

Zeitschrift: Mitteilungen der Naturforschenden Gesellschaft Bern
Herausgeber: Naturforschende Gesellschaft Bern
Band: - (1920)

Artikel: Ueber die Regulation der Körperwärme bei den Säugetieren
Autor: Isenschmid, Robert
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-319280>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 11.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Robert Isenschmid.

Ueber die Regulation der Körperwärme bei den Säugetieren.¹⁾

Mit der Regulation der Körperwärme sind so viele Einrichtungen des Organismus verknüpft, mit ihr hängen so viele Fragen der Physiologie und Pathologie zusammen, dass nicht daran zu denken ist, sie in einem kurzen Vortrage vollständig und allseitig darzustellen.

Ich möchte nur versuchen, Ihre Aufmerksamkeit auf einige spezielle Probleme zu lenken, die, wie ich glaube, von besonderem Interesse sind und deren weitere Erforschung die Aufgabe der nächsten Zukunft sein dürfte.

Was die Wärmeregulation leistet und wie weit sie im Tierreich verbreitet ist, möchte ich Ihnen zunächst kurz vergegenwärtigen.

Eine einigermaßen konstante Körpertemperatur haben nur die Säugetiere und Vögel. Niedrigere Wirbeltiere sind ausnahmslos in ihrer Temperatur von derjenigen der Umgebung in hohem Masse abhängig. Mit dem Sinken ihrer Körpertemperatur in kalter Umgebung sinkt auch die Lebhaftigkeit ihres Stoffwechsels und sinken die Leistungen ihres ganzen Organismus. Nur bei höheren äusseren und damit auch inneren Temperaturen hält sich ihr Stoffwechsel auf einer derartigen Höhe, dass die Lebensvorgänge eine ansehnliche Lebhaftigkeit erreichen können. Gewiss weist auch der Organismus einzelner Tiere, die nicht Säugetiere und Vögel sind, einzelne Einrichtungen auf, denen man die Bedeutung einer Regulation der Körperwärme nicht absprechen kann, Vorrichtungen, die geeignet sind, die Organismen gegen extreme, mit ihrem Leben unverträgliche thermische Einflüsse zu schützen. Doch sind diese Einrichtungen von Grund aus verschieden von denjenigen, welche die Wärmeregulation der sogenannten warmblütigen Tiere bewirken. Ich denke dabei an die starke Wasserabgabe durch die Haut mancher Amphibien und

¹⁾ Nach einem Vortrage.

Reptilien, welche diese vor der Ueberhitzung bei sommerlicher Wärme schützt, an den Wechsel der Farbe des Integumentes bei wechselnden Temperaturen und wechselnder Bestrahlung, wie er bei gewissen Reptilien, z. B. *Uromastix*¹⁾ eintritt. Ich erinnere auch an die verhältnismässig hohen Temperaturen, welche man auch im Winter in Bienenkörben feststellen kann.

Irgend etwas aber, was als echte Vorstufe der Wärmeregulation der höchsten Wirbeltiere aufgefasst werden könnte, gibt es auch nicht bei den Reptilien. Die immer wieder in der älteren und auch in der neueren Literatur auftauchende Angabe²⁾, dass gewisse Schlangen mittelst ihrer hohen Körperwärme ihre Eier bebrüten, beruht keineswegs auf Beobachtungen über eine echte Wärmeregulation bei diesen Tieren, denn von den genau untersuchten Schlangen hatte keine die Fähigkeit, eine Körpertemperatur festzuhalten, die über der der Umgebung stand. Im Gegenteil bedingt die starke Wasserabgabe durch die Haut dieser Reptilien in der Regel eine etwas niedrigere Temperatur als die der Umgebung. Dass bei Behinderung der Wärmeabgabe durch Umhüllung mit einem schlechten Wärmeleiter auch bei diesen Tieren eine gewisse Wärmestauung auftreten könnte, muss man natürlich für möglich halten. Diejenigen aber, die derartige Vorgänge als Vorstufe der Wärmeregulation der Säugetiere auffassen, verkennen, dass die Entstehung dieser Erscheinungen völlig verschieden ist, von dem, was wir bei den höchsten Wirbeltieren antreffen.

Gewiss tritt uns auch die echte Wärmeregulation sowohl in der Phylogenese als in der Ontogenese zunächst in unvollkommener Gestalt entgegen. Es liegen mehrere Beobachtungen vor, nach denen die Monotremen nicht nur eine niedrigere Körpertemperatur haben, sondern vor allem auch eine recht inkonstante. Bei einem Exemplar von *Echidna* schwankte die Körpertemperatur zwischen 25,5 und 34,8°, wies also eine Schwankung von 10 Grad auf, während sich die Lufttemperatur um 30 Grad veränderte. Dies ist immerhin schon eine ansehnliche wärmeregulatorische Leistung, die hoch über allem steht, was bei niedrigeren Wirbeltieren beobachtet ist. Diese Regulation würde nach Martin³⁾ ausschliesslich durch Veränderung der Wärmebildung zustande kommen, also eine sogenannte che-

¹⁾ Krehl & Soetbeer. A. f. d. gesamte Physiol. Bd. 77, 611, 1899.

²⁾ z. B. Pflüger, in Pflügers A. f. d. ges. Physiol. Bd. 18, S. 373, 1878.

³⁾ Martin J. Proceed. Roy. Society., Bd. 68., S. 352. 1901.

mische Wärmeregulation sein, während die Wärmeabgabe bei diesem Tiere keinerlei regulatorischer Veränderung fähig wäre. Ornithorhynchus dagegen ist auch im stande, seine Wärmeabgabe regulatorisch zu verändern. Seine Körpertemperatur ist viel konstanter als bei Echidna, aber niedriger als bei den Säugetieren anderer Klassen.

Bei den Marsupialiern steht die Körpertemperatur schon auf einer Höhe, die der des Menschen sehr nahe steht. Zwischen 36 und 37 Grad; auch ist ihre Konstanz nicht geringer, als bei den höheren Säugetieren. Diese Konstanz ist auch bei den am besten regulierenden Tieren keine absolute. Beim Menschen z. B. sind ja tägliche Schwankungen von 0,8 bis zu einem vollen Grade durchaus nichts abnormes.

Dass bei körperlicher Arbeit in der Hitze die Temperatur bis zu Höhen steigen kann, die man unter anderen Umständen als fieberhafte bezeichnet, ohne dass die Wärmeregulationseinrichtungen irgendwie defekt wären, zeigt auch, dass die Wärmeregulation in der Erzielung einer ganz konstanten Temperatur recht unvollkommen ist. Jedenfalls steht sie darin einem guten Thermostaten, wie man ihn für bakteriologische und viele andere Zwecke braucht, wesentlich nach.

Anderseits vermag diese ungefähr konstante Temperatur von manchen Tieren gegenüber den in weitestem Umfange wechselnden äusseren Temperaturen mit ihrer annähernden Konstanz aufrecht erhalten zu werden. Man denke sich die starke Wärmeentziehung, die z. B. der im Winter in arktischen, halb zugefrorenen Gewässern schwimmende Seehund erleidet. Er hat dabei die gleiche Temperatur, wie wenn er sich auf einem sommerlich erwärmten Felsen sonnt. Oder man denke sich einen Polarfuchs, der seine normale Temperatur von 39 bis 40 Grad, oder ein Schneehuhn, das seine 43 Grad C. gegenüber einer Lufttemperatur von z. B. -35 aufrecht erhält, bei einem Temperaturgefälle also von über 70 Grad¹⁾. Auch diese Tiere haben an der sommerlichen Sonne die gleiche Temperatur.

Dass die Neugeborenen vieler Tierarten, auch des Menschen, eine mangelhafte Wärmeregulation haben, die sich aber schon nach wenigen Tagen oder Wochen wesentlich vervollkommt, daran möchte ich Sie nur kurz erinnern.

¹⁾ Parry and Lyon, Black. Cit. nach Pembrey Schäfers Text Book of Physiology. London 1898. Bd. 1., S. 817.

Am bebrüteten Hühnerei lässt sich die allmähliche Entwicklung der chemischen Wärmeregulation direkt verfolgen ¹⁾.

Welches ist der Mechanismus dieser zwar nicht ganz akkuraten, aber (wenn man so sagen darf) quantitativ so sehr leistungsfähigen Wärmeregulation der homoiothermen Organismen?

Damit die Körpertemperatur konstant bleiben kann, müssen die Wärmebildung und Wärmeabgabe jederzeit genau miteinander übereinstimmen. Die Regulation kann sowohl den einen wie den anderen Faktor betreffen. Die Regulation der Wärmebildung, die Anpassung der im Körper sich abspielenden Verbrennungen an die Bedürfnisse des Wärmehaushaltes, nennt man « chemische Wärmeregulation ». Mit dem Namen « physikalische Wärmeregulation » belegt man gemeinhin die regulatorischen Veränderungen der Wärmeabgabe.

Die Mauserung, den Wechsel der isolierenden Fähigkeit der Wärmeschutzdecke mit der Jahreszeit, kann man, wenn man will, im weiteren Sinne des Wortes zur physikalischen Wärmeregulation rechnen, ebenso vielleicht in einzelnen Fällen die periodischen Veränderungen des Fettpolsters, z. B. die herbstliche Mästung einzelner Nagetiere. Auch Veränderungen der Haltung mancher Tiere, Zusammenrollen und Ausstrecken kann unter Umständen dahin gerechnet werden. Was man aber gewöhnlich in erster Linie mit physikalischer Wärmeregulation bezeichnet, sind die raschen Veränderungen der Wärmeabgabe, wie sie durch die Erweiterung und Verengung der Blutgefäße der Haut geschehen. Auch an die Veränderung der Wasserverdunstung auf der Haut durch Veränderung der Sekretion von Schweissdrüsen denkt man, wenn man von physikalischer Wärmeregulation schlechthin spricht. Das Verständnis ihrer Wirksamkeit macht nicht viel Schwierigkeit. Es ist klar, dass wenn die erweiterten Gefäße einen reichlichen Strom warmen Blutes an die Oberfläche der Haut führen, die Vorbedingungen für die Wärmeabgabe an die kühlere Umgebung günstige sind und anderseits, dass die Wärmeabgabe geringer wird, wenn die Kontraktion der die Haut versorgenden Blutgefäße nur einen spärlichen Blutstrom an die Körperoberfläche gelangen lässt. Dass die Verdunstung des Schweisses auf der Haut viel Wärme bindet, bedarf keiner weiteren Erklärung.

Das Schwitzen ist allerdings bei den homoiothermen Tieren durchaus keine allgemeine Erscheinung. Wohl die meisten ver-

¹⁾ Pembrey, l. c.

mögen überhaupt nicht zu schwitzen, viele schwitzen nur an einzelnen Körperteilen, z. B. an der Schnautze, am Halse oder an den Extremitäten, wie die Katze. Eine nur lokale Schweisssekretion kann natürlich nicht die gleiche Wirkung auf die Wärmeabgabe haben wie das Schwitzen am grössten Teile des Integumentes, wie wir es beim Menschen und dem Pferde und seinen Verwandten kennen.

Anstatt auf der Haut haben manche nicht schwitzende Tiere die Fähigkeit, wechselnde Mengen Wasser auf ihren Schleimhäuten verdunsten zu lassen, auf der Zunge und den Zugängen zum Respirationstraktus. Die Wärmepolypnoe des Hundes ist ja allbekannt und ihre Wirksamkeit im Dienste der Wärmeregulation als wärmeentziehender Faktor auch durch genaue Beobachtungen erwiesen. Rasche Atmung bei hohen Aussentemperaturen ist ein bei vielen Säugetieren wiederkehrendes Phänomen. Wie weit es aber bei den verschiedenen Säugetierklassen als entwärmender, regulatorischer Faktor eine nennenswerte Rolle spielt, wäre noch zu untersuchen. Für das Kaninchen z. B. ist die wärmeentziehende regulatorische Wirksamkeit seiner Wärmepolypnoe auf Grund sorgfältiger Untersuchungen bestritten¹⁾.

Die am weitesten verbreitete Form der physikalischen Wärmeregulation ist unstreitig die auf Veränderungen der Gefässweite der Haut beruhende.

Während die physikalische Wärmeregulation in erster Linie dem Schutze gegen Ueberwärmung dient, wirkt die chemische Wärmeregulation vor allem gegen die Abkühlung. Auch sie scheint bei verschiedenen Tieren eine quantitativ recht verschiedene Rolle zu spielen.

Bei einem hungernden Meerschweinchen fand R u b n e r²⁾, z. B. bei einer Aussentemperatur von 0 Grad eine Steigerung der Kohlen säureabgabe auf 253 % derjenigen, die bei 30 Grad Aussentemperatur bestanden hatte. Auch bei Hunden, Katzen, Ratten und anderen Versuchstieren sind Veränderungen des Gesamtstoffwechsels von ähnlicher Grösse festgestellt worden, wenn man die Tiere verschiedenen Temperaturen aussetzten.

Beim Menschen dagegen spielt die chemische Wärmeregulation anscheinend quantitativ eine sehr viel geringere Rolle, so dass ein-

¹⁾ Walbaum: Arch. f. exp. Patholog. u. Pharm. Bd. 72, S. 153, 1913.

²⁾ vergl. «Die Gesetze des Energieverbrauches bei der Ernährung. Leipzig, Wien 1902.

zelne Autoren ihr Bestehen bezweifeln zu können glaubten. Doch lassen wir den Menschen, der infolge seiner künstlichen Wärmeregulation durch Kleidung, Heizung u. s. w. möglicherweise in einigen natürlichen Fähigkeiten verkümmert erscheint, am besten fürs erste ausser Betracht.

Halten wir daran fest, dass eine mehr oder weniger gut ausgebildete chemische Wärmeregulation bei allen darauf untersuchten Säugetieren festgestellt werden konnte.

In welchen Organen findet diese Steigerung des Stoffwechsels bei niedrigen Aussentemperaturen statt?

Bekanntlich vermag nichts den Gesamtumsatz im Organismus in dem Masse zu steigern, wie lebhafte Muskeltätigkeit. Ein Mensch kann bei anstrengender Arbeit um mehrere hundert Prozent mehr Wärme produzieren als in der Ruhe. Nun ist es ja eine allbekannte Tatsache, dass Mensch und Tier bei niedrigen Aussentemperaturen die Neigung haben, sich mehr zu bewegen, während hohe, sommerliche Temperaturen uns und die meisten Säugetiere zu träger Ruhe veranlassen können. Dieser Wechsel der willkürlichen Innervationen und der damit verknüpften Wärmebildung mit den Veränderungen der Aussentemperatur verdient selbstverständlich den Namen chemische Wärmeregulation, und ihr Bestehen in diesem Sinne kann auch beim Menschen unmöglich bestritten werden. Eine andere Frage ist, ob ausser der auf willkürlicher oder doch wenigstens wahrnehmbarer motorischer Innervation der quergestreiften Skelettmuskeln beruhenden Wärmeregulation noch eine andere davon unabhängige chemische Wärmeregulation besteht. Man kann die Entscheidung dieser Frage auf verschiedenem Wege versuchen.

1. Durch Beobachtung des intakten Organismus bei verschiedenen Temperaturen.

2. Durch Beobachtung des Organismus nach künstlicher Ausschaltung der Muskulatur.

Gegen das Resultat der einfachen Beobachtung von Tieren bei niedriger Aussentemperatur lässt sich natürlich immer einwenden, dass, wenn auch die Tiere sich scheinbar völlig regungslos verhalten, doch Steigerungen des mechanischen Muskeltonus und häufige Kontraktionen einzelner Muskelemente und Bündel von vielleicht mikroskopischem Ausmass bestehen können, die, wenn sie zu keinem Bewegungseffekt am Skelett oder der Haut führen, dem Beobachter entgehen. Dass chemische Wärmeregulation bei Versuchstieren ohne irgend welche wahrnehmbare Muskel-

unruhe bestehen kann, muss immerhin als festgestellt gelten¹⁾. Versuche an Menschen, die ja über Zittern in ihren Muskeln und über Tonussteigerung Auskunft geben oder auch sie willkürlich unterdrücken können, sind von verschiedener Seite gemacht worden und haben zu widersprechenden Ergebnissen geführt. Bei niedrigen Aussentemperaturen ist Steigerung der Wärmeproduktion oder der Kohlensäureabgabe auch bei grösster Muskelruhe beobachtet worden, anderseits sind solche Steigerungen gelegentlich auch dann vermisst worden, wenn deutliches Muskelzittern bestand²⁾. Auch der Mensch ist kein einwandfreies Versuchstier. Er könnte, wie gesagt, infolge des Tragens von wechselnder Kleidung bei wechselnder Jahreszeit, infolge der Anwendung von Heizung und anderer Kulturerrungenschaften in seiner Regulationsfähigkeit, namentlich gegenüber niedrigen Temperaturen mit der Zeit verkümmert sein. Anderseits ist die Einhaltung absoluter Muskelruhe in kalter Luft eine sehr schwierige Sache, wird doch von einzelnen Beobachtern, welche Selbstversuche angestellt haben, sogar der Einfluss von psychischen Vorstellungen auf den Muskeltonus betont. Wegen der Unannehmlichkeiten und Schwierigkeiten, welche mit derartigen Versuchen verbunden sind, besitzen wir fast nur ganz kurzfristige Experimente über Kälteeinwirkung am Menschen, denen keine allzugrosse Beweiskraft zukommt. Längerdauernde Versuche sind Rubner²⁾ gelungen und haben ergeben, dass auch bei möglichst grosser Muskelruhe eine Steigerung der Kohlensäureausscheidung bei fallender Lufttemperatur beim Menschen eintreten kann.

Nach den auf Beobachtung des unverletzten Organismus beruhenden Wahrnehmungen haben wir also anzunehmen, dass bei Säugetieren allgemein eine von der mechanischen Muskelaktion unabhängige chemische Wärmeregulation in der Tat besteht.

Die Ausschaltung der mechanischen Muskelaktion durch Gifte oder operative Eingriffe schien einen besonders sichern Weg zur Beantwortung der aufgeworfenen Frage zu bieten.

Das Pfeilgift Curare lähmt, wie bekannt, die Muskulatur dadurch, dass es den Uebertritt des motorischen Impulses vom Nerven auf den Muskel verhindert. Man könnte deswegen erwarten, dass nichts einfacher wäre, als die Tiere mit Curare zu lähmen und ihr Wärmeregulationsvermögen in diesem Zustand zu prüfen. Während langer Zeit galt es nach den Untersuchungen erster Au-

¹⁾ Rubner, l. c.

²⁾ Rubner, l. c.

toren für ausgemacht, dass Curare mit der Aufhebung der mechanischen Muskelaktion auch die chemische Wärmeregulation aufhebt, dass also beide Funktionen an die gleichen, durch das Gift unterdrückten Impulse gebunden seien.

Heute wissen wir dagegen aus verschiedenen Versuchen, dass auch durch Curare gelähmte Tiere Erscheinungen von chemischer Wärmeregulation aufweisen können. Ferner wissen wir, dass das Gift in grossen Gaben auch andere Funktionen als die der quergestreiften Muskulatur schädigt, dass also etwaige Störungen der Wärmeregulation bei den damit vergifteten Tieren auch eine andere Erklärung finden können. Im Gegensatz zu früher entnimmt man den Versuchen mit Curarevergiftung heute mehr Argumente zu Gunsten der Unabhängigkeit der chemischen Wärmeregulation von der mechanischen Muskelaktion.

Den Versuchen an Tieren mit verletztem Nervensystem wollen wir eine etwas ausführlichere Besprechung widmen¹⁾, weil sie uns weitere Einblicke in den Mechanismus der Wärmeregulation gestatten und uns namentlich auch der Frage näher treten lassen, welche Einrichtungen es sind, welche das geregelte Zusammenspiel der verschiedenen an der Wärmeregulation beteiligten Faktoren gewährleisten.

Durchschneidet man das Rückenmark bei einem Kaninchen oberhalb des ersten Dorsalsegmentes, ist nicht nur der grösste Teil seiner Muskulatur gelähmt, sondern auch in der Tat die chemische Wärmeregulation aufgehoben. Durchschneidet man anstatt z. B. am 8. Halssegment nur um zwei Segmente weiter unten, d. h. am zweiten Dorsalsegment, so dass nicht viel weniger Muskeln gelähmt sind als beim vorigen Tier, bleibt die chemische Wärmeregulation äusserst lebhaft, während die physikalische, wie übrigens auch beim vorigen Tier, schwer gestört ist. Wenn dieser kleine Niveauunterschied in der Höhe der Durchschneidung wie Freund, Grafe und Strassmann²⁾ gezeigt haben, einen so grossen Unterschied ausmacht, kann nicht wohl der Ausfall einiger weniger Muskelgruppen, nämlich der vom ersten Dorsalsegment innervierten, mehr dafür verantwortlich gemacht werden. Fügten die genannten Autoren zu der Durchschneidung des Brustmarkes diejenige der aus dem 8. Cervikalsegment und aus dem ersten Dorsalsegment austretenden Nervenwurzeln hinzu oder extirpierten sie das Ganglion stellatum Nervi Sympathici, so war wiederum auch die che-

¹⁾ Vergl. die schematische Zeichnung auf der Tafel.

²⁾ Arch. f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 69, 1912. Bd. 70, 1912. Bd. 73, 1913.

mische Wärmeregulation gestört, beziehungsweise aufgehoben. Mit den Wurzeln der genannten Nerven verlassen aber sympathische Nervenfasern das Rückenmark.

Auch eine Durchschneidung der beiden Nervi Vagi unter dem Zwerchfell verschlechtert die Wärmeregulation des Tieres mit durchschnittenem Brustmark so, dass man annehmen muss, dass die Vagusdurchschneidung die chemische Wärmeregulation schwer beeinträchtigt.

Muskellähmung allein hebt die Wärmeregulation nicht auf. Das geht auch aus einem Versuche von Sinelnikow¹⁾ hervor, der den Wärmestich mit Erfolg ausführen konnte bei einem Kaninchen, bei dem durch Durchschneidung des Rückenmarkes im Lendentheil und durch Durchtrennung der Plexus brachiales der grösste Teil der quergestreiften Muskulatur gelähmt war.

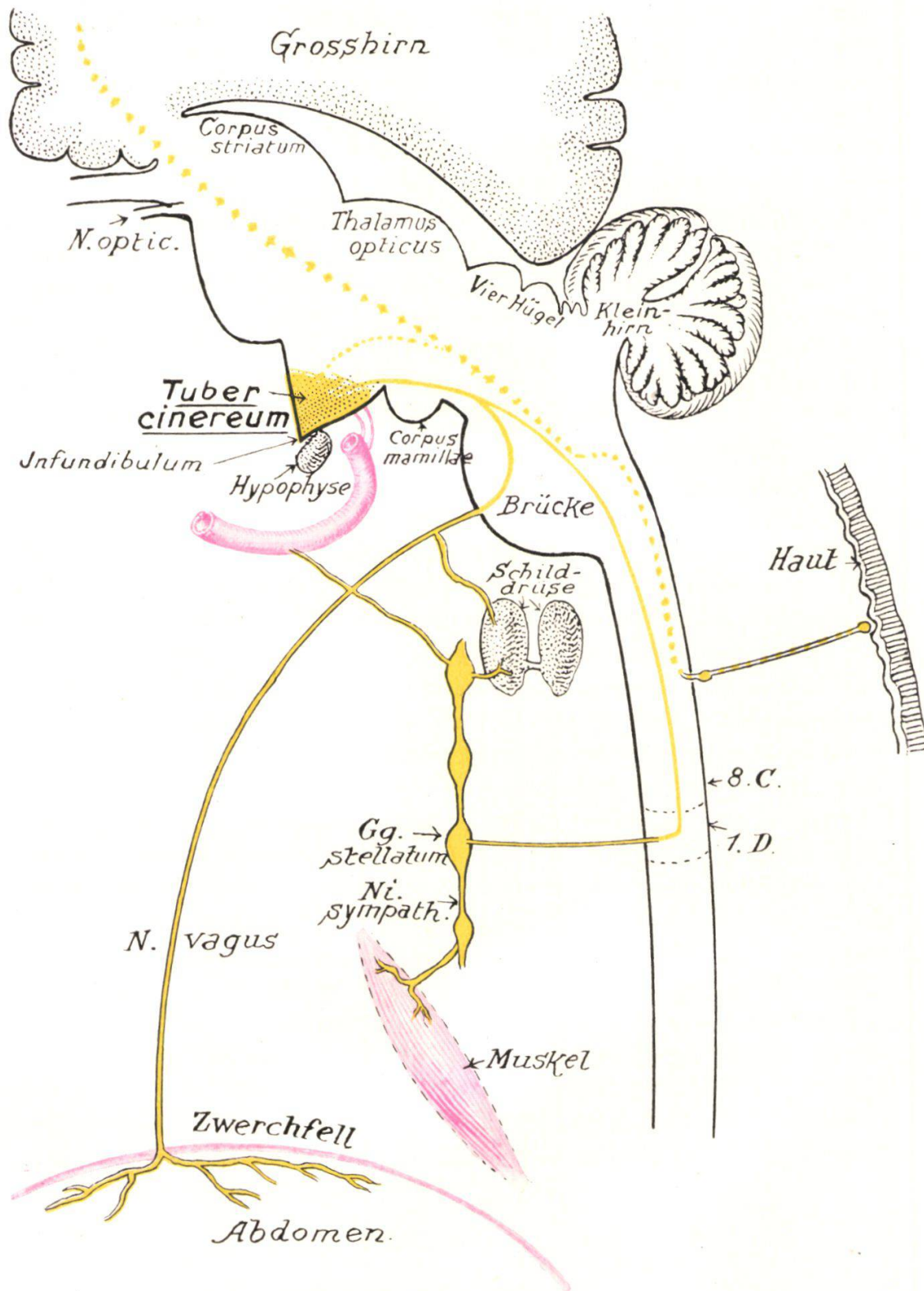
Wenn hohe Rückenmarksdurchschneidungen gleichzeitig Muskeln lähmen und die Wärmeregulation stören, gibt es einen Eingriff, der die Wärmeregulation, auch die chemische, aufhebt, ohne die quergestreifte Körpermuskulatur zu lähmen: Das ist die Durchtrennung der rückwärtigen Verbindungen des Tuber Cinereum an der Basis des Zwischenhirns. Durch diesen Eingriff gelingt es, wie wir nachweisen konnten und an mehreren Dutzend Kaninchen immer wieder festgestellt haben²⁾, die Wärmeregulation ebenso vollständig aufzuheben, wie durch die Durchschneidung des Cervikalmarkes. Ich glaube also, an der Basis des Zwischenhirns, speziell im Tuber cinereum und seiner nächsten Umgebung den für die Wärmeregulation wichtigsten Teil des Zentralnervensystems gefunden zu haben. Dieses Wärmeregulationszentrum liegt, das ist in diesem Zusammenhang zu betonen, nicht an einer für die motorische Innervation der quergestreiften Muskulatur in erster Linie massgebenden Stelle. Diese Beobachtungen, zusammen mit denjenigen an Tieren mit Rückenmarksdurchschneidung in verschiedenen Höhen, lassen es m. E. als ausgeschlossen erscheinen, dass die motorische Innervation der quergestreiften Muskeln und die Impulse für die chemische Wärmeregulation identisch seien. Dies muss betont werden, weil dank der grossen Autorität Rubners und seiner unüber-

¹⁾ Arch. f. Physiol. 1910, S. 295.

²⁾ Isenschmid und Krehl. Arch. für exp. Path. und Pharm. Bd. 70, 1912.

Isenschmid u. Schnitzler, ebenda. Bd. 76, 1914.

Isenschmid, ebenda. Bd. 85, 1920; ferner Med. Klinik 1914, Nr. 7.



Schema des nervösen Mechanismus der Wärmeregulation.

trefflichen umsichtigen Versuche über Wärmeregulation und Stoffwechsel die gegenteilige Ansicht noch vielfach verbreitet ist.

Wenn es die motorische Innervation der quergestreiften Muskeln allein nicht ist, die die chemische Wärmeregulation vermittelt, so stehen wir vor der Frage, ob die Muskulatur überhaupt nicht der Ort jener regulatorischer Veränderungen der Wärmebildung ist, ob sie in anderen Organen sich abspielt, auf welche sonstige Weise diese interessante Funktion zustande kommt. Die weitere Erörterung dieser Frage möchte ich anknüpfen an die soeben erwähnte Annahme eines Wärmeregulationszentrums an der Basis des Zwischenhirns. Zunächst müsste ich Ihnen diese Annahme näher begründen.

Durchtrennt man bei einem Kaninchen die Hirnbasis so, dass das ganze Vorderhirn, d. h. das Grosshirn einschliesslich der Streifenhügel von den hinteren Abschnitten des Zentral-Nervensystems vollkommen abgetrennt ist, vermag das betreffende Tier, wenn es sich einmal von den Folgen dieses Eingriffs auf seinen Allgemeinzustand erholt hat, seine Körpertemperatur im wesentlichen so zu regulieren, wie ein normales. Sowohl im Thermostaten von 34 Grad wie bei einer Zimmertemperatur von 15 Grad behält es seine normale Temperatur von ca. 39 Grad bei. Das ganze Vorderhirn, und namentlich auch das corpus striatum mit der klassischen Wärmestichstelle ist also für das Zustandekommen einer Wärmeregulation entbehrlich. Auch der grösste Teil des Thalamus opticus, namentlich die dorsalen und lateralen Portionen, können noch abgetrennt oder zerstört werden, ohne dass das Tier die Fähigkeit, bei wechselnden Aussentemperaturen eine konstante Körpertemperatur beizubehalten, verliert. Trennt man dazu aber noch die basal und median gelegenen Teile des Zwischenhirns, also namentlich das tuber cinereum ab, ist die Wärmeregulation völlig aufgehoben, d. h., das Tier kann in den folgenden Tagen und Wochen, solange es überhaupt den Eingriff überlebt, nur noch bei einer einzigen, bestimmten Lufttemperatur seine Körpertemperatur normal erhalten, bei einer Temperatur, die je nach der Grösse des Tieres und der Ventilation des Thermostaten zwischen 24 und 32 Grad Celsius liegt, die sich aber auch nicht um einen oder zwei Grade heben oder senken lässt, ohne dass die Temperatur des Versuchstieres entsprechend steigt oder fällt. Bei 33—34 Grad tritt eine starke Ueberhitzung des Tieres ein, die es, wenn nicht rechtzeitig für

Abkühlung gesorgt wird, binnen kurzem tötet. Sinkt die Temperatur des Thermostaten unter die für das Tier passende Temperatur oder bringt man es gar ausserhalb, in eine Luft von z. B. 20 Grad, so fällt seine Körpertemperatur in gerader Linie ab, bis zu Graden, die mit dem Leben nicht mehr vereinbar sind.

Wird das Tier bei der konstanten Aussentemperatur gehalten, die ihm seine normale Körpertemperatur belässt und wird ihm nun Nahrung zugeführt, so steigt unter dem Einfluss der Nahrung seine Temperatur in den folgenden Stunden beträchtlich an; die « spezifisch-dynamische Wirkung » der Nahrung, deren Einfluss auf die Körpertemperatur beim intakten Organismus durch die Wärmeregulation kompensiert wird, drückt sich direkt in der starken Steigerung der Körpertemperatur aus. Auch Gifte, die auf den Wärmehaushalt einwirken, üben bei diesen Tieren Wirkungen auf die Körpertemperatur und den Stoffumsatz aus, die bei intakter Wärmeregulation wegen der dabei wirksam werdenden Kompensation nicht zu Tage treten¹⁾.

Der Gaswechsel dieser Tiere bei verschiedenen Körpertemperaturen und Aussentemperaturen unterschied sich in nichts von demjenigen bei Tieren mit durchschnittenem Halsmark. Bei diesen letzteren ist das gänzliche Fehlen auch der chemischen Wärmeregulation durch besonders darauf gerichtete Gaswechseluntersuchungen exakt nachgewiesen²⁾.

Alle diese Störungen treten auch ein, wenn man, anstatt die ganzen vorderen Teile des Gehirns abzutrennen, nur die rückwärtigen Verbindungen der medianen und basalen Teile des Zwischenhirns durch einen verhältnismässig kleinen Schnitt abtrennt.

Auch bei der Entstehung des Fiebers ist diese Stelle in besonderer Weise beteiligt. Dies haben Cloetta und Waser³⁾ nachgewiesen, indem sie in den dritten Ventrikel und gleichzeitig in andere Teile des Gehirns und des Körpers feinste Thermometer einführten. Wurde nun Tetrahydrobethanaphtylamin, das am stärksten fiebererregende chemische Agens, in das Blut des Versuchstieres gebracht, fing das Thermometer im dritten Ventrikel schon wenige Sekunden nach der Injektion an zu steigen, während die an anderen Stellen liegen-

¹⁾ Isenschmid, Arch. f. exper. Pathol. u. Pharmac. Bd. 75, 1913 u. Bd. 85, 1920

²⁾ Freund u. Grafe, ebenda. Bd. 70, 1912.

³⁾ Ebenda. Bd. 73, 1913.

den Thermometer erst nach längerer Zeit folgten. Die Umgebung des dritten Ventrikels, die medianen Teile des Zwischenhirns, werden also durch eine fiebererregende Substanz früher zu vermehrter Wärmebildung, zu gesteigerter Tätigkeit angeregt als andere Teile des Gehirns und des Körpers. Damit dürfte wohl erwiesen sein, dass jenem Gehirnteil für die Wärmeregulation eine besondere Bedeutung zukommt. Das Tuber cinereum und seine Umgebung wird von neueren Autoren in Anspruch genommen als wichtiges Zentrum für den N. Sympathicus und auch für den Vagus und andere cranial autonome Innervationen¹⁾. Elektrische Reizung in dieser Gegend wirkt bei Tieren ähnlich wie eine Reizung des Hals-sympathicus. Ausserdem sind auch Verlangsamung der Herzaktion, sogenannte Vagusatmung, ja selbst Kontraktionen von Darm und Blase durch Reizung des Tuber cinereum hervorgerufen worden. Aus unseren bisherigen Auseinandersetzungen über die Forschungsergebnisse der Heidelberger medizinischen Klinik ging andererseits hervor, dass Sympathicus und Vagus an der Fortleitung der wärmeregulatorischen Impulse wesentlich beteiligt sind. Dass ein Wärmeregulationszentrum in diese für jene Nerven so wichtige Gegend verlegt wird, würde also sehr gut dazu passen.

Könnte es sich dabei aber nicht einfach um ein Zentrum für die Gefässinnervation handeln, ein Zentrum, welches die Blutverteilung im Körper beeinflusst? Ist die Annahme eines Wärmeregulationszentrums nötig? Diese Frage werfe ich auf, weil auch in neuester Zeit noch verschiedene Autoren gewisse Störungen des Wärmehaushalts mit guten Gründen vorwiegend oder ausschliesslich durch vasomotorische Vorgänge erklärt haben.

Ob eine derartige Erklärung alle wesentlichen Erscheinungen am Wärmehaushalt z. B. im infektiösen Fieber umfassen und befriedigend erklären kann, kann ich hier nicht erörtern, ohne von meinem Thema abzukommen. Das infektiöse Fieber ist ein relativ komplizierter Vorgang und auch ich glaube, dass jedenfalls die Tätigkeit der zentralen Wärmeregulation nicht alle Erscheinungen, welche der Wärmehaushalt im infektiösen Fieber darbietet, erklären könnte. Ich konnte im Gegenteil zeigen und habe bei anderer Gelegenheit auseinandergesetzt, dass wahrscheinlich unter anderem

¹⁾ Karplus u. Kreidl. Pflügers. Arch. f. d. ges. Physiologie. Bd. 129, 1909. 135, 143, 1912.

A s c h n e r B., ebenda. Bd. 146, S. 87, 1912.

auch an der Peripherie ausgelöste, nervöse Einflüsse dabei im Spiele sind ¹⁾).

Für die Wärmestichhyperthermie, für die Temperatursteigerung, welche durch Reizung gewisser Teile des Gehirns hervorgerufen werden kann und die im Vergleich zum infektiösen Fieber eine verhältnismässig einfache Störung des Wärmehaushaltes darstellt, ist eine einfache Erklärung, auch eine solche durch vasomotorische Störung allein, leichter durchführbar und in der Tat schon von verschiedener Seite gegeben worden. Jacobj ²⁾ z. B. stellt sich die Wirkung des Wärmestiches etwa folgendermassen vor: Der Stich reizt eine Hirnstelle, durch deren Vermittlung die Blutgefässe der Haut verengt werden. In der Haut zirkuliert deshalb weniger Blut, in den inneren Organen, die einer Abkühlung weniger ausgesetzt sind, um so mehr. Es geht dem Organismus also weniger Wärme verloren als normaliter. Er wird deshalb wärmer durch Wärmestaung. Der vermehrte Zufluss von Blut zu den inneren Organen veranlasst diese sekundär zu erhöhter Tätigkeit und damit zu vermehrter Wärmebildung. Die Veränderung der Blutverteilung führt also sekundär auch zu einer vermehrten Wärmebildung.

Sollte nicht vielleicht der Einfluss des Tuber cinereum auf die Wärmeregulation und namentlich auch die chemische Regulation auf analoge Weise zu erklären sein?

Die Steigerung des Stoffwechsels unter dem Einfluss der chemischen Wärmeregulation tritt ja bei kalter Aussentemperatur ein und damit in der Tat unter Umständen, die eine Kontraktion der Hautgefässe mit sich bringen. Wenn Jacobj's Meinung, dass vermehrter Blutzufluss zu erhöhtem Stoffwechsel führt, richtig ist, könnte man vielleicht die Tatsache der chemischen Wärmeregulation wirklich so erklären. Abgesehen davon, dass es aus allgemein physiologischen Gründen doch wohl nicht angeht, anzunehmen, dass der Blutzufluss zu den Organen ohne weiteres die Lebhaftigkeit ihres Stoffwechsels regelt, gibt es auch andere Gründe, die eine solche Auffassung der chemischen Wärmeregulation nicht wohl zulassen.

Zwei von ihnen, die im Rahmen unserer heutigen Auseinandersetzung liegen, will ich nur anführen: Erstens ist, wie ich schon

¹⁾ Münchner med. Wochenschr. 1914, II., S. 1756, ferner Arch. f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 85, 1920.

²⁾ Arch. f. exp. Path. u. Pharm. Bd. 72, 1913.

kurz gesagt habe, sowohl in der Ontogenese wie in der Phylogenese die chemische Wärmeregulation anscheinend die ältere, während die auf vasomotorischen Vorgängen beruhende, physikalische später auftritt. Es geht also schon deshalb nicht an, die chemische Wärmeregulation einfach als Folge der physikalischen hinzustellen. Zweitens habe ich die Beobachtungen an Kaninchen nach Durchschneidung des Rückenmarks in den oberen Thoracalsegmenten im Auge. Bei diesen Tieren ist der grösste Teil der Hautvasomotoren gelähmt, die Blutgefässe des grössten Teiles des Integumentes zunächst maximal erweitert. Trotzdem ist gleichzeitig die chemische Wärmeregulation in äusserst lebhafter Tätigkeit, der Gesamtstoffwechsel extrem gesteigert¹⁾. Eine auf Kosten der Haut zu gunsten der inneren Organe veränderte Blutverteilung kann jedenfalls bei diesen Tieren nicht die Ursache der chemischen Wärmeregulation sein. Die Annahme eines einfachen Vasomotorenzentrums im Tuber cinereum könnte also die nach seiner Ausschaltung beobachteten Störungen des Wärmehaushaltes nicht erklären.

Jedenfalls aber müssen wir wegen der grossen Wichtigkeit, die den vasomotorischen Vorgängen bei der Wärmeregulation zukommt, postulieren, dass von einem Wärmeregulationszentrum auch die Blutgefässinnervation beeinflusst wird. Darüber sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Nun noch ein paar Worte über die Frage, ob es berechtigt ist, die Stelle am Boden des dritten Ventrikels Wärmeregulationszentrum zu nennen. Zentrum pflegen wir einen Teil des Zentralnervensystems zu nennen, in welchen von der Peripherie Impulse einlaufen und Veränderungen hervorrufen, die schliesslich wieder zu efferenten Innervationen führen. Solche Funktionen schreibt man gemeinhin nur den Ganglienzellen oder Kombinationen von solchen zu. Aus grauer, ganglienzellenhaltiger Substanz besteht nun das von uns angenommene Wärmeregulationszentrum in der Tat; schon der Name Tuber cinereum dokumentiert ja seine graue Beschaffenheit, und sein Zusammenhang mit dem zentralen Höhlengrau ist ein unmittelbarer. Den Weg der davon ausgehenden wärmeregulatorischen Impulse haben wir bereits verfolgt in den Vagus, durch das Rückenmark und den Halssympathicus²⁾. Darüber hinaus konnten wir nur für den physikalischen Teil der Wärmeregulation, für die Innervation

¹⁾ Freund u. Grafe, l. c.

²⁾ Vergl. Tafel

der Blutgefässe der Haut gelangen. Welches aber die Erfolgsorgane für die chemische Wärmeregulation sind, diese Frage haben wir bisher offen lassen müssen. Wir haben nur die Annahme abgelehnt, dass die motorische Innervation der quergestreiften Muskeln auch alle Impulse für die chemische Wärmeregulation vermittele. Was sich Positives über die Stätten des wärmeregulatorischen Stoffwechsels sagen lässt, ist nicht viel mehr als Vermutung. Es kommen dafür alle Organe in Frage, die durch das vegetative Nervensystem im weitesten Sinne des Wortes beeinflusst werden. Der sympathischen Innervation im besonderen bin ich geneigt, für den Wärmehaushalt eine ganz besondere Bedeutung beizumessen, seitdem es mir nachzuweisen gelang, dass die fiebererregende Substanz Tetrahydroethanaphtylamin, welche als ein den Sympathicus reizendes Gift bekannt ist, selbst noch nach Ausschaltung aller zentraler Innervationen seine, die Wärmehildung steigernde Wirkung entfalten kann¹⁾.

Zu den sympathisch innervierten Organen gehören auch die Muskeln, geht doch, wie es scheint, zu jeder Muskelfaser auch eine sympathische Nervenendigung. Es ist also wohl möglich, dass auch auf diesem Wege der quergestreiften Muskulatur für den Wärmehaushalt wichtige Impulse zugeführt werden. Mit noch mehr Recht werden wir aber die Leber und andere grosse Drüsen als Stätten der im Dienste der Wärmeregulation schwankenden Verbrennungen ins Auge fassen, ist doch die Leber und ihre nächste Umgebung immer die wärmste Stelle des Körpers, und ist sie doch namentlich nach dem Wärmestich wärmer als die Muskeln und das Aortenblut²⁾. Es ist aber auch denkbar, dass die durch das vegetative Nervensystem geleiteten Impulse gar nicht direkt zu den Hauptstätten des Stoffwechsels gehen, sondern dass sie zunächst in Drüsen mit innerer Sekretion, in der Schilddrüse,³⁾ den Nebennieren, dem Pankreas und anderen, deren mächtiger Einfluss auf den Stoffwechsel und die Wärmeregulation bekannt ist, Funktionsänderungen hervorrufen, die den Stoffwechsel des Gesamtorganismus im Dienste der Wärmeregulation beeinflussen. Möglich ist auch, und das scheint mir das wahrscheinlichste, dass nebeneinander sowohl direkte

¹⁾ München, Med. Wochenschr. 1914, S. 1726. Arch. f. ex. Patholog. u. Pharm. Bd. 85, 1920.

²⁾ Hirsch, Müller (u. Rolly). Deutsch. Arch. f. Klinische Med. Bd. 75, S. 287, 1903.

³⁾ Vgl. L. Adler. Arch. f. exp. Patholog. u. Pharm. Bd. 86, 1920.

Nervenimpulse zu den Stätten des Stoffwechsels gehen, als auch andere zu den Drüsen mit innerer Sekretion, die dadurch indirekt die Wärmebildung regulieren. Für die Annahme direkter Nervenverbindungen scheint mir die Geschwindigkeit zu sprechen, mit der Impulse des Zentrums durch Temperatursteigerung an der Peripherie beantwortet werden. Dass anderseits die Drüsen mit innerer Sekretion mit ihrem gewaltigen Einfluss auf den Stoffwechsel sich auch den Forderungen der Wärmeregulation anpassen müssen, wenn eine solche überhaupt möglich sein soll, das ist von vornherein anzunehmen. Uebrigens besitzen wir bereits Untersuchungen, welche den Einfluss von Drüsen mit innerer Sekretion auf die Wärmeregulation direkt dartun.

Damit haben wir versucht, uns den efferenten zentrifugalen Schenkel unseres grossen Reflexbogens in grossen Zügen zu vergegenwärtigen. Ueber den zentripetalen will ich mich noch kürzer fassen: Zu einem Teil ist er wohl überhaupt nicht nervöser Natur. Im Tierversuch kann man die Wärmeregulation in Gang setzen durch Erwärmung des Blutes in der Arteria Carotis allein¹⁾. Auch durch direkte thermische Beeinflussung der an der Schädelbasis gelegenen Gehirnteile gelingt es, den Wärmeregulationsapparat nach beiden Richtungen prompt in Tätigkeit zu setzen²⁾. Es ist also anzunehmen, dass das abgekühlte oder erwärmte Blut die auslösenden, thermischen Einflüsse direkt an Ort und Stelle bringt. Anderseits kann aber die Wärmeregulation ohne Zweifel auch durch thermische, vielleicht auch chemische (CO₂, Salze) Reize, welche die Haut treffen, in Gang gesetzt werden, lange bevor eine Veränderung der Bluttemperatur sich geltend machen kann³⁾. Dies ist namentlich durch Versuche am Menschen mit heissen und kalten Bädern, besonders solchen, die nur die Haut eines einzelnen Körperteiles trafen, dargetan worden.

Der anatomische Weg dieser sensiblen Innervation wird wohl grösstenteils mit dem der anderen sensibeln Innervationen, namentlich derjenigen der thermischen Empfindungen zusammenfallen. Auf welche Weise sie mit dem Tuber cinereum in Verbindung treten,

¹⁾ Kahn, Arch. f. Physiol. 1904, Suppl. S. 130.

²⁾ Barbour, Arch. f. exper. Patholog. u. Pharmac. Bd. 70, 1920.
Barbour and Prince, Journal of Pharmacology and experimental therapeutics. Bd. VI, 1914, vergl. im Gegensatz dazu Cloëtt u. Wasser, Arch. für exper. Path. u. Pharmc. Bd. 77, 1914.

³⁾ Filehne, Arch. f. Physiologie 1910, S. 551.

ist noch nicht bekannt. Bisher sind dort an sensibeln Fasern nur solche, welche Beziehungen zum Vagus haben, nachgewiesen worden.

Nun noch eine kurze Bemerkung über die eigentümliche anatomische Beziehung, welche unser Zentrum zu einer Drüse mit innerer Sekretion besitzt. Durch Vermittlung des Infundibulum hängt ja die Hypophyse direkt am Tuber cinereum. Sollte das nur Zufall sein? Jacobj¹⁾, der nicht, wie wir, dem Tuber cinereum die Funktion der Wärmeregulation zuschrieb, äusserte die Vermutung, dass die Hypophyse ein Sekret direkt in den Ventrikel entleert welches dort seinen Einfluss auf den Wärmeregulationsapparat ausübt.

Er hat auch durch Einträufeln von Hypophysenextrakt in den eröffneten Ventrikel Temperaturabfall erzielt.

Seitdem haben wir durch die schönen Versuche von Aschner²⁾ erfahren, dass der Hypophyse wirklich ein Einfluss auf den Wärmehaushalt zukommt, indem Tiere ohne Hypophyse ständig Untertemperaturen aufweisen. Es ist nun für uns, die wir das Wärmeregulationszentrum in noch grösserer Nähe dieses Organs lokalisieren, sehr verlockend, uns die Theorie von Jacobj zu eigen zu machen und anzunehmen, dass die Hypophyse das Zentrum ständig direkt durch ihr Sekret beeinflusst. Ich möchte damit aber nicht mehr als eine Vermutung ausgesprochen haben.

¹⁾ Therap. Monatshefte 1911, S. 291.

²⁾ Pflügers Arch. f. die ges. Physiol. Bd. 146, 1912, S. 1.

Eingegangen am 19. Mai 1920.