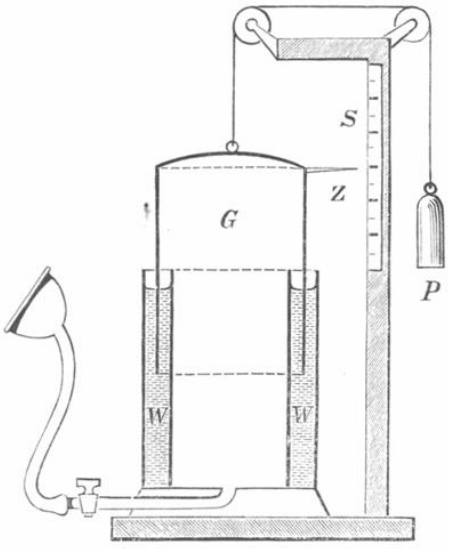

Fig. 22.

sich die Grösse jedes derselben im Mittel zu 500 ccm; man nennt diesen Werth **„Respirationsluft".** Athmet man erst diesen Betrag aus und dann in das Spirometer noch weiter bis zur äussersten Exspirationsstellung, so erhält man die **„Reserve-"** oder **„Hilfsluft"** (den Betrag, welchen man nach gewöhnlichem Ausathmen noch in der Lunge zur Verfügung hat). Athmet man umgekehrt erst in normaler Weise ein und dann aus dem Spirometer noch weiter bis zur tiefsten Inspirationsstellung, so senkt sich die Glocke um das Maass der **„Ergänzungs-"** oder **„Complementärluft"** (Luft, welche man noch über das gewöhnliche Maass hinaus in der Lunge unterbringen kann).

Complementärluft + Respirationsluft + Reserveluft müssen gleich der vitalen Capacität sein; daraus ergibt sich für Complementär- + Reserveluft 3700 — 500 = 3200 ccm, für jede von diesen beiden, da man sie ungefähr gleich findet, etwa 1600 ccm.

Wird an der Glocke des Spirometers eine Schreibvorrichtung angebracht, so kann dasselbe auch zur Registrirung des zeitlichen Verlaufes der Lungenvolumschwankungen dienen [Panum[1]]. Ein vervollkommneter derartiger Apparat ist der Athemvolumschreiber von Gad[2]) (Fig. 23), bei

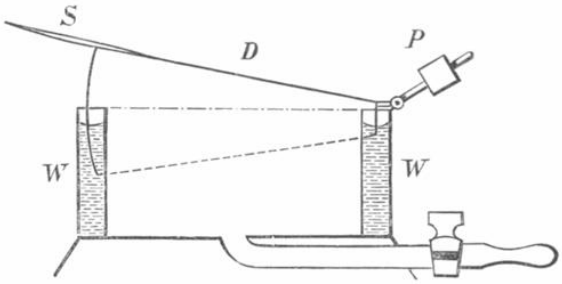

Fig. 23.

welchem die Glocke durch den leichten, um die Achse *A* sich drehenden, durch ein Gegengewicht *P* äquilibrirten, mit der Schreibfeder *S* versehenen, mit den Rändern in die Wasserrinne *W W* tauchenden Deckel *D* ersetzt ist. Die von demselben gelieferte Athemcurve zeigt Fig. 24; die absteigenden Zacken entsprechen dem Verlaufe der Inspiration, die aufsteigenden demjenigen der Exspiration; die Grösse der verticalen Excursionen gibt das Athemvolum an. Für länger dauernde Versuche muss zwischen solch' einem Registrirapparat und die Athemwege der Versuchsobjecte ein grösserer Luftbehälter („Vorlage") eingeschaltet

Fig. 24.

werden; statt dessen kann auch das ganze Thier oder der Mensch, so dass er durch ein in's Freie führendes Rohr athmet, in eine Kammer eingeschlossen werden, die mit diesem oder einem analogen Apparate communicirt, welcher dann die Vergrösserung und Verkleinerung des Gesammtkörpers bei den Athemphasen aufschreibt [Marey[3]), Hering[4]), Gad[5])].

[1]) Cit. in Vierordt's Physiologie des Athmens, S. 225.
[2]) A. (A.) P., 1879, S. 181.
[3]) Le Mouvement dans les fonctions de la vie, pag. 165.
[4]) Siehe Knoll, Ac. W., LXVIII, 245.
[5]) Tagebl. Naturforscherversammlung, Salzburg 1881.

Wie schon früher erwähnt wurde, wird die Lunge auch beim Zusammensinken durch Pneumothorax nicht luftleer, viel weniger bei äusserster Exspirationsstellung. Die Luftmenge, welche in dieser Stellung noch in der Lunge bleibt, heisst die **„Residualluft"**; ihr Werth kann nur indirect bestimmt werden und dürfte sich auf ca 1500 ccm belaufen.

Von den Residualluft-Bestimmungsmethoden sei erwähnt: 1. diejenige nach Davy und Gréhant[1]). Man athmet mehrmals in und aus einem Behälter von bekannter Grösse, welcher mit reinem Wasserstoff gefüllt ist. Wenn (nach einigen Athemzügen bereits) vollständige Mischung von Lungenluft und Wasserstoff eingetreten ist, so sperrt man den Behälter ab und bestimmt (eudiometrisch) den Wasserstoffgehalt seines Inhaltes; derselbe, in Procenten ausgedrückt, muss sich zu 100 verhalten, wie das Volumen v des Behälters zu Lungenluft V + Behältervolum:

$\frac{v}{v+V} = \frac{p}{100}$, hieraus $V = \frac{100\,v}{p} - v$. Zieht man von dem so gefundenen Lungenluftwerthe die spirometrisch bestimmte Vitalcapacität C ab, so erhält man die Residualluft.

Die Drucke statt der Volumina benützen die Methoden von Waldenburg-Neupauer[2]) und Gad[3]). Hier wird (s. oben) die Versuchsperson in einen geschlossenen Behälter gebracht, welcher mit einem Spirometer oder Athemvolumschreiber communicirt; sie athmet vermittelst eines die Wand des Behälters durchsetzenden Rohres aus einem Manometer; dieses gibt die Veränderung des Druckes bei der Einathmung (s. u.), der Athemvolumschreiber die Vergrösserung des Körper- resp. Lungenvolums bei derselben an. Da nun nach dem Boyle'schen Gesetze Volumen und Druck der Gase umgekehrt proportional sind, so folgt, wenn b der Barometerdruck und d die am Manometer abgelesene Druckverminderung, ferner V das Gesammtlungenvolum vor der Einathmung und v seine Zunahme bei dieser ist:

$$\frac{V}{V+v} = \frac{b-d}{b};$$ setzt man für $b-d$ das Zeichen b^1:

$$b\,V = b^1\,V + b^1\,v$$

$$V = \frac{b^1\,v}{b-b^1}$$

Aus V und C ergibt sich die Residualluft wie oben.

Hermann theilt die Residualluft noch ein in diejenige Portion, welche beim Eröffnen des Thorax entweicht: Collapsluft, und diejenige, welche noch darinbleibt und nur durch künstliches Atelektatisch-machen (s. o. S. 103) entfernt werden kann: Minimalluft. Das mittlere Gesammtvolumen der Lungenluft ist ungefähr = Residualluft + Reserveluft + etwa halber Respirationsluft (letzteres nicht genau), also 1500 + 1600 + 250 = 3350 ccm. Hiervon werden bei jedem Athemzug 500 erneuert, also etwa $^1/_7$. Die „Ventilationsgrösse" ist also nicht bedeutend; indessen entspricht die normale

[1]) Journal de l'anat. et de la physiol., 1864, p. 523.

[2]) Dtsch. Arch. f. klin. Med., XXIII, 481. Zeitschr. f. klin. Med., I, 27.

[3]) a. a. O.

Tiefe der Athemzüge offenbar den anatomischen Verhältnissen: Bei der relativen Enge der Athemwege steigen nämlich die Druckschwankungen mit zunehmender Tiefe der Athmung bedeutend an (s. u.), was auf die Dauer für das Lungengewebe verderblich sein muss: Entstehung von „Emphysem" (Vergrösserung der Alveolen durch Elasticitätsverlust, auch Schwund der Zwischenwände) z. B. bei Asthmatikern; auch ist die Lunge für relativ mässigen Druck nicht „luftdicht" [Ewald und Kobert[1])].

Die **Druckschwankungen in den Lungen** können durch Verbindung der Athemwege mit manometrischen Vorrichtungen gemessen werden (Pneumatometrie); entweder verbindet man diese mit einem Seitenrohr, während aus der freien Luft geathmet wird; man erhält so den Seitendruck; oder aber man verbindet die Luftwege „endständig" mit dem Manometer.

Benützt man als solches die Marey'sche Schreibkapsel, so erhält man pulmonale Druckcurven, deren Aussehen demjenigen der Volumencurven ähnlich ist. Natürlich muss für längere Versuche auch hier ein Luftbehälter (Hering'sche oder Bert'sche Flasche) zwischengeschaltet werden.

Die Schwankungen des Seitendruckes bei der normalen Athmung betragen höchstens einige Millimeter (Donders[2]) oder gar Bruchtheile von Millimetern *Hg* [Ewald[3])]. Beim Athmen in und aus einem abgeschlossenen Raume lassen sich, besonders bei angestrengter In- resp. Exspiration hohe Druckwerthe erreichen, und zwar höhere bei starker Exspiration [„Blasen", bis zu 256 mm *Hg* nach Valentin[4])], als bei Inspiration („Saugen", bis 144 mm *Hg* nach Valentin). Durch ventilartige Wirkung der Zunge (Lutschen, Mundsaugen) lässt sich allerdings bei Wiederholung der Druck bedeutend stärker herabsetzen, als die Steigerung bei angestrengtestem Blasen beträgt.

Die **Frequenz der Athemzüge** ist verschieden je nach der Art der Thiere und den äusseren Umständen (Verminderung im Schlafe); beim Menschen kann als normale Durchschnittsfrequenz 15—20 Athemzüge per Minute angegeben werden.

Der normale Rhythmus der Athmung ist der Art, dass die Inspiration von kürzerer Dauer ist, als die Exspiration. Auf der Höhe der ersteren findet normalerweise kein Verharren der Inspirationsmuskeln im Contractionszustande statt, sondern es folgt unmittelbar die passive Exspiration durch Nachlassen der Contraction und Wirkung der Elasticität des Thorax und der Lungen; sie erfolgt

[1]) A. g. P., XXXI, 160.
[2]) Zeitschr. f. rat. Med., N. F. III., S. 291 ff.
[3]) A. g. P., XIX, 461.
[4]) Lehrb. d. Physiol., II. Aufl., S. 529; 1847.

erst schnell, dann langsamer und immer langsamer bis zu einem anscheinenden Stillstande, der sogenannten Athempause; diese ist aber keine eigentliche Pause, da das Volumen der Lungen noch in langsamer Verkleinerung begriffen ist: „relative exspiratorische Pause“ [Gad[1])].

Als Athemtiefe bezeichnet man die Grösse der Excursion des Zwerchfelles und der Thoraxwände bei den einzelnen Athemzügen; ihr proportional ist das Athemvolum. Die in der Zeiteinheit geathmete Luftmenge (messbar durch ein Spirometer mit vorgelegtem Ventil zur Trennung von In- und Exspirationsluft) heisst Athemgrösse. Sie hängt natürlich von Tiefe und Frequenz der Athemzüge ab; dieselbe Athemgrösse kann bei sehr verschiedenem Athemrhythmus und verschiedenen Mittelstellungen des Thorax erreicht werden. Lässt man von einem Kaninchen die Athemvolumcurve aufschreiben und sistirt die Athembewegungen plötzlich durch Nackenstich (s. unten), so zeigt sich, dass die die Cadaverstellung des Thorax bezeichnende Abscissenachse oberhalb der exspiratorischen Zacken verläuft: es herrscht also im Leben „ein beständiger Tetanus der Inspiratoren, auf welchen sich ein rhythmischer aufsetzt“ [Gad[2])]. Die Fläche zwischen jener geraden Linie und der Volumcurve gibt ein Maass der Athemanstrengung ab; das Verhältniss der Athemgrösse wiederum zur Athemanstrengung ist als Nutzeffect zu bezeichnen. Die Mittelstellung des Thorax entfernt sich von der Norm im Sinne stärkeren inspiratorischen Tonus' bei Dyspnoe und Vagusdurchschneidung; der Nutzeffect verschlechtert sich dabei.

An den Athembewegungen betheiligen sich auch die beweglichen Theile der Athemwege: der Kehlkopf als Ganzes steigt herab bei jeder tiefen Inspiration (Verkürzung der Luftröhre!) und herauf bei der Exspiration. Wichtiger sind die Athembewegungen im Innern des Kehlkopfes: Erweiterung der Stimmritze durch Contraction der Mm. crico-arytaenoidei postici bei jeder Inspiration. Durchschneidung der Nn. laryngei inferiores, welche die Mehrzahl der motorischen Kehlkopffasern enthalten, macht die Stimmritze sowohl zum Schlusse als zur inspiratorischen Erweiterung unfähig (Cadaverstellung). Bei jungen Thieren werden bei Inspirationsversuchen hierbei die noch weichen Stimmbänder durch den Luftdruck von oben gegen einander gedrückt, weshalb solche nach Durchschneidung beider Laryngei inff. oder Vagi rasch an Erstickung zu Grunde gehen.

Beim Kaninchen kann man Erweiterung der Nasenlöcher (durch Hebung der Nasenflügel) bei jeder Inspiration und Verengerung (durch Senkung der Nasenflügel) bei jeder Exspiration beobachten. Die erstere geht der thoracalen Inspiration voraus, die zweite erfolgt gleichzeitig mit der Exspiration.

Das Cavum pharyngo-nasale bildet mit dem Kehlkopfe und der Trachea die Athemwege, welche sich oberhalb des Kehlkopfes mit den Speisewegen — Mundhöhle, Oesophagus — kreuzen. Die natürliche Athmung beim gesunden Individuum erfolgt durch die Nase, nicht durch den Mund. Viele Thiere sind überhaupt unfähig, durch den Mund zu athmen; bei Absperrung der Nasenlöcher gehen sie zu Grunde. Kaninchen können auch durch eine Trachealcanüle nicht auf die Dauer athmen, sondern gehen zu Grunde [Billroth[3])].

[1]) A. (A.) P., 1880, S. 4.

[2]) a. a. O., S. 8, Anm.

[3]) Diss., Berlin 1852.

Besondere Athemformen sind: Husten = active Exspirationsanstrengung bei zunächst fest geschlossener Stimmritze; diese wird dann plötzlich geöffnet, wobei die Luft mit Geräusch und einer gewissen Gewalt entweicht, so dass Fremdkörper (Schleim u. s. w.) mitgerissen und herausbefördert werden. Das Husten erfolgt meist reflectorisch durch Reizung der Kehlkopfschleimhaut (z. B. durch irrespirable Gase).

Niesen ist ein ganz entsprechender Vorgang bei Abschluss der Athemwege gegen die Mundhöhle und vorläufigem Schluss der Choanen; mit Oeffnung dieser streicht der Luftstrom durch die Nase und fegt sie aus; auch das Niesen erfolgt reflectorisch auf Reizung der Athemschleimhaut.

Husten soll durch Gehörgangs-, Niesen durch Conjunctivareizung ausnahmsweise hervorgerufen werden können.

Das Gähnen ist eine tiefe Inspiration bei gespannten Stimmbändern, daher mit Schallphänomen, welche reflectorisch von inneren Organen aus, sowie durch psychische Effecte (Langeweile) zu Stande kommt.

Das Seufzen besteht in einer tiefen Inspiration mit darauf folgender geräuschvoller Exspiration bei verengter Stimmritze.

Das Schluchzen besteht aus stossweise unterbrochenen Inspirationen und das Lachen aus stossweise unterbrochenen Exspirationen.

Als geordneter Bewegungscomplex müssen die Athembewegungen durch die Thätigkeit eines **coordinirenden Nervencentrums** zu Stande kommen: „Athemcentrum". Die Nerven der thorakalen Athemmuskeln kommen natürlich aus Vorderhornganglienzellen des Rückenmarkes: „Athemmuskelcentren" (Gad).

Der dritte bis fünfte Cervicalnerv liefert die Fasern zum motorischen Nerven des Zwerchfelles, dem N. phrenicus. Trennt man das Rückenmark zwischen dem Ursprunge der Cervical- und Thorakalnerven durch, so steht die Rippenathmung still, die Zwerchfellathmung bleibt bestehen. Trennt man das ganze Rückenmark vom verlängerten Mark ab, so sistirt Brust- und Zwerchfellathmung, aber die Athembewegungen von Mund und Nase (besonders beim Thier) gehen weiter, weil durch den Facialis als Hirnnerven vermittelt. Trennt man schliesslich das verlängerte Mark vom Gehirn, so hört auch jene „Kopfathmung" auf.

Das Athemcentrum liegt also **im verlängerten Mark** [Legallois[1]) 1812].

[1]) Expériences sur les principes de la vie, Paris 1812.

Flourens[1]) glaubte, das Athemcentrum auf eine ganz kleine, eng umschriebene Stelle an der Spitze des Calamus scriptorius localisiren zu können, weil Ausstanzung derselben mit einem Locheisen (oder Stich in dieselbe) sofortigen Tod durch Aufhören der Athmung herbeiführte: „Noeud vital", Lebensknoten. Es zeigt sich aber, dass hierbei Hemmungswirkungen („Choc") im Spiele sind. Auch spätere Versuche, das Athemcentrum zu localisiren, waren nicht glücklich, zumal da man sich zu sehr an die Oberfläche hielt [Alae cinereae, corpp. restiformia, Gierke[2])] oder Bahnen statt gangliöser Substanz traf [Mislawsky, Holm[3])]. Man kann grosse Substanzmengen vom verlängerten Marke vorsichtig entfernen, ohne dass die Athmung aufhört [Gad und Marinescu[4])]. Dies geschieht erst dann, wenn man sehr tief vordringt; wahrscheinlich bildet die Formatio reticularis mit ihrem grossen Reichthum an Ganglienzellen und sich kreuzenden Bahnen das wirkliche doppelseitige übergeordnete Centralorgan für die Athembewegungen. Auf den Grad der vielfach behaupteten Selbstständigkeit der spinalen Centren in Bezug auf das Zustandekommen rhythmischer Athembewegungen [Brown-Séquard, Wertheimer, Langendorff[5])] kann hier nicht näher eingegangen werden.

Unter geeigneten Bedingungen dauert die rhythmische Athemthätigkeit auch an, wenn das Athemcentrum von allen centripetalen Bahnen abgeschnitten. Es muss also ein Reiz an Ort und Stelle einwirken: automatische oder autochthone Erregung des Athemcentrums. Diesen Reiz bildet die „Venosität" des Blutes.

Diese veranlasst das Centrum zur Auslösung von Einathmungsbewegungen durch Vermittlung centrifugaler Bahnen, wodurch „Arterialisation" des Blutes bewirkt wird. Man kann sich vorstellen, dass damit der Reiz für das Centrum nachlässt und die Inspirationsbewegung so lange unterbrochen wird, bis das Blut wieder stärker venös geworden ist; auf diese Weise lässt sich die Möglichkeit rhythmischer Athembewegungen auch ohne complicirte Eigenschaften des Centralorganes erklären.

Die Frage, ob Sauerstoffmangel oder Kohlensäureüberladung des Blutes das Athemcentrum erregt, wird jetzt gewöhnlich dahin beantwortet, dass beide Factoren mitwirken.

Bei der normalen Athmung werden vom Athemcentrum nur Inspirationsbewegungen ausgelöst; die Exspiration ist passiv; für diejenigen Ausnahmsfälle, in welchen längerdauernd active Exspirationen beobachtet werden, dürfte die Annahme eines besonderen, mit dem Inspirationscentrum functionell verknüpften Centrums für active Exspiration zur Erklärung nothwendig sein.

Dass Venosität des Blutes inspirationsanregend wirkt, zeigen die Erscheinungen bei Vorhandensein von Athemhindernissen

---

[1]) Expériences sur le système nerveux etc., Paris 1824.

[2]) A. (A.) P., 1873, S. 583.

[3]) C. m. W., 1885, S. 465. A. p. A., CXXXI, 78.

[4]) A. (A.) P., 1893, S. 175.

[5]) A. (A.) P., 1880, S. 518.

oder in sauerstoffarmer, resp. kohlensäurereicher Luft: die Athemzüge werden tiefer, die Mittellage des Thorax verschiebt sich in inspiratorischem Sinne, die Athemanstrengung wächst; man redet von **„Dyspnoe"** (beschwerlicher Athmung).

Die Athemfrequenz kann bei der Dyspnoe zunehmen, braucht es aber nicht; bei Athemhindernissen (Kehlkopfstenose) nimmt sie sogar ab. Steigerung der Athemtiefe bei wesentlich unveränderter Frequenz ist offenbar das zweckmässigste Mittel zur besseren Lüftung der Lunge und genügenden Sauerstoffzufuhr zu den Geweben durch das Blut: „Lufthunger". Ganz verschieden hiervon ist eine Erscheinung, welche bei Erhöhung der Aussentemperatur auftritt und nicht ganz richtig als Wärmedyspnoe bezeichnet wird: starke Beschleunigung und Verflachung der Athmung, also vermehrte Frequenz bei verminderter Tiefe: hier handelt es sich um Vergrösserung der Wärmeabgabe durch möglichst häufigen Luftwechsel, ein Mittel der physikalischen Wärmeregulirung (s. später), welches besonders oft beim Hunde (Liegen in der Sonne) zu beobachten ist, wo die Wärmeabgabe durch Verdunstung wegen mangelhafter Ausbildung der Schweissdrüsen fehlt. Die in Rede stehende „Wärme-Tachypnoe" wird direct durch den Einfluss des überwärmten Blutes auf das Athemcentrum erzeugt, wie man durch Einlegen der Carotiden in sogenannte Heizröhren zeigen kann [Fick und Goldstein[1]), Gad und Mertschinsky[2])].

Gegenüber der „Dyspnoe" bezeichnet man die normale ruhige Athmung als „Eupnoe" (Rosenthal).

Versieht man durch anhaltende ausgiebige künstliche Athmung (s. u.) das Blut mit einem Ueberschuss von Sauerstoff, so bleiben nach Unterbrechung der künstlichen Athmung eine Zeit lang alle Athembewegungen aus, weil der normale Reiz für das Inspirationscentrum fehlt. Man bezeichnet diesen Zustand als „Apnoe" (Rosenthal).

Ein besonders wichtiger Fall derselben ist die fötale Apnoe: der Fötus empfängt den für seinen Chemismus nöthigen Sauerstoff und gibt seine Kohlensäure ab auf dem Wege des Gasaustausches zwischen fötalem und mütterlichem Blut in der Placenta. So lange dieser andauert, kommt es zu keinen Athembewegungen, auch wenn der Atheminnervations- und -Bewegungsapparat bereits vollkommen ausgebildet und functionsfähig ist. Mit Aufhören des Gasaustausches in der Geburt durch die Loslösung der Placenta in Folge der Uteruscontraction erfolgen durch den Reiz des venös werdenden Blutes die ersten Athembewegungen [Schwartz[3])].

Der Gaswechsel beim Fötus ist übrigens (vgl. schon S. 101) weit weniger intensiv als derjenige im extrauterinen Leben, die Blut-Gasgehaltdifferenz zwischen beiden Blutarten geringer. Da also das Blut im Mittel so venös ist, dass es im

[1]) A. g. P., V, 38; Verh. math.-phys. Ges., Würzburg, II, 156.

[2]) Verh. math.-phys. Ges., Würzburg, N. F., XVI, S. 115.

[3]) Arch. f. Gynäkologie, I, 361.

extrauterinen Leben bereits das Inspirationscentrum anregen würde, so muss eine herabgesetzte Erregbarkeit desselben vorliegen. Diese tritt übrigens bei jeder Apnoe ein: die Athmung beginnt erst dann wieder, wenn das venöse Blut bereits viel dunkler ist, als normal.

Auch andauernde venöse Blutbeschaffenheit (resp. Dyspnoe) führt schliesslich zur Erregbarkeitsherabsetzung für das Athemcentrum, welche nur eine Anfangserscheinung der Lähmung — Erstickung — ist, aber unter Umständen längere Zeit andauern und wieder rückgängig gemacht werden kann (Erstickungsnarkosen).

Die Athembewegungen können willkürlich modificirt — beschleunigt, verlangsamt, vertieft, abgeflacht, auch einige Zeit ganz angehalten werden; das Athemcentrum steht also in Verbindung mit der Hirnrinde. [„Corticale Athemcentren" für bestimmte Athemformen: Spencer[1])].

Reflectorisch, durch Vermittlung sensibler Nerven, welche mittelbar oder unmittelbar zum Athemcentrum führen, können, wie schon mehrfach erwähnt, die Athembewegungen mannigfach verändert werden. Besonders gilt dies für die Athemreflexe durch Vermittlung des N. trigeminus, z. B. auf Einwirkung der Dämpfe von Chloroform, Aether, Ammoniak u. s. w., auf die Nasenschleimhaut [Knoll[2]), Gad und Zagari[3]), Rosenberg[4])]. Hierher gehören auch die oben erwähnten Athemformen des Niesens, Hustens u. s. w.

Eine ganz eigenartige Bedeutung, und zwar für die Regulirung der normalen Athmung haben centripetale Fasern des N. vagus.

Die Reizung der centralen Vagusstrümpfe vermag je nach der Art und dem Zustand des Versuchsthieres, sowie je nach der Art des Reizes Beschleunigung der Athmung bis zum Stillstand in Inspirationsstellung (Tetanus der Inspirationsmuskeln) oder Verlangsamung bis zum Stillstand in Exspirationsstellung (Hemmung der Athmung) zu erzeugen. Ueber die Bedingungen der Erfolgsform ist viel gestritten worden, doch ist die Art des Reizes offenbar das Wesentliche. Kurzdauernde, Reizwellen erzeugende Einwirkungen erzeugen Inspirationsstillstand oder Athembeschleunigung, besonders bei häufiger Wiederholung (Summation in den Centren); Dauereinwirkungen (Zerrung, Quetschung des Nerven, aufsteigender constanter elektrischer Strom) wirken hemmend [Boruttau[5])].

Die Betheiligung des Vagus an der Regulirung der normalen Athmung erhellt aus Versuchen, in welchen Thieren mit erhaltenen Vagis rhythmisch gewaltsam Luft eingeblasen wird („künstliche Athmung"; wichtiges Laboratoriumshilfsmittel in Versuchen mit Eröffnung des Thorax, Curarisirung etc.). Hier erfolgt

[1]) Philos. Transact., CLXXXV, B., 609.
[2]) Ac. W., LXXXVIII, 479; XCII, 309.
[3]) A. (A.) P., 1890, 588; 1891, 37.
[4]) B. klin. W., 1895, S. 14.
[5]) A. g. P., LXI, 39, LXV, 26.

unmittelbar auf jede Einblasung eine „passive“ Exspiration, auf jedes Nachlassen eine Inspirationsbewegung von Seiten des Thieres, welches so seinen Athemrhythmus mit demjenigen der künstlichen Einblasung zur Uebereinstimmung bringt. Da dieser Vorgang nicht mehr statt hat, wenn die Vagi durchschnitten sind, so ist er nur so zu erklären:

Jede inspiratorische Lungendehnung wirkt durch Vermittlung der Vagi hemmend, jedes exspiratorische Zusammensinken der Lunge anregend auf das Inspirationscentrum; „Selbststeuerung der Athmung“, Hering und Breuer 1868[1]).

Dass die Vagi normal Inspiration vermitteln, ist von Gad in Abrede gestellt vor Allem auf Grund der Erscheinungen, welche man beobachtet, wenn man beide Vagi, ohne sie zu reizen, am besten durch Abkühlung (s. später) ausschaltet [Gad[2]), Head[3]), Lindhagen[4]), Lewandowsky[5])]: Es sind oft nur die inspiratorischen Phasen sofort verlängert, dabei die Mittelstellung des Thorax inspiratorisch verschoben, die Athemanstrengung vermehrt (Vagotomie-Dyspnoe), was Alles durch Fortfall von Hemmung zu erklären ist. Exspiratorische Pausen können auch sofort da sein, und weisen dann wohl auf Ausfall von Inspirationsanregung im oben besprochenen Sinne hin: oft erscheinen sie aber erst allmälig und immer ausgesprochener, weshalb man sie durch eine Ermüdung des nicht mehr durch Vermittlung der Vagi gehemmten Inspirationscentrums erklärt hat.

Andere Folgen der beiderseitigen Vagusdurchschneidung werden später besprochen werden.

Den Tod durch Störung des Gaswechsels bezeichnet man als **Erstickung.** Die Erscheinungen von Seiten des Athemapparates, unter welchen dieser Vorgang abläuft, lassen sich in rascher Folge beim Verblutungstod beobachten [Holovtschiner[6])]. Im Beginn der Blutung tritt dyspnoisch vertiefte Athmung ein, auf welche als Ausdruck verminderter Erregbarkeit des Centrums (s. o.) und Zeichen drohender Lebensgefahr Abflachung folgt; schliesslich werden die Athemzüge selten, können tief sein, sind aber durch Pausen getrennt, welche immer länger werden, bis die Athmung ganz aufhört [„terminaler Typus“; S. Mayer, Högyes[7])].

---

[1]) Ac. W., LVII, 672; LVIII, 909.
[2]) A. (A.) P., 1880, S. 1.
[3]) J. P., X, 1.
[4]) Skand. Arch. f. Physiol., IV, 296.
[5]) A. (A.) P., 1895, S. 195.
[6]) A. (A.) P., 1886, S. 451; Suppl.-Bd., S. 232.
[7]) Arch. f. exp. Path. u. Pharm., VI, 86.