

(Aus dem physiologischen Institut der Universität in Wien.)

Die kühlende Wirkung der Luftsäcke bei Vögeln.

Von

Mg. vet.-med. **Constantin Victorow** aus Kasan (Russland).

(Mit 2 Textfiguren und Tafel XII und XIII.)

Im Laufe der letzten Zeit sind eine Reihe wertvoller Abhandlungen über die Atmung der Vögel erschienen, die wichtige Aufschlüsse über deren Mechanismus erbracht haben. Eine sich daran knüpfende Frage scheint mir aber bisher nicht in genügender Weise diskutiert und über das Stadium] theoretischer Erörterungen kaum merklich gefördert worden zu sein. Ich meine die Frage nach der physiologischen oder biologischen Bedeutung der fast nur bei den Vögeln vorkommenden, jedenfalls in keiner anderen Tierklasse so ausgebildeten, Luftsäcke. Diese eigentümlichen Gebilde, die infolge ihrer Verbindung mit dem Atmungsapparat für die Atmung selbst von Bedeutung zu sein schienen, stehen durch zahlreiche Kommunikationen mit den Lungen in Verbindung und sind ihrer Hauptmasse nach in der Brust-Bauchhöhle untergebracht. Ausser der grossen Körperhöhle sind jedoch auch andere Teile des Vogelkörpers pneumatisiert — so die Achselhöhle, die interstitiellen Räume einiger Muskeln, verschiedene Knochen —, wie das Brustbein, der Gabelknochen, der Oberarm und der Oberschenkel, die Wirbel u. a.; diese Lufträume sind jedoch nur als Fortsätze und Anhänge der grossen Luftsäcke des Rumpfes anzusehen.

So bilden sämtliche Luftsäcke mit den Lungen einen gemeinsamen geschlossenen Luftraum, dessen einzelne Teile untereinander kommunizieren und nur durch die Trachea mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen.

Was die physiologische Bedeutung dieser Gebilde anbelangt, so sind von den Autoren die verschiedensten Ansichten geäussert

worden. So sahen einige Forscher den Zweck der Pneumatisation in der Verringerung des spezifischen Gewichtes des Vogelkörpers, während andere die Luftsäcke als eine Vorratskammer betrachten, welche beim Fliegen die Atembedürfnisse decken soll. Andere Forscher schienen in den Luftsäcken ein Analogon zu den Lungen zu sehen, in denen auch der Gasaustausch zwischen Blut und atmosphärischer Luft vor sich geht. Wieder andere schreiben den Luftsäcken die Aufgabe zu, mit möglichst wenig Masse eine bestimmte Form des Vogelkörpers zu erreichen.

Bei solcher Verschiedenheit der Anschauungen folgte ich gern einer Anregung von Herrn Professor S. Exner, diese rätselhaften Gebilde in der Richtung zu untersuchen, ob sie nicht etwa Kühleinrichtungen seien, welche bei den bisweilen ausserordentlichen Muskelleistungen dieser Tiere (Vogelzug) und den grossen in nächster Nähe von Herz und Eingeweiden gelagerten Muskelapparaten (Brustmuskeln) eine Überhitzung des Körpers hintanhaltend.

Auf eine eingehende Darlegung und Kritik der verschiedenen bereits kurz angeführten Auffassungen über die Bedeutung der Luftsäcke will ich erst am Ende dieser Abhandlung eingehen und zuerst über die eigenen diesbezüglichen Untersuchungen berichten, die ich an einer grossen Anzahl von Tauben (*Columba livia*), an zwei Krähen (*Corvus frugilegus* und *Corvus corona*) und einem Bussard (*Buteo vulgaris*) angestellt habe.

Anatomische Untersuchungen.

Um einen allgemeinen Überblick über die Zahl, Grösse und Umrisse der in der Brust-Bauchhöhle liegenden Luftsäcke zu erhalten, gibt die Sektion genügenden Aufschluss, besonders wenn man nach vorsichtiger Eröffnung der Brusthöhle die Luftsäcke von der Trachea aus aufbläht. Wenig erfährt man jedoch durch diese Methode über die vielfach sehr komplizierten Lagebeziehungen zueinander, über ihre Kommunikationen untereinander und über ihre Verbindungen mit den Lungen. Um alle diese Verhältnisse deutlich zur Anschauung zu bringen, ist es am zweckmässigsten, das ganze luftführende System mit Injektionsmasse zu füllen.

Da jedoch bei der Injektion von der Trachea aus die in den Luftsäcken befindliche Luft keinen Ausgang findet und infolgedessen eine vollständige Füllung der Luftsäcke nicht zu erzielen ist, so musste

eine Methode gefunden werden, die Luftsäcke in zweckentsprechender Weise zu entleeren.

Dazu habe ich nun einen Apparat konstruiert, der mir gestattete, die Luftsäcke ohne besondere Schwierigkeiten auszupumpen und gleich darauf mit Injektionsmasse ¹⁾ zu füllen.

Dieser Apparat (vgl. Fig. 1) bestand aus einer Glasglocke *a* mit angeschliffener Glasplatte, deren Öffnung oben mit einem doppelt durchbohrten Gummistöpsel *c* verschlossen war. Ein in die Glocke hineinführendes Röhrchen *d* wird an dem in die Glocke ragenden Ende mit der Trachealkanüle des frisch getöteten Tieres ver-

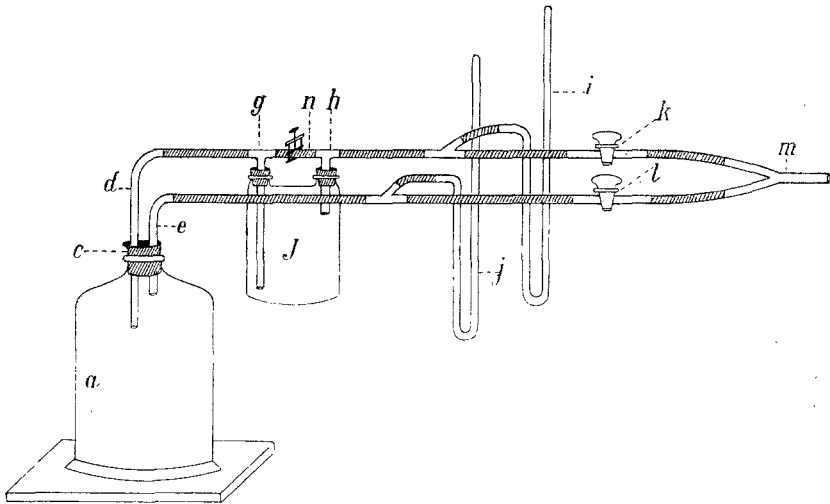


Fig. 1.

bunden und steht so mit den luftführenden Räumen desselben in Kommunikation. Das zweite Röhrchen *e* endet frei in der Glocke. Beide Röhrchen sind ausserhalb der Glocke mit einem gabelförmigen Rohr *m* verbunden, das zu einer Pflüger'schen Quecksilberpumpe führt. Die Rohre *d* und *e* waren mit je einem Manometer und je einem Glashahn versehen; ausserdem war das Rohr *d* an eine Woulff'sche Flasche *J*, die die Injektionsmasse enthielt, angeschaltet, und zwar so, dass das Röhrchen *g* bis auf den Boden der Flasche reichte, das Röhrchen *h* jedoch frei ober der Injektionsmasse endigte;

1) Als Injektionsmasse ist Kakaobutter am geeignetsten, die man mit fettlöslichen Anilinfarben rot, gelb, orang, blau oder schwarz färben kann.

zwischen den Abgangsstellen der Röhren *g* und *h* von dem Rohr *d* war ein Quetschhahn eingeschaltet.

Der ganze Apparat war in einem Blechkasten untergebracht, der mittelst einer Gasflamme auf der dem Schmelzpunkte der Injektionsmasse entsprechenden Temperatur längere Zeit erhalten werden konnte. Durch ein in die vordere Wand des Kastens eingesetztes Glasfenster war der Verlauf des Versuches von aussen leicht zu verfolgen.

Die Injektion wurde in folgender Weise durchgeführt:

Das Tier wurde durch Narkose oder Erstickung getötet; nach Einbindung einer Trachealkanüle unter die Glocke gebracht, das freie Ende der Trachealkanüle mit dem Rohr *d* verbunden und das ganze System vorsichtig ausgepumpt. War dies geschehen, so wurden die beiden Glashähne *k* und *l* geschlossen, das gabelförmige Rohr *m* von der Pumpe losgelöst, der Druckschlauch *n* zwischen *g* und *h* geschlossen und der Glashahn *k* für einen Moment geöffnet. In der Woulff'schen Flasche über der Injektionsmasse entstand nun eine genügende Druckerhöhung, welche die Injektionsmasse durch die Röhren *g* und *d* und dann durch die Trachealkanüle in die Lufträume des Versuchstieres trieb. Eine Druckdifferenz von 2 cm Hg in den beiden Manometern genügte vollkommen, um ein langsames Einströmen der Masse zu erzielen. Durch abwechselndes Auf- und Zumachen der Hähne *k* und *l* konnte diese Differenz bis zum Ende des Versuches konstant erhalten werden, wobei es zu einer allmählichen Füllung auch der Glocke mit Luft kam und dadurch die Gefahr, die Luftsäcke zu zerreißen, vermieden wurde. War die Injektion vollendet, so wurde das Tier aus der Glocke herausgenommen und nach Abklemmung der Trachea in kaltes Wasser gebracht.

Nach der Erstarrung der Injektionsmasse kann an die Präparation der Luftsäcke geschritten werden, wobei am zweckmässigsten von der Bauchhöhle aus begonnen wird.

Eine andere einfache Methode habe ich noch dazu verwendet, verschiedene Kommunikationen zwischen der Lunge und den Luftsäcken leicht zu finden. Diese bestand darin, dass ich eine Lösung einer nicht diffus färbenden Farbe, z. B. Berlinerblau, unter mässigem Druck durch einen absperrbaren Gummischlauch in die Trachea einfliessen liess und durch Kompression der freigelegten Luftsäcke den Strom der Flüssigkeit beliebig leitete.

Ich habe nicht die Absicht, eine ausführliche Beschreibung der Luftsäcke zu geben, da zahlreiche und zuverlässige Angaben über deren Anatomie in der Literatur zu finden sind. Ich verweise hier nur auf die Bücher und Abhandlungen von Nuhn¹⁾, Gadow²⁾, Siefert³⁾, M. Baer⁴⁾, und Br. Müller⁵⁾. Ich will mich hier

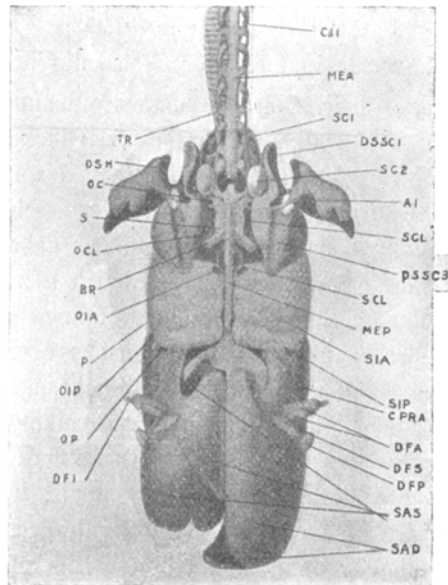


Fig. 2. Luftsäcke der Taube. Rückenansicht. *CL1* Canalis intertransversarius. *MEA* Canalis supramedullaris. Anterior Portion. *SCI* Saccus cervicalis. Anterior Portion. *DSSC1* Diverticulum subscapulare. First Portion. *SC2* Saccus cervicalis. Pars ovalis. *SCL* Saccus interclavicularis. *DSSC3* Diverticulum subscapulare. Principal cavit. *MEP* Canalis supramedullaris. Posterior Portion. *SIA* Saccus intermedius anterior. *SIP* Saccus intermedius posterior. *CPRA* Canalis praeacetabularis. *DFA* Diverticulum femorale anterior. *DFS* Diverticulum femorale superius. *DFP* Diverticulum femorale posterius. *SAS* Saccus abdominalis sinister. *SAD* Saccus abdominalis dexter. *TR* Trachea. *DSH* Diverticulum suprahumerale. *OC* Ostium cervicale. *OCL* Ostium claviculare. *BR* Bronchus. *OIA* Ostium intermedium anterior. *OIP* Ostium intermedium posterius. *OP* Ostium posterius. *S* Syrinx. *P* Lunge. *DFI* Diverticulum femorale inferius.

1) Nuhn, Lehrbuch der vergl. Anat., I. Teil, 2. Ausgabe S. 98. 1886.

2) Gadow in Broun's Klassen und Ordnungen Bd. 6 (4) S. 749. 1891.

3) Siefert, Über die Atmung der Reptilien und Vögel. Pflüger's Arch. Bd. 64 S. 459. 1896.

4) Max Baer, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie Bd. 61 S. 420. 1896.

5) Bruno Müller, The air-sacs of the pigeon. Smithsonian Miscellaneous Collections vol. 50 Part. 3 p. 365. 1908.

nur auf die Wiedergabe jener anatomischen Verhältnisse beschränken, die für die Lösung des hier vorliegenden Problems von Wichtigkeit sind.

Die grossen Luftsäcke der Tauben, wie der Krähen und auch des Bussards sind membranöse Beutel, die zwischen den Eingeweiden einerseits und der Brust- resp. Bauchwand andererseits liegen. Ihre Wand, mit äusserst spärlichen Blutgefässen versehen, besteht aus zwei Blättern, einem vom Hohlraum aus betrachtet äusseren, serösen und einem inneren| eigenen. Letzteres ist mit grossen, platten, endothelähnlichen Zellen ausgekleidet. An der Hand der umstehenden (S. 304), der Abhandlung von Br. Müller entnommenen Abbildung sollen nun die hier interessierenden, wichtigsten anatomischen Verhältnisse erörtert werden.

1. Nach der herrschenden Nomenklatur heissen die beiden kopfwärts liegenden symmetrischen Luftsäcke *Sacci cervicales* (*praebronchiales*) (Fig. 2 *SC1* und *SC2*).

Sie stellen bei der Taube ganz schmale, lange Kanäle dar, die, von der am vorderen Rande der Lungen befindlichen Öffnung (*OC*) beginnend, sich bis auf den Hals zwischen den Muskeln und der Wirbelsäule fortsetzen, also ausserhalb des Brustkorbes gelegen sind. Sie sind die kleinsten unter allen Luftsäcken der Taube und vermögen im Mittel etwa je 1 ccm der Injektionsmasse in sich aufzunehmen, was bei einem durchschnittlichen Körpervolumen von 300 ccm der gefüllten Taube 0,6% beträgt.

2. Die folgenden zweipaarigen Luftsäcke („*Sacci intermedii anteriores*“) (*SJA*) liegen im Brüstraum selbst und füllen zusammen mit den folgenden Luftsäcken die seitlichen Teile der Brust-Bauchhöhle aus.

Sie berühren das Herz beiderseits an dessen seitlichen Flächen, indem sie sternalwärts fast bis zur Berührung gegen die Medianebene reichen, an der Basis des Herzens aber auseinanderweichen. Ferner berühren sie die Leber, die Speiseröhre, den Drüsenmagen, liegen der äusseren Fläche der Lunge und den Rippen an, reichen rückwärts an die *Sacci intermedii poster.* und kopfwärts und ventralwärts auch an den Luftsack, der das Herz von vorn bekleidet.

Beide Luftsäcke sind an der Brustwand fixiert; jeder von ihnen besitzt zwei Eingangsöffnungen, welche an ihrem kopf- und dorsalwärts gerichteten Rande $\frac{1}{2}$ cm voneinander liegen (*OJA*) und mit zwei Abzweigungen des Hauptbronchus in Verbindung treten.

Auch je zwei Ausgangsöffnungen kommen ihnen zu. Die eine stellt einen in der Rinne zwischen der ersten und zweiten Brutsbeinrippe liegenden schmalen Kanal¹⁾ dar, der zu dem Saccus interclavicularis führt, während die zweite am medialen Rande des Luftsackes liegt und zu einem kleinen, unpaarigen, keinen besonderen Namen tragenden Luftraum führt, der den Drüsenmagen von der ventralen Seite umhüllt, so dass die beiden Sacci intermedii anteriores durch diesen Raum miteinander in Verbindung stehen.

Abgüsse dieser Luftsäcke zeigen am Durchschnitt näherungsweise die Gestalt einer plankonvexen Linse. Ihr Volumen beträgt im Mittel etwa 5 ccm, d. h. zusammen 3,3 % des gesamten Körpervolumens.

3. Der „Saccus interclavicularis“ (*SCL*) ist als die Fortsetzung des „Saccus interm. anterior“ anzusehen. Er ist unpaarig und stellt einen dünnen, dicht am Brustbein liegenden, keilförmig gestalteten Raum mit kopfwärts und nach vorn gerichteter Basis und mit einer nach hinten gerichteten Spitze dar. Er füllt den Raum zwischen den Zweigen des Gabelknochens (*Furcula*) aus, umgibt die Trachea an der Stelle ihrer Verzweigung, bedeckt das ganze Herz von vorn, während seine Spitze, in zwei Teile geteilt, noch weiter fast bis zur Mitte des Sternums reicht. Ausserdem muss hierzu noch bemerkt werden, dass dieser Sack nicht eine Höhle darstellt, sondern aus sehr vielen miteinander kommunizierenden Luftzellen besteht, die bei den Krähen und dem Bussard besonders gut ausgebildet sind, so dass das Herz dort von einem elastischen Luftpolster ganz umhüllt erscheint.

Ausser den bereits genannten Öffnungen aus den ersten Brustluftsäcken hat dieser Luftsack auf jeder Seite noch je eine Verbindung, die zu dem in der Achselhöhle liegenden Luftsack führt. Diese Öffnungen liegen in dem Dreieck zwischen dem *Os coracoideum*, dem Sternum und der ersten Rippe gerade an der Stelle, wo die grossen Gefässe und Nerven des Armes den Rumpf verlassen. In der Achselhöhle erfährt jener eine Erweiterung (*DSH* und *DSSC 3*) und dringt dann in der Grube unter dem Gelenkkopf in den Humerus ein. Von diesem Luftsack aus werden auch das Brustbein, die Clavicula und die *Furcula* pneumatisiert. Ausserdem gibt

1) Diesen Kanal haben schon Campana beim Huhn und Strasser bei *Larus* und *Sula* gesehen.

dieser Sack noch Fortsätze in die Knochen der Wirbelsäule, kopfwärts bis zum Schädel und kaudalwärts bis zum Os sacrum ab. Sein Volumen beträgt etwa 4 ccm, d. h. 1,4 % des Körpervolumens. Dabei ziehe ich das Volumen des Luftsackes in der Achselhöhe nicht in Betracht, für welchen keine konstanten Zahlen erhalten werden konnten.

4. Der zweite paarige Brustluftsack („*Saccus intermedius posterior*“) (*SIP*) ist bei der Taube kleiner als der erste und ist mit diesem so verbunden, dass beide Säcke eigentlich ein Ganzes darstellen, das nur durch eine Membran in der Mitte in zwei selbständige Säcke geteilt zu sein scheint. Der zweite Sack liegt unmittelbar hinter dem ersten und ist mit seiner lateralen Wand auch an der Brust- und Bauchwand fixiert.

Dieser Sack reicht kopfwärts, wie erwähnt, an den ersten Brustsack, medial an die Leber; der rechte ausserdem an den Darm, der linke an den Muskelmagen. Seine einzige Öffnung (*OIP*) nach der Lunge liegt am hinteren Rande derselben, und zwar dort, wo dieser in den lateralen übergeht.

Seine Abgüsse haben eine langovale Form und zeigen Schwankungen in ihrem Volumen von 1,5—2 ccm, d. h. die beiden Säcke haben zusammen etwa 1,3 % des Körpervolumens.

5. Die allergrössten Luftsäcke (*Sacci abdominales*) (*SAS* und *SAD*) befinden sich in der Bauchhöhle; sie sind paarig und reichen nach vorn jederseits bis zur Lunge und nach hinten bis an die Grenze der Bauchhöhle. Sie sind von variabler Form und treten bei der Aufblähung des geöffneten Tieres als mächtige Gebilde weit über die Bauchhöhle hervor. Jeder von ihnen ist in diesem Falle so gross, dass er allein alle Eingeweide in sich fassen könnte.

Bei ruhiger Atmung liegen daher ihre Wände in freien Falten zwischen den Darmschlingen, so dass man ihre durchsichtige Membran nur bei grosser Aufmerksamkeit wahrnehmen kann.

Diese Luftsäcke besitzen je zwei Öffnungen. Eine Zugangsöffnung (*OP*) aus der Lunge, welche etwa in der Mitte des hinteren Randes der Lunge liegt, und welche die Endöffnung des Hauptbronchus darstellt, und eine Ausgangsöffnung, welche am Os ileum neben dem Acetabulum liegt. Durch diese kleine Öffnung setzt sich der abdominale Luftsack in die *Regio inguinalis* fort und von da durch die Grube unter dem Gelenkkopf in den Femur. Diese Fortsätze sind besonders stark bei den Krähen und dem Bussard entwickelt, bei

welchem dieser Luftsack auch vom Femur aus aufgebläht werden kann, was bei der Taube nur selten gelingt.

Diese Säcke kommen demnach auf der rechten Seite mit dem ganzen Darm und auf der linken Seite mit dem Muskelmagen in Berührung und umgreifen bei mässiger Atmung resp. Aufblähung diese Organe.

Bei maximaler Ausdehnung beträgt ihr Volumen bei der Taube auf jeder Seite etwa 15—20 ccm, d. h. 12 % des Körpervolumens. Bei der Expirationsstellung (natürlich nur annähernd) beträgt ihr Volumen je etwa 6—8 ccm, d. h. 2,7 %. Bei ganz ruhiger Atmung erheben sich ihre Wandungen nur wenig von der dorsalen Bauchhöhlenwand, weshalb sie in diesem Falle ein noch kleineres Volumen in sich schliessen müssen.

Aus diesen anatomischen Darlegungen geht nicht nur hervor, dass die Luftsäcke der Vögel mit dem Atmungsapparat in engster anatomischer Beziehung stehen, sondern man gewinnt auch den Eindruck, dass ihre Lagerung in der Brust-Bauchhöhle für die mit ihnen in Berührung kommenden Organe irgendeine besondere Bedeutung habe.

Was die Anatomie der Lungen betrifft, so stimmen meine Befunde mit denen anderer Autoren gut überein; ich will daher hier nur auf das Wichtigste kurz hinweisen.

Gleich nach seinem Eintritt in das Gewebe der Lungen gibt der Hauptbronchus ventral vier (Entobronchien) und dorsal sechs Zweige (Ectobronchien) ab. Diese zuletzt genannten enden blind. Die Entobronchien stehen durch Öffnungen in direkter Kommunikation mit den Luftsäcken. Der erste Entobronchus besitzt zwei Kommunikationen mit Luftsäcken; die eine, näher dem vorderen Rande der Lunge gelegene (Ostium praebronchiale), führt in den Saccus cervicalis, die andere (Ostium subbronchiale) — neben der Eintrittsstelle des Hauptbronchus — bildet den Zugang zu dem Saccus intermedius anterior und tritt hier gleichzeitig in Verbindung mit dem zweiten Entobronchus; der dritte Entobronchus öffnet sich mittelst des Ostium intermedium anterius ebenfalls in den ersten Brustluftsack (Saccus interm. anterior), so dass diesem durch drei Entobronchien (doch nur durch zwei Öffnungen) Luft zugeführt wird ¹⁾.

1) Hier stimmt mein Befund mit den Angaben anderer Autoren nicht überein. Man nimmt an, dass das Ostium subbronchiale sich in den gleichnamigen Sack öffnet.

Der Hauptbronchus durchsetzt die ganze Lunge und endet an ihrem hinteren Rande in dem Ostium posterius, welches in den abdominalen Luftsack führt; im hinteren Drittel seines Verlaufs gibt der Hauptbronchus jedoch einen grossen Ast ab, der schräg durch die Lunge zieht und an der Grenze des hinteren und lateralen Randes der Lunge durch das Ostium intermedium posterius mit dem zweiten Brustluftsack (*Saccus intermedius posterior*) in Verbindung tritt.

Histologische Untersuchungen habe ich nicht unternommen; doch will ich, um das anatomische Bild zu vervollständigen, noch auf das Wichtigste im feineren Bau der Lunge hinweisen, dass nämlich die kleinsten Verzweigungen der Bronchien miteinander vielfach kommunizieren, und dass die schwammig anschwellenden Wandungen dieser Verzweigungen — die sogenannten Lungenpfeifen — viel reicher an Blutgefässen sind als die Alveolen der Säugetierlungen.

Physiologische Untersuchungen.

Methodisches: Als meine erste Aufgabe habe ich es betrachtet, einige Anhaltspunkte über die Grösse der Luftsäcke resp. über die sie fassende Luftmenge zu gewinnen. Durch die Bestimmung des Gewichtsverlustes der Abgüsse im Wasser wurde dies am einfachsten erreicht. Da es auch für die Beurteilung der physiologischen Verhältnisse von Bedeutung schien, wie gross die Druckschwankungen in den verschiedenen Luftsäcken bei der Expiration und Inspiration sind, habe ich diese Schwankungen graphisch zu registrieren versucht.

In der Narkose wurde bei einer Taube eine T-förmige Kanüle in die Trachea eingebunden und diese durch einen dickwandigen Gummischlauch mit einem Wassermanometer verbunden. Eine andere Kanüle (gewöhnliche Venenkanüle mit 2—3 mm Durchmesser) wurde in irgendeinen Luftsack eingestochen und gleichfalls mit einem Wassermanometer in Verbindung gebracht. Beide Manometer schrieben die betreffenden Druckschwankungen auf der rotierenden Fläche eines Kymographions auf. Ich habe die Versuche nun so angestellt, dass ich immer die Kurve der Trachealatmung mit der eines der beiden Brustluftsäcke oder des abdominalen Luftsacks vergleichen konnte. Um den *Saccus intermedius anterior* richtig zu treffen, muss man die Kanüle in dem Winkel einstechen, der durch das Zusammenreffen des Brustbeines mit der letzten Brustbeinrippe gebildet wird. Wenn man mit dem Finger dem Verlauf dieser Rippe folgt, so kann

man 1,5 cm weiter auch die Stelle finden, von wo aus die Kanüle in den Saccus intermedius posterior eingestochen werden kann. In beiden Fällen muss die Kanüle dorsal-, medial- und kopfwärts eingestochen werden. Für den Saccus abdominalis findet sich eine solche Stelle in der Weichengegend. Die Kanüle muss dicht am Os ileum neben dem Acetabulum in der Richtung gegen die Niere geführt werden. Da ich selbstverständlich die Kanüle in den Herzluftsack (Saccus interclavicularis) nicht einführen konnte, mich aber über die Druckverhältnisse in demselben doch unterrichten wollte, benutzte ich seine Verbindung mit dem pneumatischen Raum des Humerus, welche bei Krähen recht weit ist, um so vom durchsägten Humerus aus seine Druckschwankungen zu registrieren (vgl. die Kurven auf Taf. XII und die Tafelerklärung).

Für meine Zwecke war es ferner auch notwendig, die Grösse des Luftwechsels im ganzen luftführenden System zu kennen. Zu diesem Zwecke liess ich die Taube in eine sonst verschlossene Flasche atmen, welche durch eine seitliche Öffnung mit einem kleinen Wassermanometer verbunden war, und bestimmte so die Druckdifferenz bei der Ex- und der Inspiration. Hieraus ergab sich die bei einem Atemzuge beförderte Luftmenge als eine so minimale, dass ich von einer Verwertung dieser Resultate absehen musste. Zu dem später angeführten Resultate gelangte ich erst, als ich statt des Manometers ein geeichtes Pistonrekorder verwandte.

Die Gestaltveränderung der Brusthöhle bei der Atmung der Taube geschieht hauptsächlich durch Bewegungen des Brustbeines, welche sehr umfangreich sein können. Was die Beweglichkeit der Rippen betrifft, so sind die Brustbeinrippen am beweglichsten: für die wahren Rippen ist die Annäherung zueinander bei der Expiration und die Entfernung voneinander bei der Inspiration ziemlich gross, was für die Ausdehnung und das Zusammenfallen der Lunge von grosser Wichtigkeit ist, da diese in ihrer Hauptmasse mit ihren Lappen tief zwischen den Rippen liegt. An der Brustwand fest fixiert, müssen die Lungen auch allen Bewegungen der Rippen nachgehen, wodurch die Möglichkeit zur Luftaufnahme resp. Luftausgabe geboten wird. Allerdings ist diese Ausdehnungsfähigkeit der Lungen im Vergleich mit denen der Säugetiere eine geringe; kompensiert wird diese anscheinend dadurch, dass die Vögellungen viel reicher an Blutgefässen sind als die der Säugetiere.

In der kaudalen Richtung geht bei der Atmung der Vögel keine wesentliche Veränderung der Brusthöhle vor sich, weil diese Tierart kein Zwerchfell, wie auch keinen Ersatz desselben besitzt.

Die direkte Beobachtung der laparotomierten Taube lehrt, dass die Luftsäcke an den Bewegungen der Lungen in regster Weise teilnehmen, d. h. dass sie sich alle bei jeder Inspiration teilweise füllen, bei jeder Expiration teilweise entleeren.

Die Füllung und Entleerung der Luftsäcke geschieht ganz synchron mit der der Lungen. Sie alle füllen sich während der Inspiration und entleeren die Luft während der Expiration. Die von mir erhaltenen Kurven (siehe die Tafel) geben so eindeutige Resultate, dass eine weitere Diskussion darüber unnötig ist. Dass die Druckschwankungen in allen Luftsäcken synchron mit den Druckschwankungen in der Trachea sich vollziehen, muss ich besonders betonen, da in der Literatur eine merkwürdige Beobachtung von Mery (1689) vorliegt, welche von verschiedenen Forschern als Grundlage zur Erklärung der Atmungsmechanik bei Vögeln benutzt wurde, und welche bis jetzt noch nicht ganz widerlegt worden ist.

Mery¹⁾ hatte einige Experimente vor der Akademie der Wissenschaften in Paris ausgeführt, durch welche gezeigt wurde, dass die Druckschwankungen in verschiedenen Luftsäcken sich einander antagonistisch verhielten. Die zwei Brustluftsäcke hatten während der Inspiration einen negativen Druck, die Säcke aber, die mit dem pneumatisierten Humerus und Femur in Kommunikation stehen, zeigten dagegen einen positiven Druck. Siefert, dem ich diese alte Angabe entnommen habe, und der dem Befund zustimmt, sagt unter anderem, dass dieser Antagonismus gut zu beobachten ist, wenn man die Trachea verschliesst und die Druckschwankungen in verschiedenen Luftsäcken mittelst Manometer beobachtet. Gerade aber in dem Verschluss der Trachea sehe ich den Hauptfehler dieses Experimentes, das viele Forscher zu den ganz falschen Vorstellungen über die Ventilation der Lungen und der Luftsäcke bei den Vögeln geführt hat.

Es ist wohl selbstverständlich, dass die Druckverhältnisse in den einzelnen Luftsäcken unter einer so normalen Bedingung wie bei dem Verschluss des die Luft abführenden Weges ganz anders sich gestalten müssen. Ein solches Experiment daher als Grundlage zur Erklärung der vorliegenden Frage heranzuziehen, halte ich für gänzlich unberechtigt.

1) Zitiert nach Siefert, l. c.

Was das Volumen der Luftsäcke betrifft, so konnte ich durch Wägungen ihrer Abgüsse die notwendigen Zahlen erhalten, welche sich allerdings nur auf die aufgeblähten Säcke beziehen.

Im anatomischen Teil habe ich bereits die Volumina der einzelnen Luftsäcke angegeben. Die Zusammenstellung dieser Zahlen ergibt nun, dass die Taube bei Ausdehnung aller ihrer Lufträume mit Ausnahme der Lungen 50—60 ccm Luft, (d. h. 18—20 % des Körpervolumens,) in sich aufnehmen kann.

Wieviel Luft in die Lungen aufgenommen werden kann, lässt sich nicht direkt bestimmen, Nur auf einem Umweg konnte ich ihr Volumen annähernd messen, indem ich aus den gut injizierten Lungen die Kakaobutter mit Äther im Soxleth'schen Apparat extrahierte. Dabei gab jede Lunge ein Volumen von ca 7—8 ccm.

Wenn wir diese Zahlen zu den oben angeführten addieren, so bekommen wir eine Menge von ca. 70 ccm Luft, d. h. 23,3 % des Körpervolumens, die das Luftquantum darstellt, das überhaupt von den luftführenden Räumen der Taube aufgenommen werden kann.

Dabei darf jedoch nicht vergessen werden, dass das Volumen der abdominalen Luftsäcke auch in dieser Zahl enthalten ist. Wir haben jedoch bereits gesehen, dass deren Volumen bei ruhiger Atmung der Taube recht klein, ja fast Null sein kann. Demnach erleiden die oben angeführten Zahlen unter normalen Verhältnissen eine Erniedrigung, und zwar bis auf 24—26 ccm, d. h. bis auf 6—8,5 % des Körpervolumens. Bei der Verstärkung der Atembewegungen müssen diese Zahlen wieder grösser werden, was hauptsächlich durch die Füllung der abdominalen Luftsäcke bedingt ist, da alle anderen Luftsäcke nur geringes Ausdehnungsvermögen besitzen.

Die Bestimmungen des Atemvolumens haben ergeben, dass die Taube bei ruhiger Atmung während einer Inspiration im Mittel 5—6 ccm Luft aufnimmt, wenn die Atemfrequenz 45—50 in der Minute beträgt.

Über die Bedeutung der Luftsäcke bei den Vögeln sind die mannigfaltigsten Ansichten geäußert und ist bis in das letzte Dezennium eine lebhaft Polemik geführt worden, so dass es keinem Zweifel unterliegt, dass diese Frage als eine offene und strittige anzusehen ist.

Ich beginne mit der Besprechung der älteren Ansichten über diese Frage, welche trotz ihrer Mängel fast bis in die neueste Zeit

in vielen Lehrbüchern der vergleichenden Anatomie und Physiologie Aufnahme gefunden hat.

So ist in dem ausgezeichneten Lehrbuch von A. Nuhn¹⁾ die Ansicht vertreten, „dass diese Einrichtungen“ (d. h. die Luftsäcke) „darauf berechnet sind, den Körper der Vögel beim Fliegen spezifisch leichter zu machen“. Diese Auffassung war seinerzeit ziemlich allgemein verbreitet²⁾; auch noch in der neuesten Zeit fehlt es nicht an Forschern, welche der Meinung zuneigen, dass der Atmungsapparat der Vögel auch aërostatischen Zwecken dient³⁾. Besonderes Gewicht legt Nuhn auf die Pneumatisation der festen Teile des Körpers, einen Umstand, der wohl die schwächste Stelle seiner Argumentation bildet. Es muss nämlich darauf hingewiesen werden, dass diese Pneumatisation bei einigen der besten Fliegern, — wie bei *Sterna* und anderen Möwen — teilweise oder fast ganz fehlt. Und eine starke Entwicklung der Luftsäcke des Rumpfes kann schon deshalb für den Vogel nicht von besonderem mechanischen Vorteil sein, weil die Vergrößerung des Körpers mit einer Vermehrung des Luftwiderstandes beim Fliegen Hand in Hand gehen muss.

Meiner Ansicht nach kann eine Vermehrung des Körpervolumens ohne erhebliche Gewichtszunahme nur dann von Nutzen für den Vogel sein, wenn dadurch der Flugmuskulatur passendere Ansatzstellen geboten werden⁴⁾.

Eine Ergänzung dieser Ansicht ist von verschiedenen Seiten vorgebracht worden⁵⁾; sie besteht darin, dass die Herabsetzung des spezifischen Gewichtes des Vogelkörpers dadurch erreicht wird, dass die Luft in den Luftsäcken viel wärmer ist als die äussere atmosphärische. Diese Auffassung kann man leicht widerlegen, wenn man berechnet, wieviel unter diesen Umständen die Gewichtsabnahme der ganzen Luft im Vogelkörper beträgt.

Ich habe diese Berechnungen nach der von Landolt und

1) l. c.

2) Siehe Strasser, Über die Luftsäcke der Vögel. Morphologisches Jahrbuch Bd. 3 S. 180. 1877.

3) Boas, Lehrbuch der Zoologie, 2. Auflage, S. 484. 1894. — Gegenbaur, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere S. 321. 1901.

4) Wiedersheim, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere S. 334. 1898.

5) Lendenfeld, Lufträume bei den fliegenden Tieren. Biol. Zentralbl. Bd. 16 S. 774. 1896.

Börnstein¹⁾ angegebenen Formel ausgeführt und gefunden, dass die Gewichtsabnahme der trockenen Luft bei der Erwärmung von 15 ° C. auf 40,5 ° C. (das ist die normale Temperatur der Taube) für 100 ccm. Luft etwa 0,01 g beträgt. Da das in der Taube befindliche Luftvolumen nur ca. 50 ccm beträgt, erfährt das Tier durch die genannte Erwärmung also eine Gewichtsveränderung von 0,005 g. Die Differenz ist somit so minimal, dass sie für eine Herabsetzung des spezifischen Gewichtes des Vogelkörpers nicht in Betracht kommen kann.

Hierzu muss noch bemerkt werden, dass die Luft in den Luftsäcken mit Kohlensäure und Wasserdampf beschwert ist und demzufolge jene Differenz noch verringert wird.

Der Auffassung von Magnus²⁾ über die Bedeutung der Luftsäcke würde ich nicht Erwähnung tun, wenn nicht ein so ausgezeichnete Forscher wie Nuhn³⁾ diese unterstützt hätte.

Magnus meint, dass in den Luftsäcken ein reger Gasaustausch zwischen dem Blut und der Luft stattfindet, mit anderen Worten, dass die Luftsäcke einen grossen Teil der Funktion der Lungen auf sich nehmen. Von dem kann jedoch keine Rede sein, wenn man bedenkt, dass die Wände der Luftsäcke nur sehr spärliche Blutgefässe enthalten, worauf von anderen Forschern bereits hingewiesen wurde.

Früher habe ich schon der Experimente von Mery kurz Erwähnung getan, welche auf einen Antagonismus in der Füllung verschiedener Luftsäcke hinweisen. Auf Grund dieser und ähnlicher Experimente kam man zur Ansicht, dass die Ventilation bei den Vögeln ganz anders zustande komme als bei den Säugern. Campana, Cuvier u. a. haben sich vorgestellt, dass die Luft während der Inspiration zu den Lungen nicht nur aus der Trachea, sondern auch aus allen extrathoracalen Luftsäcken strömt, diese passiert, und dann zum grossen Teile noch unverbraucht die thoracalen Luftsäcke erfüllt, während bei der Expiration der Luftstrom in umgekehrter Richtung seinen Weg nehmen würde.

1) Landolt und Börnstein, Physikalisch-chemische Tabellen, 2. Aufl., S. 11. Berlin 1894.

2) Magnus, Physiologisch-anatomische Studien über die Brust- und Bauchmuskeln der Vögel. Arch. f. Anat. und Phys. 1869 S. 207—235.

3) Nuhn, l. c.

Nach diesen Autoren liegt demnach die Bedeutung der Luftsäcke darin, dass sie die Lungen fortwährend mit relativ sauerstoffreicher Luft versorgen, wodurch die Intensität des Atmungschemismus bei den Vögeln seine Erklärung finden soll.

Ich brauche diese Theorie, soweit sie auf der alternierenden Füllung und Entleerung der thoracalen und der abdominalen Luftsäcke beruht, nicht besonders zu widerlegen, nachdem ich die Tatsache bereits angeführt habe, dass in Wirklichkeit kein Antagonismus in der Füllung einzelner Luftsäcke besteht. Wie ich oben bereits ausgeführt habe, geben meine Kurven ganz eindeutige Resultate. Ich bin jedoch nicht der erste, der gegen diesen Antagonismus zu Felde zieht. Im Jahre 1896 ist bereits eine Arbeit von Max Baer¹⁾ erschienen, in der man Kurven abgebildet findet, die mit meinen Beobachtungen übereinstimmen.

Lappey²⁾ und Paul Bert³⁾ scheinen sich nur betreffs der Wirkungen auf den Gaswechsel der Ansicht obiger Autoren angeschlossen zu haben.

Bei ihren Versuchen setzten sie den Humerus mit einem Manometer resp. mit einem Polygraphen in Verbindung und beobachteten, wie die Flüssigkeit im Manometer resp. der Schreibhebel des Polygraphen bei der Inspiration sank. Daraus folgerten sie, dass der Luftstrom in der Richtung von dem Oberarm resp. von dem mit ihm kommunizierenden Luftsack nach den Lungen hin geht.

Ein neuerer Forscher, Siefert⁴⁾, hat sich, ohne diese Angaben experimentell nachzuprüfen, viel bemüht, theoretisch den Mechanismus der Luftsäcke bei der Atmung klarzulegen, trotzdem er an einer anderen Stelle seiner grossen Abhandlung zu dem Schluss kommt, dass dem Luftsack überhaupt gar keine respiratorische Bedeutung zukommt.

Nach M. Baer⁵⁾ haben die Luftsäcke die Aufgabe, die Luft bei der Inspiration anzusaugen, um sie dann bei der Expiration durch die nicht komprimierbaren Lungen hinauszupressen, so dass die Luft durch die Lungen fast ohne Unterbrechung hindurchströmen

1) Max Baer, Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Atemwerkzeuge bei den Vögeln. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. Bd. 61 S. 420. 1896.

2) Lappey, Recherches sur l'appareil respiratoire des Oiseaux. 1847.

3) Zitiert nach M. Baer, l. c.

4) Siefert, l. c. 1896.

5) M. Baer, l. c.

würde. M. Baer hält demnach die Luftsäcke für einen für die Respiration unentbehrlichen Apparat. Nun ist aber durch die Arbeit von Siefert¹⁾ bewiesen worden, dass man die Luftsäcke vollständig öffnen kann, ohne dabei bei der Taube die Erscheinungen von Dyspnöe hervorzurufen, und dass die Luftsäcke demzufolge zur Atmung ganz unnötig sind. Bei den vollkommen geöffneten Luftsäcken atmet die Taube nämlich ruhig weiter. Zu diesem Versuche von Siefert bemerkt M. Baer²⁾, dass man dieses „Weiteratmen“ selbst gesehen haben muss, um das Verhalten des Vogels klar zu beurteilen. Ich selbst kann hierzu nur bemerken, dass ich die sechs grossen Luftsäcke nicht nur eröffnet, sondern sogar mit feuchter Watte ausgefüllt, sodann die Bauchwunde vernäht³⁾ habe und trotzdem die Taube ohne jede Spur von Dyspnöe weiter atmen gesehen habe. Somit ist die Fähigkeit der Lunge zum Atmen durch die Ausschaltung der Luftsäcke nicht aufgehoben.

Um die Komprimierbarkeit der Lungen ausser Zweifel zu stellen, will ich über einen diesbezüglichen Versuch berichten: Wenn man alle Luftsäcke eröffnet und dann einen Tropfen von Wasser auf irgendeine der Kommunikationsöffnungen zwischen Bronchien und Luftsack bringt (ich machte den Versuch am Ostium intermedium post. und am Ostium post.), so wird dieser Tropfen sofort angesaugt, d. h. die Lungen nehmen jetzt auch durch diese Öffnungen Luft auf. Ein mit der Trachea verbundenes Wassermanometer zeigt in diesem Falle keine erkennbaren Druckschwankungen. Das beweist, dass die Druckschwankungen sehr gering sind und in den Lungen selbst zustande kommen müssen. Dies wäre gewiss unmöglich, wenn die Lungen nicht komprimierbare Organe wären.

Von einem ganz anderen Gesichtspunkte aus sucht Lendenfeld⁴⁾ das vorliegende Problem zu lösen.

Er ist der Ansicht, dass die Vögel durch die lokale Pneumatisation verschiedener Körperteile einen Apparat besitzen, der dazu dient, den Schwerpunkt beim Fluge und besonders beim Schweben willkürlich zu verschieben. Sofern das Grundprinzip, auf welchem

1) Siefert, l. c.

2) M. Baer, Zur physiologischen Bedeutung der Luftsäcke bei Vögeln. Biol. Zentralbl. Bd. 17 S. 282. 1897.

3) Zu anderem Zwecke, worüber später berichtet wird.

4) Lendenfeld, Die physiologische Bedeutung der Lufträume bei den fliegenden Tieren. Biol. Zentralbl. Bd. 16 S. 774. 1896.

diese Meinung ruht, die Verkleinerung des Gewichtes der einzelnen Körperteile durch die zwischen den Organen gelegene Luft ist, so habe ich bereits oben auf seine Unhaltbarkeit hingewiesen.

Nach diesen Auseinandersetzungen will ich über meine eigenen Versuche berichten, welche darauf hinzielen, die obengenannte Vermutung von der Bedeutung der Luftsäcke zu prüfen.

Wie ich schon betont habe, stehen die Luftsäcke mit allen wichtigen Organen des Rumpfes in innigster anatomischer Beziehung. Sie kommen mit ihnen nicht nur in Berührung, sondern umgreifen einige Organe, was besonders für das Herz zutrifft, teilweise auch für den Darm und den Drüsenmagen. Wenn man die Lufträume der Taube mit irgendeiner gefärbten Masse injiziert und dann nach der Eröffnung der Bauchhöhle die abdominalen Luftsäcke einschliesslich aller Eingeweide und des Herzens völlig entfernt, so sieht man sehr schön, dass letzteres in einer Höhle liegt, die von der Injektionsmasse, mit Ausnahme des dorsalsten Anteiles, ganz umgeben ist. Dieses Bild macht sofort den Eindruck, als ob die Luftsäcke Organe wären, die das Herz von irgendeinem schädlichen Einfluss zu schützen hätten.

Wenn man bedenkt, dass vorn ganz nahe dem Herzen die mächtigen Fliegmuskeln liegen, welche bei der Arbeit grosse Quantitäten von Wärme entwickeln müssen, so war die Frage nicht ferne liegend, ob nicht diese Luftschicht für das Herz von irgendwelchem Nutzen sein könnte.

Ich will hier zunächst darauf hinweisen, dass die Wärmeentwicklung bei der Tätigkeit der das Herz fast allseitig umgebenden Flugmuskulatur der Vögel, besonders bei den guten, sich viele Stunden in der Luft erhaltenden Fliegern, anhaltender ist als bei analoger Muskeltätigkeit der Säuger, die Wärmeabgabe aber durch das Gefieder bei den Vögeln recht eingeschränkt ist. Wenn man dieses bedenkt, so liegt die Frage nahe, ob nicht die Vögel irgendwelche Vorrichtungen besitzen, welche der Wärmeabgabe dienen. In dem System der Luftsäcke könnte nun eine derartige Vorrichtung erblickt werden, die für eine Abkühlung des Vogelkörpers, besonders beim Fluge, sorgt. In diesem Falle wäre es auch begreiflich, warum das selbst fortwährend tätige Herz von einer fast vollständigen Luftschicht umgeben ist, warum die Organe der Bauchhöhle in engster Berührung mit den Luftsäcken stehen, warum viele Fortsätze der Luftsäcke in den Interstitien der Flugmuskeln gelegen

und verschiedene Knochen, vor allem die Wirbelsäule, pneumatisiert sind. Diese Ansicht, dass die Luftsäcke mit der Körperwärme in Beziehung stehen, ist nicht ganz neu. Bereits im Jahre 1877 hat ein guter und scharfer Beobachter, Strasser (l. c. S. 209), geäußert, dass die Wasserdampfausscheidung an der inneren Oberfläche der Luftsäcke für den Körper von Nutzen sein könnte, resp. dass die Luftsäcke eine Bedeutung für die Wärmeregulation haben dürften.

Wenn man erwägt, auf welche Weise die Wärmeabgabe bei den Vögeln vor sich geht, so muss vor allem auffallen, dass die Lungen bei den Vögeln viel zu klein sind, um allein in diesem Sinne wie die der Säugetiere funktionieren zu können. Aus diesem Grunde schien es mir nicht unberechtigt, anzunehmen, dass die Pneumatisation des Vogelkörpers der Wärmeregulation in vollkommenster Weise genügen kann, ganz einerlei, ob dieser Erfolg durch eine vermehrte Wasserdampfabdunstung oder durch eine fortwährende Erneuerung der in den Luftsäcken befindlichen Luft oder durch beide Momente zugleich erreicht wird.

Um diese meine Meinung experimentell zu prüfen, musste ich die Wärmeentwicklung bei einem Versuchstier (Tauben) künstlich zu erhöhen suchen und dann die Körpertemperatur beobachten, einerseits bei Tieren mit intakten Luftsäcken und andererseits bei solchen, bei denen die Luftsäcke aus dem Atmungsapparat ausgeschaltet sind. Leider gelingt es infolge des sehr grossen operativen Eingriffes nicht, den Versuch an einer und derselben Taube auszuführen; ich musste daher durch eine grössere Anzahl von Parallelversuchen an verschiedenen Tieren meine Resultate gewinnen. Ferner konnte ich auch nicht alle Luftsäcke aus dem Atmungssystem ausschliessen, weil die vorderen Luftsäcke, wie z. B. *Saccus interclavicularis*, von der Bauchhöhle aus nicht zugänglich sind; ich musste mich daher damit begnügen, die *Sacci intermedii anteriores* und *posteriores* und die *Sacci abdominales* auszuschalten. Um dies so gut als möglich zu erreichen, habe ich die eröffneten Luftsäcke mit in warmer Ringer'scher Lösung getränkter Watte ausgestopft und sie dadurch fast ganz dem Atmungsapparat entzogen.

Die Versuche wurden in folgender Weise angestellt:

Die vorsichtig mit Äther narkotisierte Taube wurde, um die gewöhnlich bei den aufgespannten Tieren auftretende Temperatur-

abnahme zu vermeiden, auf Leiter'sche Röhren¹⁾ von konstanter Temperatur von 45° C. gebettet, sodann die zu den grossen Flugmuskeln in den Achselhöhlen gehenden Nerven auf beiden Seiten präpariert, dieselben auf tief liegende Elektroden gelegt, dann die Bauchhöhle breit geöffnet, alle erreichbaren Luftsäcke eröffnet und mit kleinen Bäuschchen feuchter Watte ausgefüllt und die Bauchwunde wieder zugenäht. Die Körpertemperatur wurde durch ein im Rectum liegendes Thermometer beobachtet, und zwar sowohl während der Muskelruhe als auch wenn die Fliegmuskeln von ihren Nerven aus durch Induktionsströme vorsichtig in Tetanus versetzt waren. Der Parallelversuch wurde auf dieselbe Weise nur ohne Eröffnung der Bauchhöhle bei intakten Luftsäcken angestellt.

Das Experiment ist nicht so leicht, wie es hiernach scheinen mag. Viele Tauben starben mir während des Versuches, und erst nach einer Reihe misslungener Versuche gelang es mir, gut miteinander übereinstimmende Resultate zu erhalten. Wie bereits gesagt, ist der operative Eingriff immer für das Leben der Versuchstiere bedrohlich. Man muss daher sehr vorsichtig verfahren, um solche Tauben wenigstens 1 Stunde lang am Leben zu erhalten, besonders da sie gegen grössere Äthermengen sehr empfindlich sind.

Die auf Taf. XIII verzeichneten vier Kurven geben einen Überblick über den Verlauf der Temperatur in meinen Versuchen. Schon beim ersten Blicke auf die Kurven lässt sich die merkwürdige Tatsache konstatieren, dass die Temperatur der Tauben in verschiedenen Versuchen ungleiche Höhen erreicht, was auf eine individuelle Verschiedenheit der Versuchstiere zurückgeführt werden muss.

Wenn wir die Kurven miteinander vergleichen, so fällt sofort ein grosser Unterschied zwischen der ersten und dritten Kurve einerseits und der zweiten und vierten Kurve andererseits ins Auge. Während die erste und dritte Kurve eine Temperatursteigerung von 3,2° bzw. 2,6° zeigt, beträgt diese Temperaturerhöhung bei der zweiten und vierten (von den Tieren mit nicht ausgeschalteten Luftsäcken) nur 0,9° bzw. 0,7°. Die Tauben mit intakten Luftsäcken vermögen ihre Temperatur zwar nicht auf einer konstanten Höhe zu erhalten,

1) Ohne künstliche Erwärmung sinkt die Temperatur des Körpers bis auf 32° C. binnen einer halben Stunde. Bei der Erwärmung kann man sie über 38° C. erhalten.

aber die bei Tetanisierung eintretende Temperatursteigerung ist nur eine unbedeutende. Die Tauben aber, bei welchen die grössten Luftsäcke ausgeschaltet wurden, vermögen die durch die Tetanisierung bedingte Temperatursteigerung viel weniger herabzudrücken; infolgedessen steigt ihre Temperatur verhältnismässig hoch an.

Bei näherer Analyse der Kurven zeigt sich auch, dass jede Tetanisierung eine Erhöhung der Körpertemperatur und bald darauf eine grössere Frequenz der Atemzüge mit sich bringt. Diese Temperatursteigerung ist immer stärker ausgesprochen bei den Tauben mit ausgeschalteten Luftsäcken als bei denen, deren Luftsäcke intakt waren. 1—2 Minuten nach der Tetanisierung, besonders nach der ersten, zeigt die Temperatur die Tendenz, auf derselben Höhe zu bleiben oder sogar zu sinken. Nur die Taube Nr. 1 hatte nach der ersten Tetanisierung eine länger dauernde Steigerung der Temperatur, was wahrscheinlich als individuelle Erscheinung anzusehen ist. Die Tauben mit intakten Luftsäcken zeigen oft gar keine Wirkung der Tetanisierung auf ihre Körpertemperatur, die in diesen Fällen entweder auf derselben Höhe bleibt oder sogar sinkt, was bei der Taube Nr. 2 nach der zweiten Tetanisierung und bei der Taube Nr. 4 nach der vierten und sechsten Tetanisierung zu sehen ist. Eine solche Erscheinung kommt jedoch bei den Tauben Nr. 1 und 3 nie vor.

Das Resultat der Versuche, welches aus diesen Kurven zu ersehen ist, lässt sich auf folgende Weise zusammenfassen.

Bei den Tauben mit ausgeschalteten Luftsäcken kann die Temperatur bei der Tetanisierung der Fliegmuskeln resp. derer Nerven bis zur Übererhitzung der Tiere ansteigen, weil sie ihrer kompensatorischen Abkühlungsapparate zum grössten Teil beraubt sind. Die Tauben jedoch, deren Luftsäcke ungestört funktionieren können, vermögen bei der gleichen Tetanisierung und somit der gleichen Wärmeentwicklung die Temperatursteigerung durch Wärmeabgabe bis zu einem gewissen Grad hintanzuhalten.

Damit ist gezeigt, dass man die Luftsäcke als eine spezifische Vorrichtung zum Zwecke der Wärmeregulation des Vogelkörpers betrachten muss, womit nicht gesagt sein soll, dass ihnen bloss diese eine Funktion zukommt.

Es wäre vielmehr möglich, dass bei der in der Natur waltenden Ökonomie von Material und Kräften ein solches System mehreren Zwecken dient und noch manche vielleicht sehr wichtige Neben-

funktionen besitzt. Daher will ich auch nicht jene Ansichten verneinen, die von Autoren, wie Strasser, Wiedersheim u. a., nach eingehenden Überlegungen geäußert wurden, dass nämlich die Pneumatisation des Körpers den Zweck habe, die Ansatzflächen der Flugmuskeln ohne beträchtliche Gewichtszunahme zu vergrößern. Ich kann auch nicht leugnen, dass die Luftsäcke für die Respiration von Nutzen sein können (M. Baer, l. c.).

Um von vornherein einen Einwand zu beseitigen, will ich noch über einen Versuch von Strasser, Wiedersheim u. a. eine kurze Bemerkung machen.

Es wird schon seit langem behauptet, dass der Vogel beim Fluge seine Atembewegungen einstellt, was aus einem alten Experiment mit voller Klarheit hervorgehen soll.

Wenn man nämlich einen starken Luftstrom mittelst eines Gebläses an der Nase der Taube vorbeiziehen lässt, so sieht man sogleich, dass die Taube ihre Atembewegungen einstellt (Wiedersheim), oder dass dieselben sehr oberflächlich werden (M. Baer). Die Taube befindet sich scheinbar im Zustande der Apnoë.

Das spricht aber so lange nicht gegen meine Auffassung, solange nicht klargestellt ist, woher der stundenlang fliegende Vogel, der keine oder nur minimale Atembewegungen macht, seinen Sauerstoff nimmt. Genügt aber der Luftwechsel dem Sauerstoffbedürfnis, so wird er nicht kleiner sein als in der Ruhe, also auch nicht zu klein, um die angenommene Abkühlung zu bewirken. Hierbei muss noch bemerkt werden, dass beim Fluge in der Trachea der Vögel mit den Flügelschlägen synchrone Druckschwankungen stattfinden¹⁾.

Zum Schlusse sei es mir erlaubt, dem Herrn Hofrat Professor Exner für die Anregung zu dieser Arbeit wie auch für die Hilfe, welche er mir zuteil werden liess, meinen besten Dank auszusprechen. Ebenso danke ich dem Herrn Assistenten Dr. C. Schwarz für die freundliche Unterstützung, die er mir bei meinen Versuchen angedeihen liess.

1) G. Bert, zitiert nach Strasser, S. 202.

Tafelerklärung.

Tafel XII.

- Fig. *a*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea (*t*) und im Saccus intermed. anterior (*l*) der Taube.
- Fig. *b*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea (*t*) und im Saccus abdominalis (*m*) der Taube.
- Fig. *c*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea (*t*) und im Saccus intermed. poster. (*n*) von *Corvus frugilegus*.
- Fig. *d*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea und im Saccus abdominalis (*o*) von *Corvus frugilegus*.
- Fig. *e*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea (*t*) und im Saccus intermed. anterior (*p*) von *Corvus corone*.
- Fig. *f*. Registrierung der Druckschwankungen in der Trachea (*t*) und in dem Luftraume des Humerus (*r*) von *Corvus corone*.

Tafel XIII.

Temperaturverlauf der Tauben, deren Fliegmuskulatur zeitweilig in Tetanus versetzt wird. Temperaturmessung im Mastdarm. Das Wasser der Leiter'schen Röhren hatte die Temperatur von 45° C. $\vee\vee\vee\vee$ = Tetanisierung. Römische Ziffern bedeuten den Rollenabstand des Induktoriums. Arabische Ziffern bedeuten die Frequenz der Atemzüge. Die horizontale Zahlenreihe bedeutet die Zeit. Die vertikale Zahlenreihe bedeutet die Temperatur. Bei Kurve 1 und 3 waren die Luftsäcke tamponiert.
